

**ÉCOLE DOCTORALE Sciences humaines et sociales – Perspectives européennes**

**EA 4437**

**THÈSE** présentée par :

**[ Lucienne WILMÉ ]**

soutenue le : **17 septembre 2012**

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université de Strasbourg**

Discipline/ Spécialité : **Géographie**

**'BIOGEOGRAPHIC EVOLUTION OF  
MADAGASCAR'S MICROENDEMIC BIOTA'.  
ANALYSE ET DECONSTRUCTION**

**THÈSE dirigée par :**

**Monsieur MERCIER Jean-Luc**

Professeur émérite, Université de Strasbourg

**RAPPORTEURS :**

**Monsieur GIRARDIN Philippe**

Directeur du Parc Naturel des Ballons des Vosges,  
Dr de Recherche INRA

**Monsieur SCHWARTZ Dominique**

Professeur pédologie, Université de Strasbourg

---

**AUTRES MEMBRES DU JURY :**

**Monsieur JELTSCH Jean-Marc**

Professeur, Vice-président Université de Strasbourg

**Madame HAUG Danielle**

Directrice du service VAE, Université de Strasbourg

**Monsieur GANZHORN Jöerg**

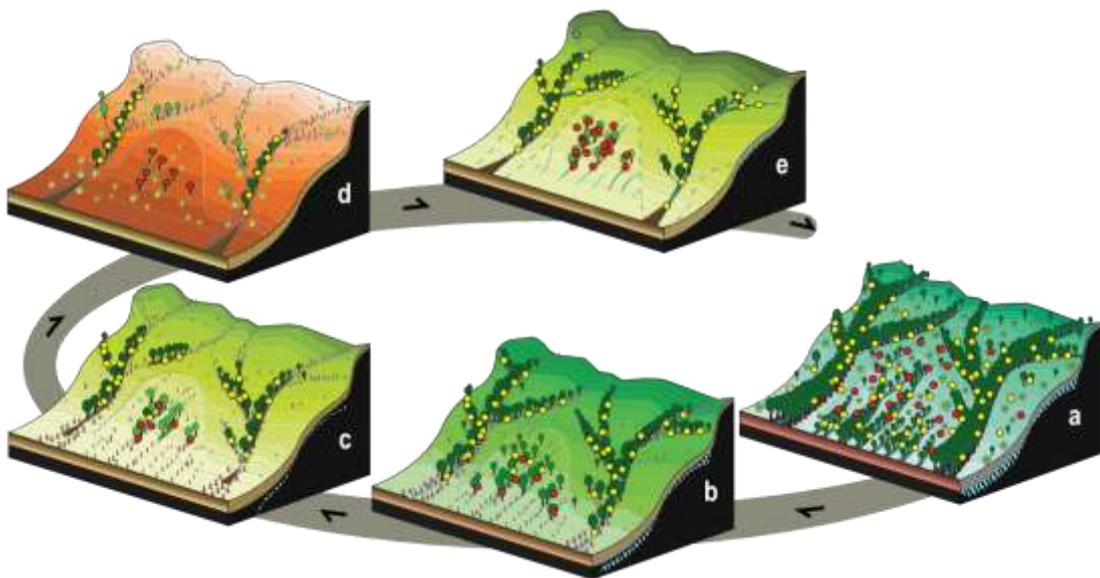
Professeur d'Écologie, Université de Hambourg

**Monsieur SORG Jean-Pierre**

Professeur de Foresterie, École Polytechnique – ETH – de Zurich

# *"Biogeographic Evolution of Madagascar's Microendemic Biota"*

Analyse et déconstruction



Lucienne Wilmé

Document III

Strasbourg 2012

"Biogeographic Evolution of Madagascar's Microendemic Biota" : analyse et déconstruction.

## Table des matières

---

Remerciements.....	5
1. Introduction.....	6
2. Le milieu naturel.....	7
2.1. Géologie.....	7
2.1.1. Position de Madagascar depuis le Mésozoïque.....	7
2.1.2. Aspects géologiques (Besairie 1964).....	7
2.1.2.1. Socle précambrien et terrains sédimentaires.....	8
2.1.2.2. Volcanisme.....	9
2.2. Géomorphologie.....	10
2.2.1. La topographie.....	10
2.2.2. Organisation des reliefs.....	11
2.2.3. Les formations superficielles et les sols.....	12
2.2.3.1. Les formations superficielles, les sols et l'eau.....	12
2.2.3.2. Équilibre morphoclimatique et évolution du relief.....	14
2.2.3.3. Rupture d'équilibre morphoclimatique.....	16
2.2.3.4. Interaction, rétroaction : substrat, climat, eau disponible, plantes, animaux.....	16
2.3. Climatologie.....	17
2.3.1. Sud-ouest de l'océan Indien.....	17
2.3.2. La circulation atmosphérique dans le sud-ouest de l'océan Indien.....	18
2.3.3. Variabilité et imprévisibilité.....	19
2.3.4. Variabilité et causes prévisibles : les oscillateurs ENSO et l'IOD.....	19
2.3.5. Influence du relief sur le climat.....	20
2.3.6. Essai de cartographie des précipitations et réserves en eau à Madagascar.....	20
2.3.7. Les bioclimats.....	22
2.4. Hydrologie.....	24
2.4.1. Le réseau hydrographique.....	24
2.4.2. Les Captures.....	25
2.5. Paléoclimats.....	26
2.5.1. Les changements climatiques depuis le Paléocène.....	26
2.5.2. Les changements climatiques du Plio-Quaternaire.....	27
2.5.3. Évolution géomorphologique et paléoclimats.....	28
2.6. La Biodiversité.....	30
2.6.1. Flore.....	30
2.6.2. La couverture forestière et les milieux anthropiques.....	30
2.6.3. Faune.....	31
2.6.3.1. Invertébrés.....	31
2.6.3.2. La faune vertébrée fossile et subfossile.....	31
2.6.3.3. Vertébrés terrestres actuels.....	32
3. Les données.....	34
3.1. L'avifaune.....	34
3.1.1. État des connaissances de l'avifaune à la fin du XX <sup>e</sup> siècle.....	34

3.1.2. Composition .....	35
3.1.3. Niches écologiques.....	36
3.1.4. Distribution spatiale .....	37
3.1.5. Distribution altitudinale sur le versant humide oriental .....	37
3.1.6. Influence des fleuves sur la distribution des oiseaux forestiers.....	38
3.1.7. Les oiseaux des biomes secs du versant occidental.....	39
3.2. Mammifères terrestres actuels.....	43
3.2.1. Inventaire de la faune mammalienne.....	43
3.2.2. Distribution spatiale .....	44
3.2.3. Distribution altitudinale .....	46
3.2.4. Barrières de dispersion pour des lémuriens.....	46
3.2.5. Schéma mixtes, altitude des sources .....	47
3.2.6. Influence des fleuves sur la distribution des lémuriens .....	47
4. Distribution spatiale et temporelle de la faune et de la flore de Madagascar .....	48
4.1. Schémas de distribution .....	48
4.1.1. Distribution de la flore .....	48
4.1.2. Distribution latitudinale .....	48
4.1.3. Distribution altitudinale .....	48
4.1.4. Le domaine médian .....	48
4.2. Évolution des biomes au cours des paléoclimats .....	49
4.3. Évolution du climat et évolution de la faune.....	49
5. Un modèle biogéographique .....	51
5.1. Introduction.....	51
5.2. Méthodes.....	53
5.3. Résultats .....	53
La région du Menabe : refuges et refuges (BV N° 91–97, Figure 43) .....	53
5.4. Construction d'un modèle.....	56
5.4.1. Les refuges : Les ripisylves des fleuves aux sources à haute altitude comme refuges pendant les périodes sèches .....	57
5.4.2. Les centres "refuges-endémisme" .....	59
5.4.3. Les couloirs de dispersion.....	60
5.4.4. Le Menabe : le rôle du relief .....	62
Lithologies et chronostratigraphie.....	62
Les transports solides et l'érosion.....	64
Le Makay .....	64
Le karst.....	64
Les nappes phréatiques (Battistini 1964, Salomon 1987) .....	65
Conclusion .....	65
5.4.5. Extrapolation du modèle à l'échelle de l'île.....	66
5.5. Application du concept .....	66
5.5.1. L'évolution des Lémuriens .....	66
5.5.2. La diversité taxinomique actuelle est la résultante des variations climatiques du plio- quaternaire.....	67

5.5.2.1. Les divergences de la fin du Miocène au début du Pliocène .....	67
Les taxons du nord .....	68
L'inflation taxinomique.....	70
Divergence des <i>Microcebus</i> au Miocène supérieur – Pliocène inférieur.....	71
5.5.2.2. Les espèces/sous-espèces du Plio-Quaternaire.....	72
<i>Propithecus tattersalli</i> et <i>P. verreauxi coquereli</i> .....	72
Les sous-espèces d' <i>Eulemur macaco</i> .....	72
Les sous-espèces de <i>Varecia variegata</i> .....	72
<i>Eulemur mongoz</i> et <i>E. fulvus</i> sspp.....	73
5.5.3. Taxons étudiés par type de refuge .....	75
5.5.3.1. Répartition spatiale des lémuriens.....	75
5.5.3.2. Les lémuriens des 'refuges endémisme' .....	76
5.6. Une nouvelle voie de recherche ? .....	77
5.6.1. Les lémuriens du genre <i>Cheirogaleus</i> .....	77
5.6.2. Les amphibiens .....	77
5.6.3. Les reptiles .....	77
6. Conclusion .....	79
7. Références.....	80
Liste des Tableaux .....	93
Liste des Figures .....	94
Glossaire .....	97
Annexes .....	99
Tableau A1. Avifaune actuelle de Madagascar conformément à la systématique adoptée dans NOE 4D.....	99
Tableau A2. Faune mammalienne terrestre actuelle de Madagascar conformément à la systématique adoptée dans NOE 4D.....	111
Figure A1. Refuge-endémisme et refuge-dispersion détaillés aux sous-bassins en adaptant le code de couleur de la Figure 57.....	118

## **Remerciements**

On n'écrit pas seule un travail de 30 ans, que tous ceux et celles qui ne sont cités ici m'excusent pour ma maladresse.

À Madagascar ou liés à Madagascar, je tiens à remercier mes amis et ma 'famille africaine', plus particulièrement Abraham Jean Prosper, André Peyrieras, Anjara Andriamanalina, Christian Camara, Dominique & Bakoly Halleux, Françoise et Caleb Rakotoarivelo, Georges Randrianasolo, Jean-Philippe Debleds, Julia et Roland Seitre, Mamy Ravokatra, Marie Jeanne Raherilalao, Monique Rodriguez, Patrick Waeber, Pete Lowry, Simone Spack, Steve Goodman et Voahangy Soarimalala.

À l'Université de Strasbourg, je voudrais remercier Céline Hoffert pour sa présentation de décembre 2011 qui a été déterminante dans la poursuite de cette VAE, Danielle Haug pour son soutien, sa patience et le précieux accompagnement dans ce dossier, et Pascal Hintermeyer pour la confiance qu'il m'a témoignée.

Enfin, j'adresse ma plus profonde gratitude et admiration à mes maîtres à penser, Joerg Ganzhorn, et plus particulièrement Jean-Luc Mercier, sans qui cette histoire restait inachevée et incomprise.

## 1. Introduction

Avec une superficie de l'ordre de 587 000 km<sup>2</sup> (France + Benelux), Madagascar est la cinquième île du monde après l'Australie, le Groenland, la Nouvelle Guinée et Bornéo, ces deux dernières étant des îles océaniques, donc jeunes alors que Madagascar est notamment constituée d'anciennes croûtes continentales dont certaines ont été estimées à plus de 3200 Ma (de Wit 2003).

Dans la classification des vraies îles, à savoir des masses terrestres entourées par de l'eau, on retient l'île continent qu'est l'Australie, les îles océaniques qui ont été formées sur des plaques océaniques sans jamais avoir été connectées à des masses terrestres continentales comme les Mascareignes ou les Comores dans le Sud-ouest de l'océan Indien, et les fragments continentaux comme Madagascar ou la plupart des îles composant les Seychelles.

Distribuée dans le Sud-ouest de l'océan Indien entre les latitudes 12,5 et 25° S, sur une longueur de 1600 km, Madagascar a toujours profité d'une situation privilégiée, depuis sa localisation au centre du Gondwana jusqu'à sa position actuelle avec une diversité de zones climatiques dans la région pantropicale du Sud-ouest de l'océan Indien où elle est vue comme un laboratoire gigantesque pour étudier la géologie, la géomorphologie, la biogéographie insulaire, la biologie, l'écologie et bien d'autres sciences.

La tectonique des plaques, les extinctions locales associées à l'événement du K-T, les changements climatiques, l'activité humaine ont eu une influence considérable sur la mise en place initiale de la faune et de la flore que nous observons aujourd'hui. La biodiversité extraordinaire de Madagascar et l'endémisme de ses taxons ont forcément des racines dans cette histoire géologique sous influence de dispositifs plus récents. Dans ce travail nous abordons prudemment quelques aspects abiotiques de Madagascar pour identifier certains éléments dans ces dispositifs qui ont pu influencer la distribution spatiale des peuplements de vertébrés terrestres actuels, et plus particulièrement les taxons endémiques et sylvicoles des classes des mammifères et des oiseaux.

Ce travail a été réalisé à l'aide d'outils qui sont présentés dans le document II, à savoir un système de gestion de base de données NOE 4D, un système d'information géographique SIG et divers logiciels de traitement de données et d'images.

Les informations utilisées ici sont issues d'une compilation vérifiée de nos propres données récoltées sur le terrain et celles de nos partenaires des équipes d'inventaires biologiques. La plupart de ces données ont été publiées, généralement dans des monographies locales. Nous avons également extrait des informations d'autres références bibliographiques ainsi que des collections des musées d'histoire naturelle (cf. document II).

Dans ce document, nous présentons le milieu naturel de Madagascar en décrivant brièvement la géologie, la géomorphologie, la climatologie, l'hydrologie, les paléoclimats et la biodiversité. Nous nous intéresserons alors plus particulièrement aux milieux forestiers et deux groupes de vertébrés : les oiseaux et les mammifères endémiques. Nous aborderons succinctement les principaux schémas de distribution spatiale et temporelle élaboré au cours du siècle passé pour la biodiversité endémique de l'île. En considérant la distribution actuelle des oiseaux et des lémurins endémiques, les oscillations paléoclimatiques et les refuges des périodes sèches, nous construisons un modèle biogéographique que nous appliquerons globalement à l'île. Ce modèle ouvre des perspectives que nous devons exploiter.

## 2. Le milieu naturel

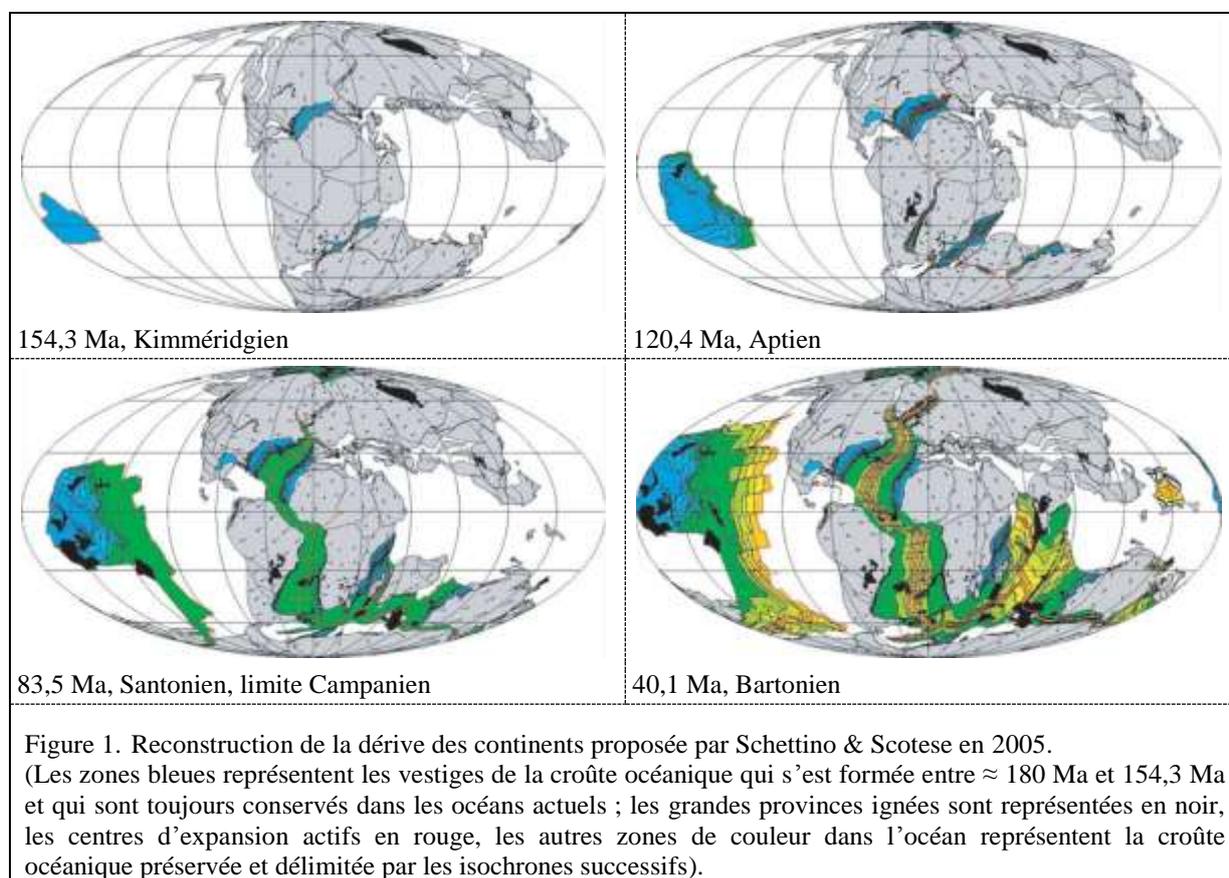
Caractéristiques abiotiques

### 2.1. Géologie

#### 2.1.1. Position de Madagascar depuis le Mésozoïque

Madagascar était au centre du Gondwana jusqu'il y a environ 160 millions d'années, lorsqu'un bloc constitué de l'Antarctique, de l'Inde et de Madagascar s'est séparé de l'Afrique. Au début du Crétacé, il y a 140 millions d'années, le Gondwana était encore relativement intact mais l'ensemble constitué de l'Antarctique, de l'Australie et de la Nouvelle-Zélande commence alors à se séparer du bloc Inde-Madagascar et dès la fin du Crétacé, il y a 80 millions d'années, l'Amérique du Sud, l'Afrique, les Seychelles, l'Inde insulaire et Madagascar sont des entités distinctes (Schettino & Scotese 2005, Jöns *et al.* 2009, Whittaker & Fernández-Palacios 2010).

La rotation de Madagascar a été discrète depuis la fin du Crétacé et sa dérive latitudinale n'aura été que de l'ordre de 12°, bien peu et inverse de celle de l'Inde, sa pointe S passant de 37,5°S environ à 25°S et sa pointe nord de 25°S à 12,5°S de la fin du Crétacé à sa position actuelle (Wells 2003, Schettino & Scotese 2005). Madagascar est ainsi une île isolée de toutes les autres masses gondwaniennes depuis le Crétacé supérieur (Figure 1).



#### 2.1.2. Aspects géologiques (Besairie 1964)

Les cartes géologiques de Madagascar ont été réalisées il y a plusieurs décennies par une équipe attachée au service géologique dirigée par Henri Besairie, qui consacra sa vie à la géologie de Madagascar et demeure, aujourd'hui encore, la légende de sa discipline sur l'île et le mentor de plusieurs générations de géologues. Les principales séries de cartes ont été numérisées au Service de Géologie d'Ampanzianomby, celui dans lequel Besairie travaillait, et sont disponibles à la vente auprès de ce service depuis plusieurs années. Les travaux géologiques du 20<sup>e</sup> siècle portant sur Madagascar étaient motivés par la compréhension de l'histoire géologique en s'intéressant principalement à l'origine et la stratigraphie des roches du sous-sol de l'île.

### 2.1.2.1. Socle précambrien et terrains sédimentaires

Madagascar est constituée par un socle précambrien, très plissé et arasé avec intrusions granitiques qui représente les deux tiers de l'île. Et une couverture sédimentaire à intercalations volcaniques. Les roches les plus anciennes seraient à rattacher au Katarcheen (>3 Ga) elles formeraient quelques massifs de granite, migmatites au NE, à l'Ouest au Centre-Est et au Sud. L'orogénèse suivante (3 Ga ± 200 Ma) va former le noyau des formations plus récentes. L'archéen (3 Ga et 2600 Ma ± 200 Ma) est un dépôt de séries graphiteuses et calco-ferro-magnésiennes ainsi que des formations de migmatites. L'orogénèse majeure est dite Shamwaienne 2600 Ma ± 200 Ma. Elle est accompagnée de plissements et de séries graphiteuses. Des leptynites et des rhyolites sont mises en place dans le Sud (volcanisme 2300-2000 Ma). Au protérozoïque moyen (2000-1200 ± 200 Ma) plusieurs séries qui seront reprises dans l'orogénèse Kibarienne (1200 ± 200 Ma). L'orogénèse Mozambienne (550 Ma ± 100 Ma) avec la mise en place des granites panafricains. Les intrusions granites et gabbros dits anosyens sont des éléments retenus par DuPuy & Moat (1996, 2003, Figure 2) pour caractériser les substrats par rapport à la distribution des types de végétation.

Dans l'Ouest, la couverture sédimentaire débute par la série Karroo (Carbonifère – Jurassique moyen), différente de celle d'Afrique du Sud, elle ressemble à celle de l'Inde. Elle est formée de conglomérats glaciaires, de charbons. La série de la Sakamena essentiellement schisteuse, contient des intercalations marines développées au Nord.

Le groupe de l'Isalo est épais et continu, à la base des grès massifs (Trias supérieur) peu cohérents et perméables forment une des assises importantes de Madagascar. Leur rôle dans le relief est considérable. Vers le Nord la série est plus marine. Le Jurassique supérieur est une sédimentation marine de calcaires et de marnes.

La séparation entre l'Afrique et Madagascar a permis l'installation de trois grands bassins sédimentaires le long du versant occidental, à savoir les bassins sédimentaires d'Ambilobe (Bemarivo ou Diego-Suarez), de Mahajanga (ou Majunga) et de Morondava (Besairie & Collignon 1971, Figure 3). La mince frange sédimentaire sur le versant oriental (Figure 3) remonte à la fin du Crétacé lorsque l'Inde a poursuivi sa course vers le nord.

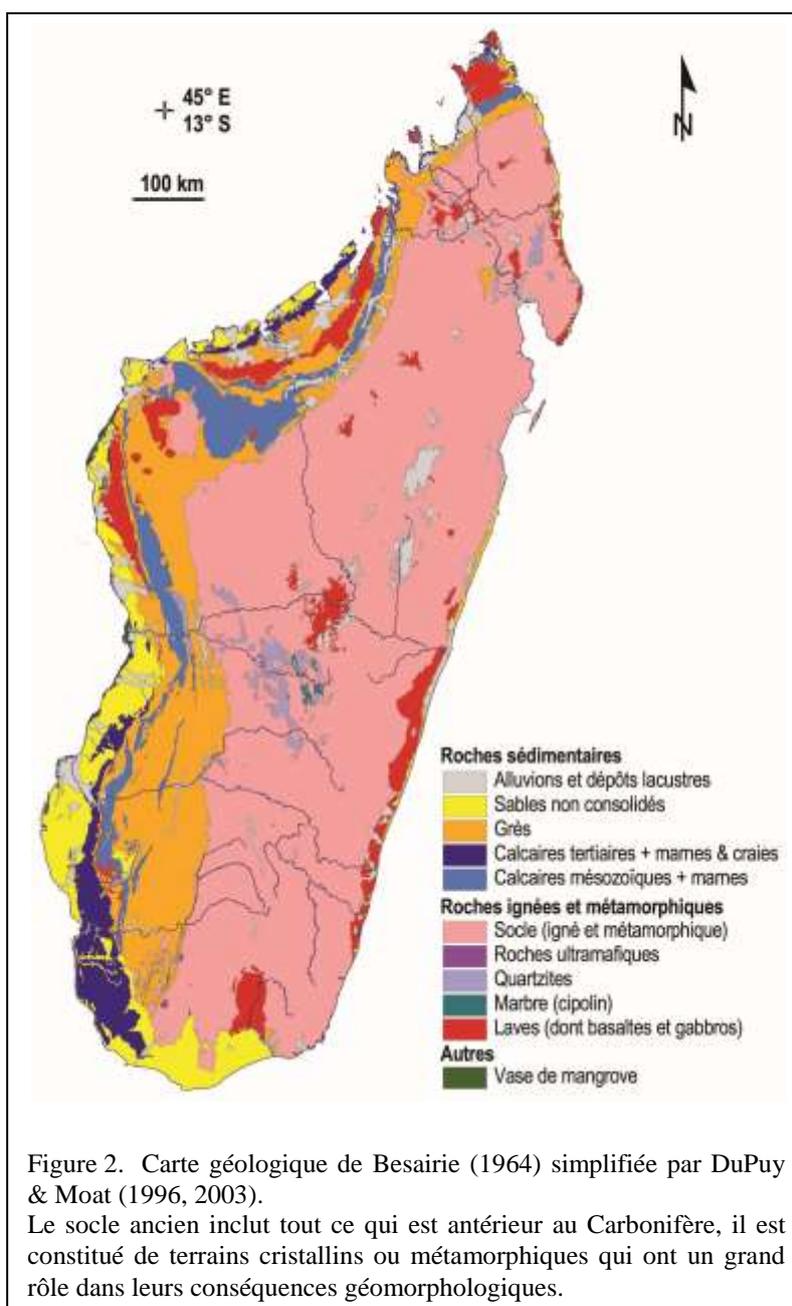


Figure 2. Carte géologique de Besairie (1964) simplifiée par DuPuy & Moat (1996, 2003).

Le socle ancien inclut tout ce qui est antérieur au Carbonifère, il est constitué de terrains cristallins ou métamorphiques qui ont un grand rôle dans leurs conséquences géomorphologiques.

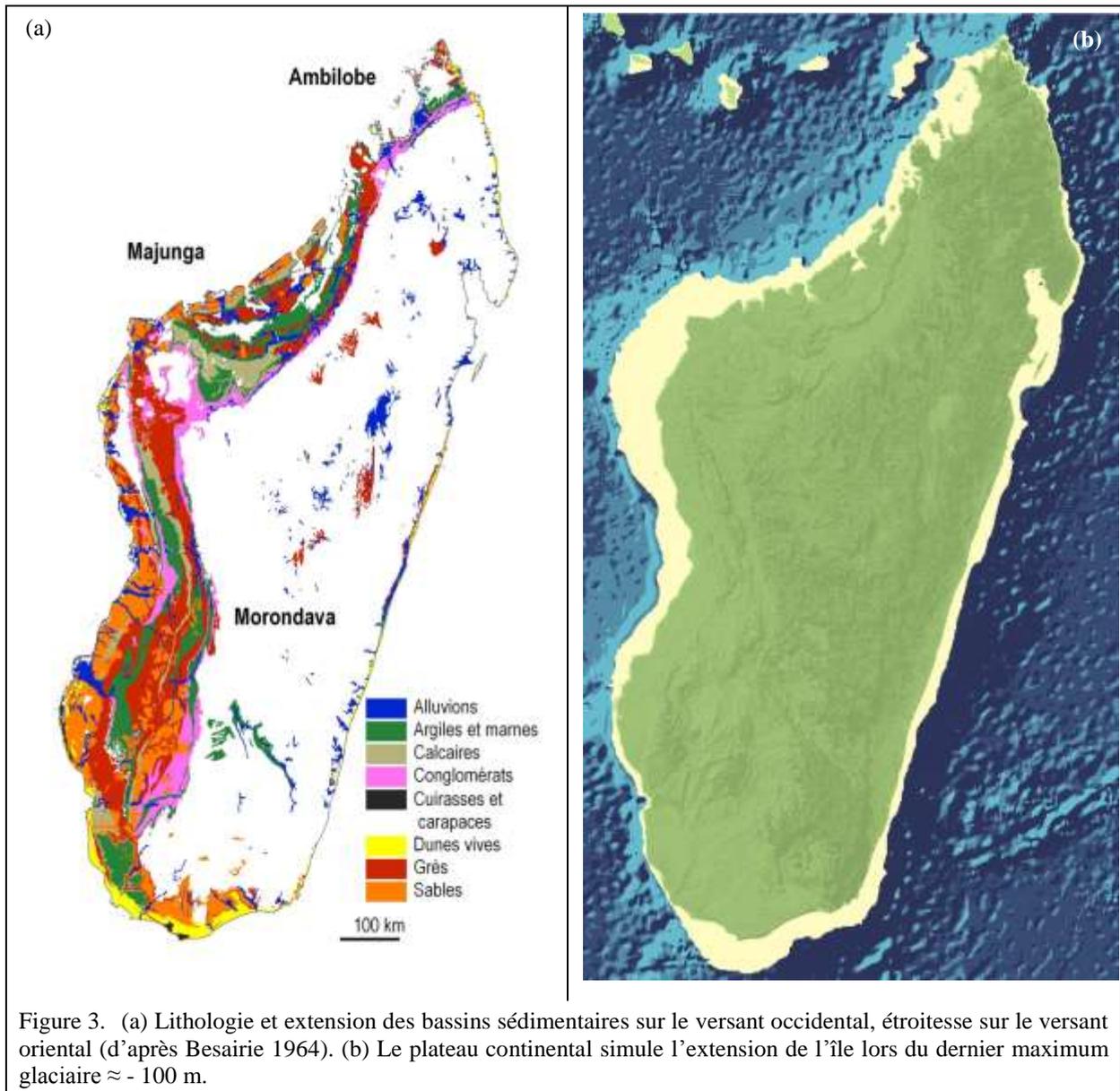


Figure 3. (a) Lithologie et extension des bassins sédimentaires sur le versant occidental, étroitesse sur le versant oriental (d'après Besairie 1964). (b) Le plateau continental simule l'extension de l'île lors du dernier maximum glaciaire  $\approx$  - 100 m.

L'Éocène est partout marin sur le versant occidental et dans l'extrême Nord avant une importante régression marine qui débute à l'Oligocène, suivie d'une transgression puis d'une forte régression au Miocène supérieur et durant le Pliocène. Au Quaternaire, une transgression marine éphémère envahit les basses vallées des bassins versants de la Betsiboka et de la Tsiribihina (Salomon 1987, Chaperon *et al.* 1993). La disposition tectonique de ces terrains est souvent monoclinale les pendages sont orientés vers le canal de Mozambique et ne sont jamais très importants.

Rappelons que l'évolution des vertébrés actuels s'est déroulée pour une grande part au cours du Cénozoïque, évolution qui est le mieux documentée par la paléontologie avec les fossiles archivés dans les terrains sédimentaires. Malgré les nombreuses recherches réalisées à Madagascar, aucun fossile n'a été révélé au cours de cette longue période qui s'étend de la fin du Crétacé jusqu'au Pléistocène moyen<sup>1</sup>, voir la fin du Pléistocène en ce qui concerne les mammifères et les oiseaux (Krause 2003).

#### 2.1.2.2. Volcanisme

Le volcanisme crétacé est présent sur les deux versants, ainsi que dans l'Androy dans le Sud (Figure 4). Des travaux détaillés ont été réalisés au sud de Mahajanga pour préciser le volcanisme de la fin du Crétacé et les extinctions de masse à partir des foraminifères planctoniques (Keller 2003, 2005).

<sup>1</sup> Cette absence peut être due à l'acidité des sols et / ou aux remaniements successifs liés à l'érosion excessive.

Des travaux récents menés par Bardintzeff *et al.* (2010) nous permettent de considérer l'âge de quelques activités volcaniques du Crétacé dans le bassin de Mahajanga (65,6–91,2 Ma), du bassin de Morondava (69,5–93,5 Ma) et de l'Androy (78,2–103,8 Ma).

Le volcanisme du Paléogène, Néogène et du Quaternaire est localisé dans le Sud-ouest à Ankililoaka, est Néogène au centre dans l'Ankaratra et étendu dans le Nord, plus particulièrement à la Montagne d'Ambre qui est un volcan actif de la fin du Miocène jusqu'au Pléistocène et sur l'île de Nosy Be et ses satellites où le volcanisme est nettement Quaternaire (Melluso *et al.* 2007, Bardintzeff *et al.* 2010, Figure 4).

Le volcanisme récent de Madagascar est souligné dans le Nord où il proportionnellement important quand à sa superficie relative et ses effets directs sur l'environnement local (Figure 4) alors que le volcanisme du centre n'aurait qu'une influence localisée et mineure sur les paysages des hautes terres selon Emmel *et al.* (2011).

## 2.2. Géomorphologie

### 2.2.1. La topographie

À l'est du continent africain, dans l'hémisphère sud, Madagascar a la taille et la masse d'un petit continent avec une superficie de l'ordre de 587 000 km<sup>2</sup>. Elle s'étire sur 1600 km de long avec des côtes qui se développent sur près de 6000 km (Figure 5).

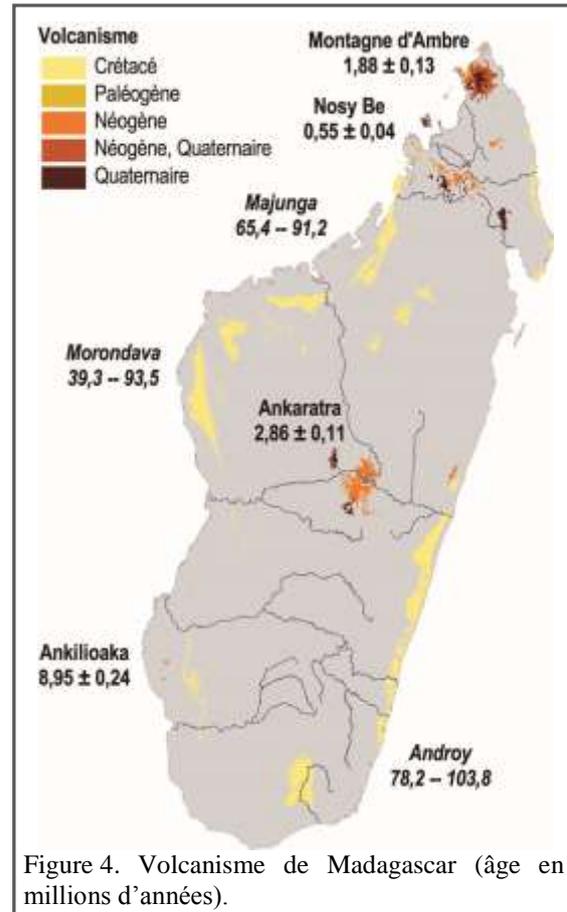


Figure 4. Volcanisme de Madagascar (âge en millions d'années).

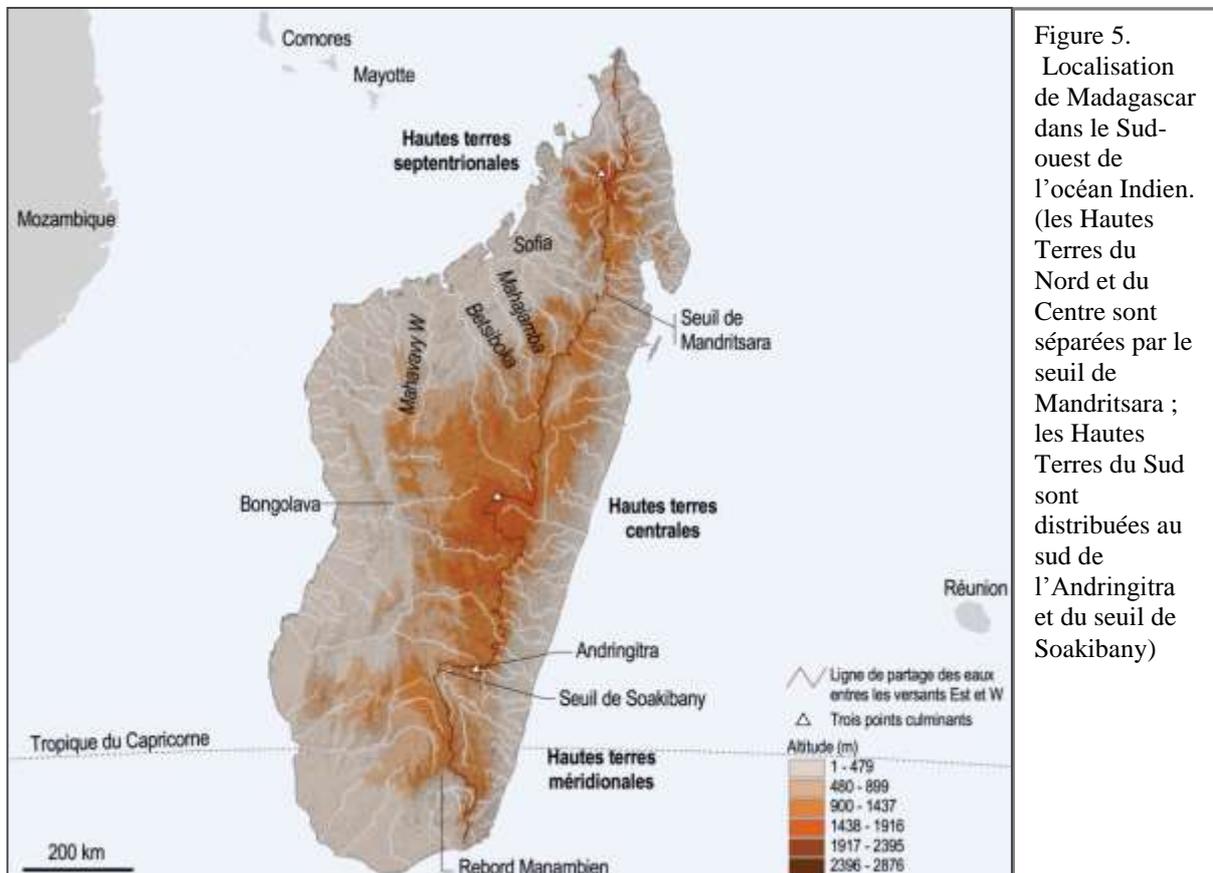


Figure 5. Localisation de Madagascar dans le Sud-ouest de l'océan Indien. (les Hautes Terres du Nord et du Centre sont séparées par le seuil de Mandritsara ; les Hautes Terres du Sud sont distribuées au sud de l'Andringitra et du seuil de Soakibany)

Une des principales caractéristiques topographiques de l'île est sa dissymétrie qui est quasiment de l'ordre du quart / trois quarts, avec un versant oriental étroit et un versant occidental étendu qui représentent respectivement 27 et 73 % de la superficie totale de l'île. Le plus haut sommet de Madagascar n'atteint pas 3000 m d'altitude mais l'ensemble de l'île est montagneux, avec plus de la moitié de la superficie qui se trouve à plus de 500 m d'altitude. Les hautes terres aux altitudes comprises entre 1000 et 1500 m d'altitude sont largement étendues dans la partie centrale, mais sont aussi septentrionales au-delà du seuil de Mandritsara et méridionales au sud d'une faille, celle de Ranotsara au sud du massif de l'Andringitra. L'asymétrie E-W intervient de nouveau dans le relief avec un versant oriental abrupt qui passe du niveau de la mer à plus de 1500 m d'altitude en une centaine de kilomètres seulement (Figures 5, 6).

La ligne de partage des eaux qui sépare les deux versants opposés ne passe pas par le plus haut sommet du nord de l'île sur le Tsaratanana mais sur les deux sommets suivants, au centre et au sud-est. Cette ligne est presque partout à une altitude supérieure à 1000 m à l'exception du seuil de Mandritsara au nord et du seuil de Soakibany au sud (Figure 6).

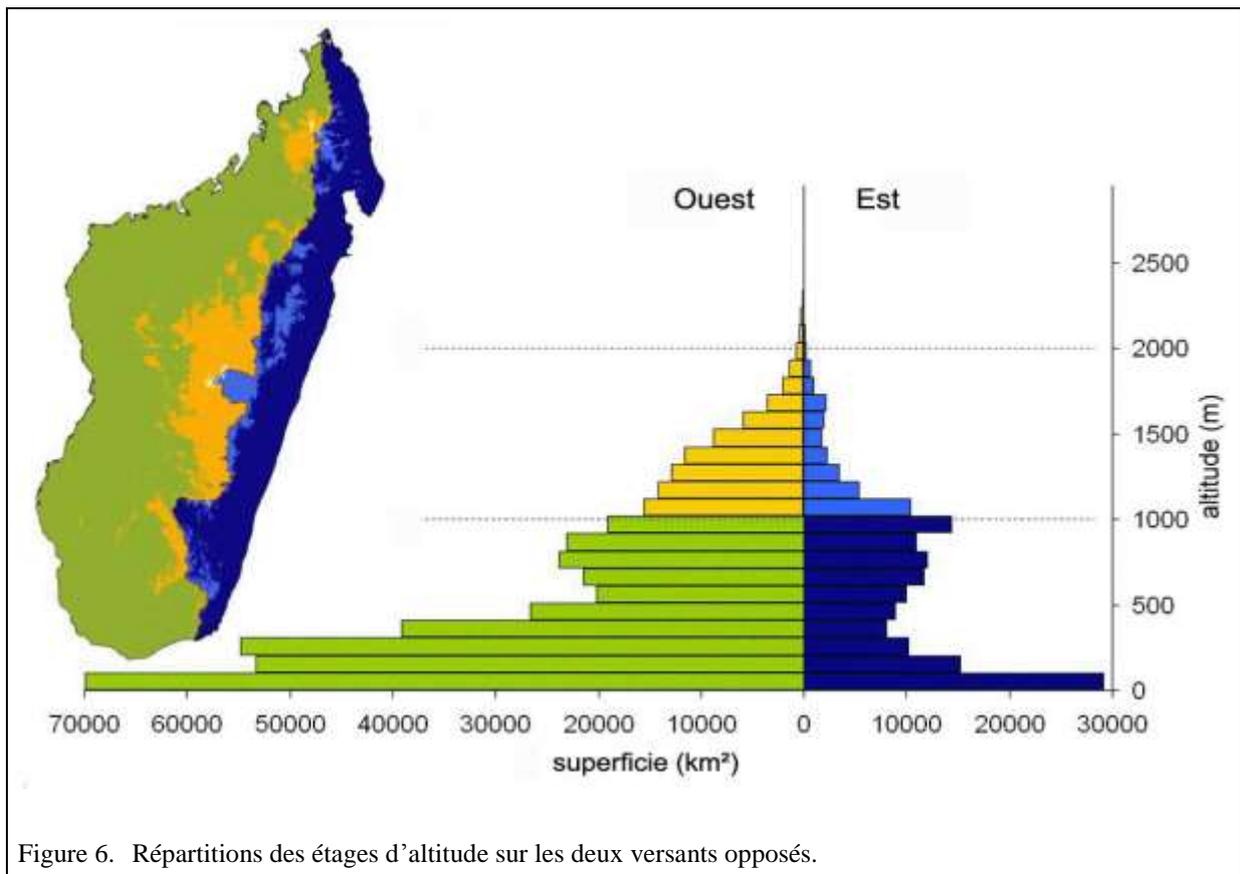


Figure 6. Répartitions des étages d'altitude sur les deux versants opposés.

### 2.2.2. Organisation des reliefs

Malgré les travaux universitaires de Hervieu (1968, 1975), Petit (1970), Bourgeat (1972), Rossi (1977), Battistini (1984), Salomon (1987), Hoeblich-Stoehr (2001), il n'existe pas de synthèse géomorphologique sur Madagascar, mais Guilcher (1954) avait déjà écrit, c'est un petit continent "massif, rouge, accidenté, désert". Hormis le volcanisme récent qui pose ses édifices sur toute structure antérieure, l'île est limitée à sa bordure Est par une fracture qui l'a séparée des Ghats occidentaux. Celle-ci donne un talus impressionnant de 1000-1500 m de dénivelé à 100 km de l'océan Indien ; il est bordé par une étroite plaine littorale et un plateau continental réduit.

La bordure occidentale est sédimentaire (Figure 3) et porte successivement :

- i) au Nord-Ouest, dans un arc de cercle, des reliefs monoclinaux inclinés vers le canal du Mozambique, ceux-ci sont cernés par une dépression périphérique et sont recoupés par quatre rivières conséquentes : la Sofia, la Mahajamba, la Betsiboka, la Mahavavy.
- ii) du centre au sud des plateaux gréseux primaires et secondaires et des calcaires karstifiés,

- iii) au sud, les sables paléogènes sont déposés contre le socle. La bordure occidentale est ourlée par un large plateau continental.

Le centre de l'île est formé de Hautes Terres limitées par des abrupts (Bongo Lava à l'ouest, rebord Manambien au sud, Figure 5) ; l'île est caractérisée par les faciès granitisés puis gneissiques toujours latéritisés avec parfois des cuirasses bauxitiques. Les granites sont plus résistants que les migmatites et lorsqu'ils sont en bancs ils forment des pseudo-reliefs monoclinaux. L'Ankaratra est un alignement volcanique Nord-Sud d'une centaine de km. Des volcans récents existent aussi dans la région de Betafo.

Au centre de l'île, la topographie est organisée autour de niveaux d'altitudes pouvant correspondre à des surfaces qui s'échelonnaient du Paléogène à l'actuel. La première serait néogène au-dessus de 1300 m, deux paliers inférieurs dateraient du quaternaire ancien et récent. Non datés, ces niveaux sont disséqués par l'érosion ultérieure et actuelle.

### 2.2.3. Les formations superficielles et les sols

L'altération de la roche nue au contact de l'atmosphère est la météorisation décrite par Tricart & Cailleux (1965a) qui précisent que des actions biologiques complètent le processus responsable des formations superficielles par la modification de la roche au contact et sous l'effet des agents atmosphériques. Nous reprenons une description succincte de l'équilibre morphoclimatique énoncé par ces auteurs en considérant les principaux facteurs mis en jeu dans ce mécanisme (Mercier 1980) mais en les limitant à un environnement sans glaciation avec des précipitations variables dans le temps et l'espace (Tricart & Cailleux 1965a, b) avant de considérer les ruptures de cet équilibre dynamique.

#### 2.2.3.1. Les formations superficielles, les sols et l'eau

Depuis plus de 20 ans, la FAO a entrepris de procéder à l'inventaire des sols de la planète en harmonisant les diverses sources d'observation et de description. Les résultats de ces inventaires sont disponibles en ligne, y compris les cartes digitales dans différents formats. Nous les avons résumés dans le Tableau 1 pour Madagascar.

Tableau 1. Unités pédologiques reconnues à Madagascar (FAO & UNESCO 2007) complétés d'une indication sur la perméabilité et leur répartition sur les versants oriental et occidental.

Unités	Perméabilité	Surface (km <sup>2</sup> )		
		Versant W	Versant E	Total
Acrisols ferriques	Forte		225	225
Cambisols chromiques	Moyenne	26 755	135	26 890
Cambisols dystriques	Forte	32 260	3 150	35 410
Cambisols eutriques	Forte	3 710		3 710
Cambisols ferralliques	Forte	23 260	15 120	38 380
Cambisols calciques	Forte	1 820	105	1 925
Ferralsols orthiques	Moyenne	74 590	108 110	182 700
Ferralsols plinthiques	sub-nulle	11 360		11 360
Ferralsols rhodiques	Forte	2 675	6 870	9 545
Ferralsols xanthiques	sub-nulle	1 080	4 430	5 510
Gleysols dystriques	Forte	1 365	170	1 535
Gleysols humiques	sols salés, hydromorphes	1 945	3 000	4 945
Lithosols	Forte	20 910	650	21 560
Fluvisols calcariques	Forte	4 930		4 930
Fluvisols dystriques	Forte	750		750
Fluvisols eutriques	Forte	6 800		6 800
Fluvisols thioniques	sols salés, hydromorphes	12 430	370	12 800
Luvisols chromiques	Forte	4 380	450	4 830
Luvisols ferriques	Moyenne	52 530	2 725	55 255
Nitosols eutriques	Moyenne	35 480	4 120	39 600
Histosols dystriques	sols salés, hydromorphes		1 620	1 620

Unités	Perméabilité	Surface (km <sup>2</sup> )		
		Versant W	Versant E	Total
Arenosols cambiques	Forte	57 500		57 500
Regosols calcariques	Forte	17 455		17 455
Regosols dystriques	Forte	14 990	11 990	26 980
Regosols eutriques	Forte	9 955		9 955
Vertisols chromiques	sub-nulle	7 150		7 150
Solonchaks gleyiques	sols salés, hydromorphes	150		150
<b>Sols à forte perméabilité</b> .....		<b>202 760</b>	<b>38 730</b>	<b>241 490</b>
<b>Sols à perméabilité moyenne</b> .....		<b>189 355</b>	<b>115 090</b>	<b>304 445</b>
<b>Sols salés, hydromorphes</b> .....		<b>14 525</b>	<b>4 990</b>	<b>19 515</b>
<b>Sols à perméabilité sub-nulle</b> .....		<b>19 590</b>	<b>4 430</b>	<b>24 020</b>

Les études pédologiques anciennes n'ont pas abordé les questions de perméabilité des sols et de la vitesse d'infiltration qui sont des paramètres pertinents en hydrologie, de sorte que Chaperon *et al.* (1993) ont proposé une esquisse de la perméabilité à partir d'une ancienne carte pédologique en retenant trois catégories de sols. Nous proposons de suivre ici une démarche similaire en nous basant sur des données plus récentes, à savoir celles émanant de l'inventaire global des sols réalisé par la FAO depuis plusieurs décennies et mis à jour régulièrement (FAO & UNESCO 2007). Vingt-sept unités pédologiques réparties dans 13 groupes sont reconnues à Madagascar (Tableau 1, Figure 7).

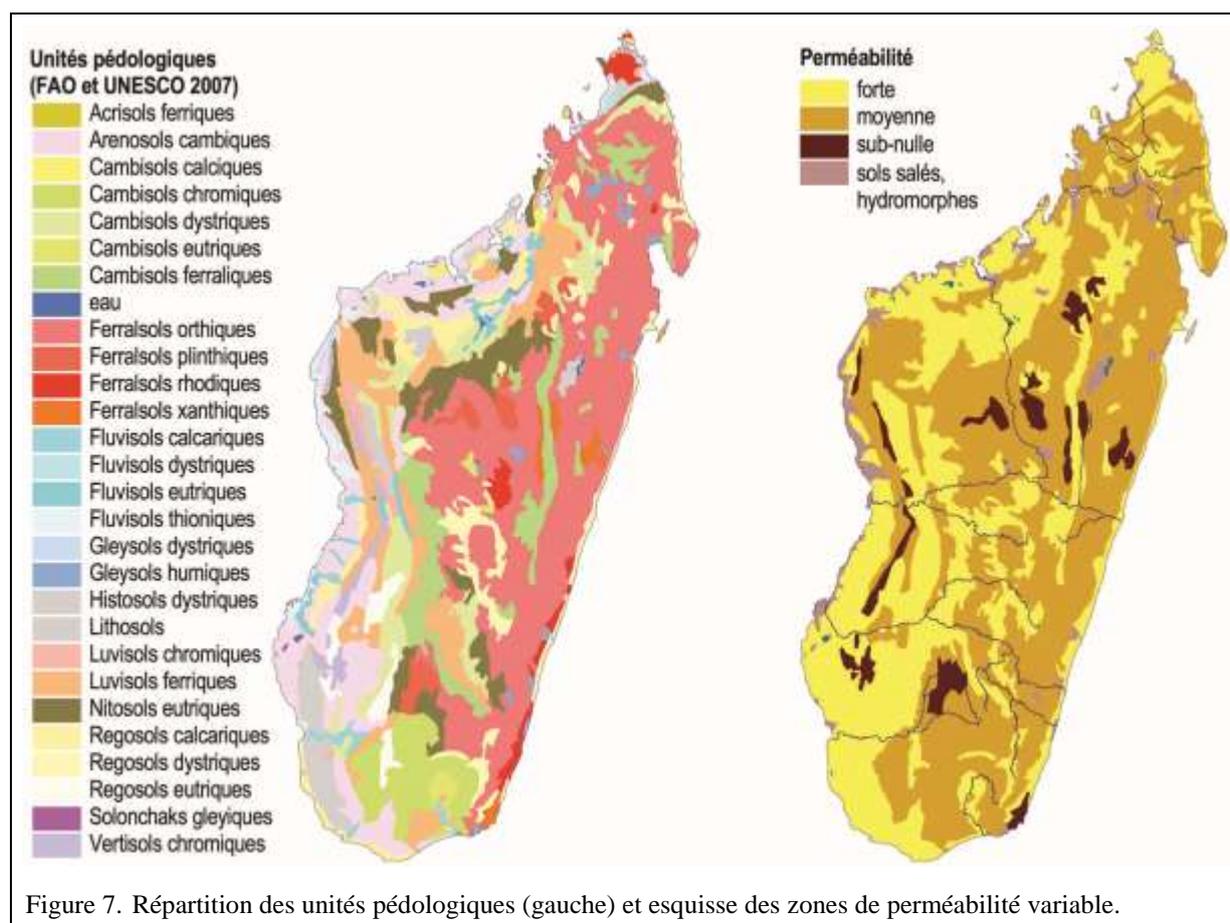


Figure 7. Répartition des unités pédologiques (gauche) et esquisse des zones de perméabilité variable.

Les lithosols et regosols sont des sols peu altérés et donc très proche du matériel parental, ils ont peu d'influence dans le stockage de l'eau. Les fluvisols sont équivalents mais en matériaux meubles (limons de débordement alluviaux, ...). Les cambisols sont des sols en cours d'altération, plus évolués (dégradés) que les précédents, mais peu épais ils ont peu de rôle dans les réserves en eau des régions sèches. Les ferralsols sont les anciennes latérites tropicales très épaisses, très dégradées et très anciennes. Les ferralsols plinthiques peuvent posséder une

nappe phréatique perchée dans le profil car celui-ci est rendu imperméable par des accumulations d'hydroxydes qui peuvent passer à des cuirasses. Les gleys et histosols sont localisés dans les zones saturées en eau et/ou en matière organique. Les Solonchaks sont des sols salés que l'on trouve au voisinage des littoraux ou de certaines zones arides. Les vertisols peuvent être trouvés sur des roches ultrabasiques ou au pied de certains reliefs à proximité de cuvettes humides.

Pour comprendre le rôle des sols il faudrait en outre, y ajouter l'épaisseur des formations superficielles qui sont, elles, le réservoir d'eau souterraine.

Les formations superficielles ont une histoire longue desquelles elles ne peuvent être dissociées, elles sont le produit de l'interaction des climats, d'organismes animaux et végétaux, du relief et de la lithosphère au cours des temps et cela de manière cyclique. La lithosphère et le relief sont les éléments formateurs des formations superficielles et sols, le premier agissant au niveau du bassin, le second au niveau du versant ; le climat quant à lui est l'élément actif de la transformation des sols, y compris par son influence sur les aspects biotiques, aussi bien sur la végétation que les organismes, en agissant à toutes les échelles (Bockheim *et al.* 2005).

### 2.2.3.2. Équilibre morphoclimatique et évolution du relief

Sur un versant donné, sur une roche dénudée, la pluie ruisselle selon la perméabilité de la roche, la raideur de la pente et l'intensité de l'averse. Lorsque la roche est altérée, une partie des précipitations s'infiltrate dans le sol, et cela d'autant plus que la pente est douce, que la couverture végétale est dense et que la matière organique du sol est importante (Figure 8). La végétation a une importance capitale dans le processus et elle intervient à plusieurs niveaux. Dans sa partie aérienne, (1) l'interception casse les gouttes de pluie avant qu'elles n'arrivent au sol, favorisant ainsi l'évaporation d'une partie des précipitations et l'infiltration dans le sol tout en réduisant l'érosion pluviale. (2) Elle a un rôle de modérateur sur les températures atmosphériques au niveau du sol et sur le rayonnement net ; et (3) dans sa partie souterraine en favorisant l'infiltration de l'eau. Enfin en fournissant la matière organique qui produit les acides humiques pour l'altération des sédiments et par les symbioses et autres associations avec la faune du sol dont les mycorhizes (Tricart & Cailleux 1965a,b).

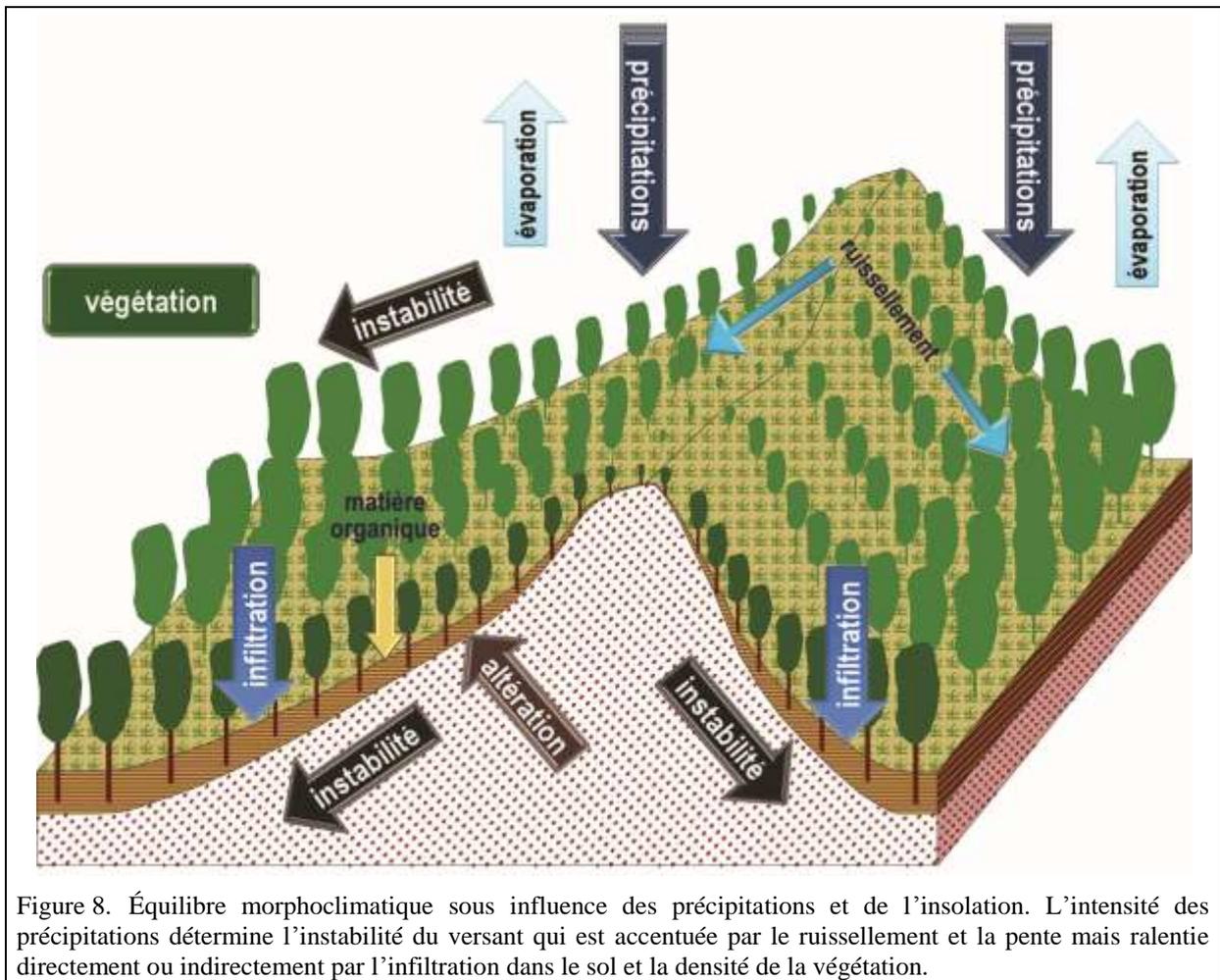
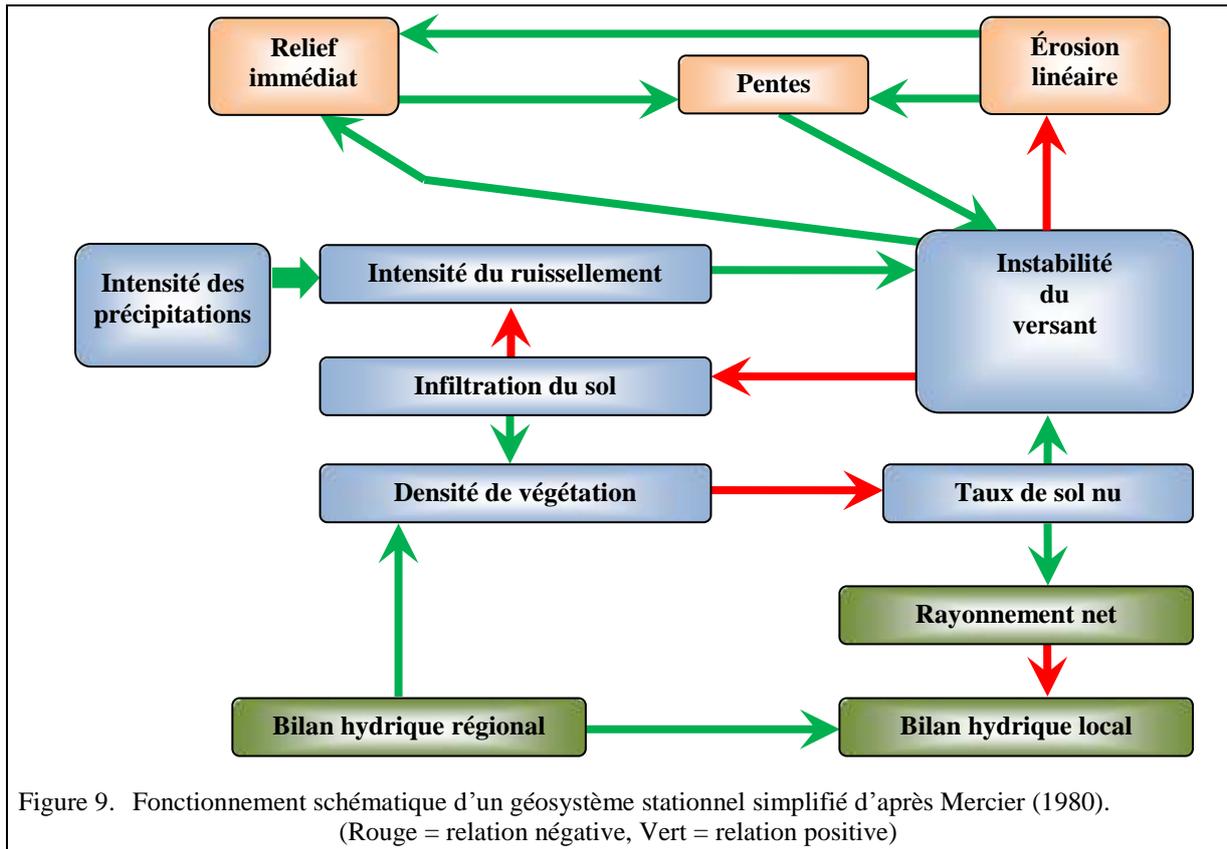


Figure 8. Équilibre morphoclimatique sous influence des précipitations et de l'insolation. L'intensité des précipitations détermine l'instabilité du versant qui est accentuée par le ruissellement et la pente mais ralentie directement ou indirectement par l'infiltration dans le sol et la densité de la végétation.

Les systèmes morphogénétiques responsables des formes du relief sont sous l'influence principale de facteurs climatiques actuels et/ou passés (Tricart & Cailleux 1965a, p. 189). Les formes du relief sont dictées par l'instabilité locale du versant qui s'érodera d'autant plus que ses pentes seront plus raides. Un versant est d'autant plus instable que le ruissellement est important, à savoir la différence entre les précipitations et l'infiltration de celles-ci dans le sol qui sera favorisée par la densité du couvert végétal.

Lorsque les pluies sont régulièrement distribuées dans le temps et dans l'espace et lorsque les températures de l'air sont optimales pour le développement de la végétation et le maintien des fonctions organiques comme cela peut-être le cas dans certaines régions pantropicales (20–25°C selon Tricart & Cailleux 1965b), la matière organique s'accumule à la surface du sol. La partie non interceptée des précipitations est stockée dans les horizons organiques, puis dans le sol, les formations superficielles ainsi que dans les nappes phréatiques souterraines (Mercier 1980, Figure 9).



Lorsque le régime pluviométrique est irrégulier, dans le temps ou dans l'espace, un épisode sec a une incidence directe sur la végétation qui s'assèche lorsque les réserves d'eau du sol sont épuisées. Plus la végétation s'assèche, moins elle est dense, moins elle joue le rôle d'écran entre les processus météoriques et la surface de la lithosphère et moins elle favorisera l'infiltration des précipitations, de sorte que le ruissellement sera plus intense ainsi que l'érosion et le versant plus instable.

Le relief change donc plus rapidement lorsque les précipitations sont irrégulières, à condition cependant que les réserves d'eau du sol soient faibles car la végétation maintient son rôle de régulateur tant qu'elle a accès aux réserves d'eau souterraine. Le bilan hydrique stationnel est l'une des résultantes de la Figure 9. C'est lui qui donne le stock d'eau libre disponible pour les plantes et les êtres vivants. C'est lui qui servira de guide lors de la construction du modèle biogéographique (cf. 5.4). En effet les espèces analysées ici ne vivent que sur de petites surfaces, et sont tributaires de l'eau disponible à faible distance.

Dans un paysage, les formations superficielles et les sols des hauts versants proches des crêtes sont le plus souvent en place, à savoir liés à la roche sous-jacente et à sa couverture végétale.

Plus on descend vers l'aval, plus la part de matériaux « allogènes » augmente car ceux-ci proviennent par colluvionnement et alluvionnement au moins en partie de l'amont où les conditions et les processus étaient

distincts. Les formations superficielles sont ainsi d'autant plus allogènes et plus épaisses qu'elles sont éloignées des hauts des versants et proches des fonds de vallées.

Le transfert de l'eau se fait d'amont en aval, dans le sol et dans les formations superficielles avant de rejoindre les nappes phréatiques souterraines. Lorsque les roches sont "perméables en grand", comme dans des calcaires karstifiés ou des grès, l'eau qui a circulé dans les fissures de la roche va ressortir par des sources ou résurgences. Dans le cas de milieux continus, les rivières drainent l'eau des nappes phréatiques, parfois les rivières alimentent les nappes. La classification des sols ci-dessus (Figure 7) pourrait avoir un intérêt dans ce schéma

Lorsque le climat s'assèche, les nappes sont moins alimentées et le toit des nappes s'abaisse. L'eau est moins disponible pour la végétation qui aura plus de difficulté pour y accéder. L'alimentation des rivières va être réduite, le cours d'eau est plus étroit (débit d'étiage), éventuellement plus court en s'asséchant sur sa portion aval.

Selon le degré de tolérance face au stress hydrique, les plantes auront des difficultés pour accéder à cette ressource vitale ; les plantes réduiront plus ou moins leur métabolisme, plus particulièrement et en priorité sur les parties aériennes vs. le système racinaire (Wu & Cosgrove 2000). Cette diminution de la biomasse végétale aérienne affectera en priorité la faune arborée et aérienne. Les plantes s'installeront là où l'eau est accessible (dans les fonds de vallons, sur les bords de versants de vallées alluviales ...).

En cas d'assèchement du climat, nous nous trouvons ainsi devant trois échelles d'adaptation et des résiliences décroissantes : (1) les sols qui ont des résiliences sur des millénaires, (2) la végétation dont la résilience n'est que de quelques siècles pour certaines espèces arborées au moins, et (3) les animaux dont la résilience se mesure sur quelques générations, soit généralement quelques décennies au plus (Tricart & Cailleux 1965a).

Lorsque le climat redevient humide, le versant restera longtemps instable avant la recolonisation de la végétation qui précèdera celle de la faune aérienne. Les relations entre faune et flore ne sont plus à démontrer dans les écosystèmes mais les vitesses des processus décrits ci-dessus montrent que les sols gouvernent le réseau trophique et le cadencent en imposant leur résilience. On peut ainsi imaginer qu'une partie du conservatisme des niches trouverait ici son origine.

### 2.2.3.3. Rupture d'équilibre morphoclimatique

Le processus décrit ci-dessus est dynamique avec des éléments qui agissent les uns sur les autres pour créer un ensemble en mouvement plus ou moins rapide. La rapidité du mouvement est principalement déterminée par l'intensité de la pluviométrie et le passé hydrologique récent. Les phases de modifications rapides alternent avec les phases de modifications lentes (Tricart & Cailleux 1965a, p 185). Moins la pluviométrie est régulière dans le temps et dans l'espace, plus la dynamique s'accéléra. Lorsque l'assèchement est responsable d'un volume d'érosion linéaire supérieur au produit de l'altération, les versants supérieurs se dénuderont (Tricart & Cailleux 1965b, p 173). Au cours des épisodes secs, les altérites érodées sont transportées en aval, plus ou moins loin selon l'intensité des événements climatiques et la taille et la densité des matériaux pris en charge. Suivant le schéma de la Figure 9, les lavakas sont typiquement des démonstrations de déséquilibres morphoclimatiques.

À Madagascar, on relève quelques types de végétation directement associés à des conditions édaphiques comme celles des inselbergs ou des raphiales. La classification de la végétation qui repose sur les caractéristiques physiques de celle-ci, donc sa physionomie, a été mieux appréhendée dans les études bioclimatiques (Cornet & Guillaumet 1976) que dans la carte phytogéographique de Humbert (1955) où trop d'éléments floristiques, donc historiques et non écologiques, occultent les aspects physionomiques de la végétation (Lowry *et al.* 1997).

### 2.2.3.4. Interaction, rétroaction : substrat, climat, eau disponible, plantes, animaux

Savoir qui du climat, des plantes ou des animaux ont été les déclencheurs de l'évolution et de la spéciation de la faune et de la flore terrestres depuis une centaine de millions d'années ouvre vraisemblablement des perspectives intéressantes mais ne devrait occulter l'élément déclencheur, ou limitant, selon les circonstances, pour permettre l'installation de la vie hors des océans. Le déclencheur se trouve clairement dans les mécanismes et processus destinés à utiliser les ressources en eau, que ceux-ci soient biotiques ou abiotiques. Les angiospermes peuvent utiliser les ressources en eau d'autant mieux que le substrat sur lequel elles croissent est bien alimenté.

Boyce *et al.* (2009) ont considéré la densité des nervures de diverses plantes pour conclure que celle-ci était de trois à 10 fois plus importante chez les plantes à fleurs, à savoir les membres des angiospermes qui ont évolué il y a quelques 100 millions d'années. En considérant les fossiles des plantes, ils montrent que l'évolution de ce

caractère est responsable d'un impact considérable sur le climat à partir de cette époque grâce à la corrélation bien connue entre évapotranspiration des plantes et précipitations dans les forêts tropicales humides (<sup>2</sup>).

Le développement du système veineux des plantes et une plus grande production de feuilles permettent de mieux utiliser les ressources en eau et augmentent la biomasse. Boyce *et al.* (2010) ont alors proposé que les angiospermes étaient les acteurs de leur propre succès en étant directement responsables de l'humidification du climat sous les tropiques dans une boucle de rétroaction positive dont profitera in fine, le monde animal. L'explosion dans la spéciation des angiospermes s'est déroulée simultanément avec celle d'autres groupes comme les insectes mais aussi des associations entre les plantes et des agents du monde animal dont les mycorhizes, les pollinisateurs, les prédateurs ou les disséminateurs (Pennisi 2010).

La figure 9 ci-dessus simplifiée d'après Mercier (1980) montre les interactions et rétroactions entre des éléments biotiques et abiotiques qui sont principalement influencées par le régime extrêmement variable des précipitations. Celles-ci laissent présager des possibilités de nouvelles adaptations et d'associations pour les formes biotiques, à savoir les ingrédients de la spéciation des formes terrestres comme on le voit chez diverses plantes qui ne sont rencontrées que sur certains substrats, dans des microclimats particuliers ou qui dépendent d'une espèce pour la pollinisation ; mais aussi chez des parasites qui sont spécifiques de leurs hôtes, ou des mycorhizes associées à une seule espèce, des schémas de dispersion complexe pour les plantes, etc.

Thomas (2008) : "*The understanding of climate impacts on tropical rivers and catchments has developed, in part, from models developed for temperate landscapes, and a common rhythm is often apparent when millennial-scale studies are compared. At this level issues arising from the complex response of rivers to internal and external factors appear less important than the climate-driven signal. Understanding the fluvial record, however, depends on the availability and interpretation of other sources of proxy data such as pollen spectra, lake levels and ocean cores. In many rainforest areas few pollen records exist and many of these reveal a hiatus at the time of the Last Glacial Maximum. Examples of fluvial archives from Africa, Indonesia and tropical Queensland, Australia are discussed in relation to independent records of vegetation change and inferences are made concerning critical episodes in fluvial history, focusing on the transitions from Oxygen Isotope Stage (OIS) towards 'glacial' conditions in OIS and the Pleistocene–Holocene transition to modern climates. Links between climate, vegetation change and fluvial activity are presented as descriptive models. The impact of short-term changes associated with Heinrich Events, the Younger Dryas and other sub-Milankovich episodes, such as Holocene episodes of rapid climate change (RCC) (Mayewski et al. 2004), cannot yet be identified at all sites, particularly in the southern hemisphere*".

Le Quaternaire malgache avait été désigné sous l'appellation d'Aepyornien (Battistini 1984) afin de pouvoir y inclure le Pliocène supérieur. La limite inférieure du Quaternaire a été le thème de nombreuses controverses depuis des années. Ces controverses ont connu un terme en 2009 lorsque l'International Commission on Stratigraphy a décidé de considérer le début du Quaternaire il y a 2,6 millions d'années (Ma), le Pléistocène étant ainsi considéré sur la période de 2,6 Ma à 0,01 Ma (Leigh Mascarelli 2009). L'Aepyornien de Battistini est ainsi conforme à la définition actuelle du Quaternaire.

### 2.3. Climatologie

Le climat est étroitement lié à la géographie locale (latitude, continentalité, altitude). La localisation géographique de Madagascar, à l'est du continent africain dans un océan tropical, son relief et les régimes de moussons sont les principales causes des variations des conditions climatiques (Donque 1975). Le climat a été étudié en détails par Gérard Donque qui lui a consacré un ouvrage avec des éléments importants sur les cyclones de la région et qui continue de faire référence au 21<sup>e</sup> siècle (Jury 2003).

Les données climatiques de Madagascar sont assez importantes et de nombreuses stations avaient été suivies au cours du 20<sup>e</sup> siècle, dont une station sur l'Andringitra (Saboureau 1962). Les stations modernes sont à présent localisées dans les principaux aéroports, à savoir loin des montagnes, des forêts, des parcs et des réserves qui sont les dispositifs qui nous intéressent.

#### 2.3.1. Sud-ouest de l'océan Indien

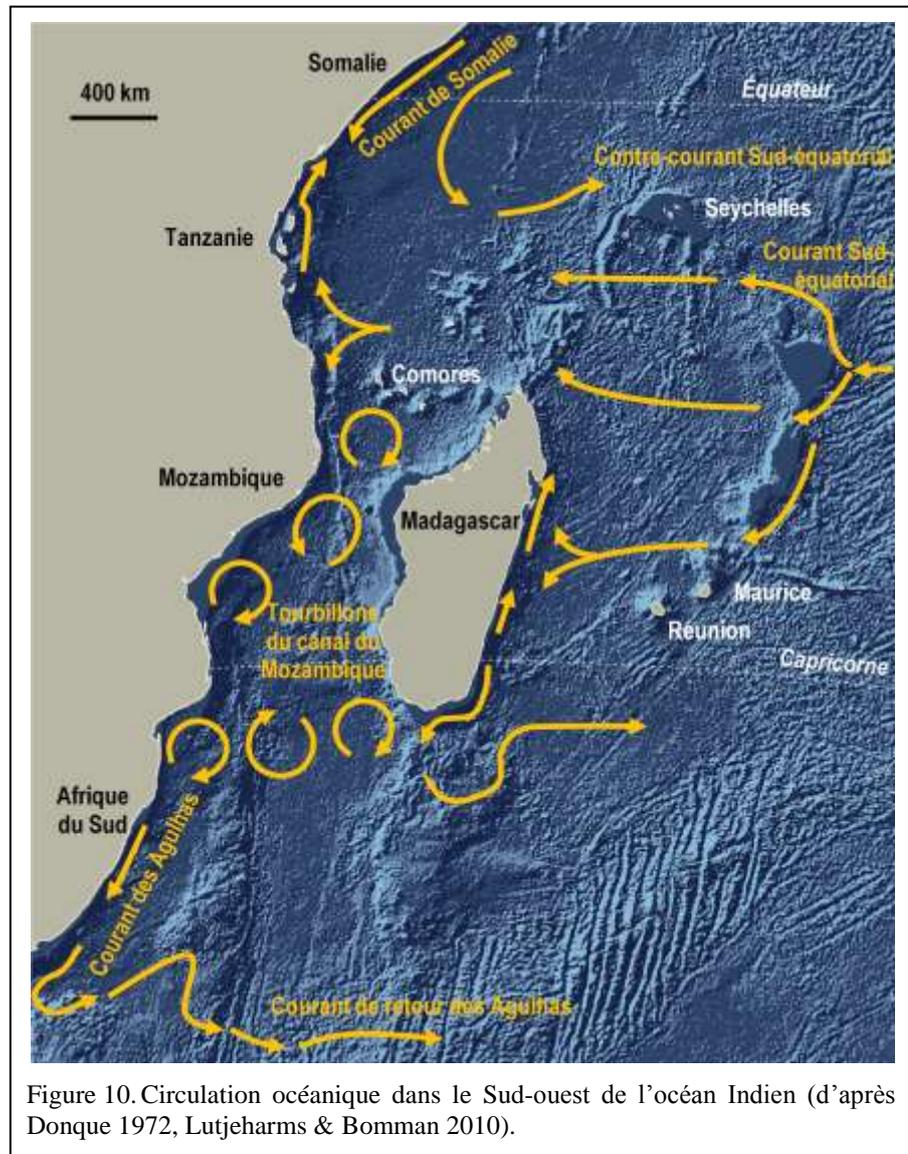
Dans l'océan Indien, au sud de l'équateur, les eaux de surface dessinent un gyre anticyclonique. Ce gyre méridional est large et puissant car il n'est pas gêné par des masses continentales.

---

<sup>2</sup> NB : Il n'est pas certain que cette hypothèse ancienne soit toujours acceptée par les microclimatologues actuels (communication orale J.-L. Mercier 2012).

L'océan Indien est une mer chaude dans laquelle l'effet refroidissant de l'*upwelling* est absent contrairement à ce qui est observé dans l'Atlantique et le Pacifique qui sont des mers plus froides à la même latitude. Les températures de surface de l'océan Indien sont d'environ 25°C en hiver et de plus de 28°C en été. Le gyre apporte ainsi un réchauffement à la côte orientale de Madagascar (Jury 2003).

Chaque bassin océanique du globe a une circulation imposée par le vent à l'échelle du bassin. Ces courants ne sont pas symétriques longitudinalement mais présentent un élément de plus forte intensité sur leur côté occidental. Ces courants alimentent les gyres subtropicaux des bassins océaniques. Le courant des Agulhas (ou des Aiguilles) qui s'écoule le long de la côte orientale d'Afrique du Sud est l'exception car il entraîne une partie des eaux de l'océan Indien vers le Sud de l'océan Atlantique. La pointe méridionale de l'Afrique s'étend peu vers le sud, en étant au-dessus de 35°S. Les eaux froides de l'Atlantique qui s'écoulent au sud du continent imposent une rétroflexion vers l'est au courant des Agulhas qui induira le courant de retour des Agulhas, et des "fuites" vers l'Atlantique (Figure 10). La circulation thermohaline qui est ainsi injecté dans les eaux froides de l'Atlantique semble affecter le climat global au-delà de ce qui a été estimé (Lutjeharms & Bomman 2010).



### 2.3.2. La circulation atmosphérique dans le sud-ouest de l'océan Indien

La zone de convergence intertropicale (ZCIT) se situe sur Madagascar à certains moments de l'été. Elle est formée par la convergence des masses d'air chaudes et humides en provenance des tropiques et portées par les alizés qui soufflent du sud-est vers le nord-ouest dans l'hémisphère sud. La ZCIT est située vers 15°S sur le canal du Mozambique et vers 10°S à l'est de Madagascar en étant repoussée par les alizés subtropicaux. En hiver (mai – septembre), Madagascar est sous l'influence des hautes pressions indiennes qui placent l'île sous un régime anticyclonique. En été (octobre – avril), la zone des basses pressions indiennes peut couvrir une partie de l'île mais la moitié méridionale demeure généralement sous l'influence d'un alizé modéré (Donque 1972).

Lorsque la ZCIT se déplace vers le sud, elle traîne derrière elle les vents de mousson<sup>3</sup> qui atteignent le Nord-ouest de Madagascar en apportant de fortes pluies d'été austral.

La ZCIT et le courant de surface Sud-équatorial (Figure 10) constituent une voie d'eau chaude qui pousse les cyclones de l'océan Indien vers le nord-est de Madagascar (Donque 1972). Les fortes pluies apportées par les tempêtes tropicales et les cyclones ont une forte influence sur la pluviométrie annuelle calculée dans les stations affectées par ces phénomènes.

### 2.3.3. Variabilité et imprévisibilité

Le climat de Madagascar est surtout caractérisé par sa diversité et le caractère imprévisible de la pluviométrie. Quinze stations ont été utilisées dans une étude de prévisibilité de phénomènes périodiques et plus particulièrement les schémas de distribution de la pluviométrie mensuelle, et les informations reprises et comparées par Dewar & Richard (2007) montrent que toutes les stations de Madagascar étaient imprévisibles. Ces auteurs ont retenu le coefficient de prévisibilité comme étant la somme d'une mesure de constance (la mesure dans laquelle la pluviométrie est constante et donc prévisible) d'un mois à l'autre, et une mesure de la contingence (la mesure dans laquelle la pluviométrie de chaque mois est similaire d'une année à l'autre). Les stations du versant oriental avec des pluies réparties sur les 12 mois sont caractérisées par une variabilité intra-annuelle et les autres stations étudiées des autres régions qui montrent des mois sans aucune précipitation sont caractérisées par une variabilité interannuelle des précipitations (Dewar & Richard 2007).

### 2.3.4. Variabilité et causes prévisibles : les oscillateurs ENSO et l'IOD

À la fin du XX<sup>e</sup> siècle, des analyses des corrélations entre les moussons indiennes et l'ENSO (El Niño / Southern Oscillation) ont montré l'influence de cycles propres à l'océan Indien, le dipôle océan Indien (IOD). L'IOD est une oscillation irrégulière des températures de surface de l'océan Indien, dans laquelle la partie occidentale devient alternativement plus chaude puis plus froide que la partie orientale de cet océan. Une phase positive est caractérisée par des températures de surface et des précipitations supérieures à la moyenne dans l'ouest de l'océan Indien, avec un effet opposé dans l'est de l'océan Indien avec un refroidissement des eaux de surface et une diminution des précipitations. Une phase négative de l'IOD a les effets inverses (Figure 11, Marchant *et al.* 2006). L'IOD a une influence marquée sur l'intensité des moussons indiennes. Un IOD positif a été relevé au cours de la saison de mousson 1997-1998 puis en 2006. L'IOD n'est qu'un aspect du cycle climatique global en interagissant avec des phénomènes similaires comme l'ENSO dans l'océan Pacifique.

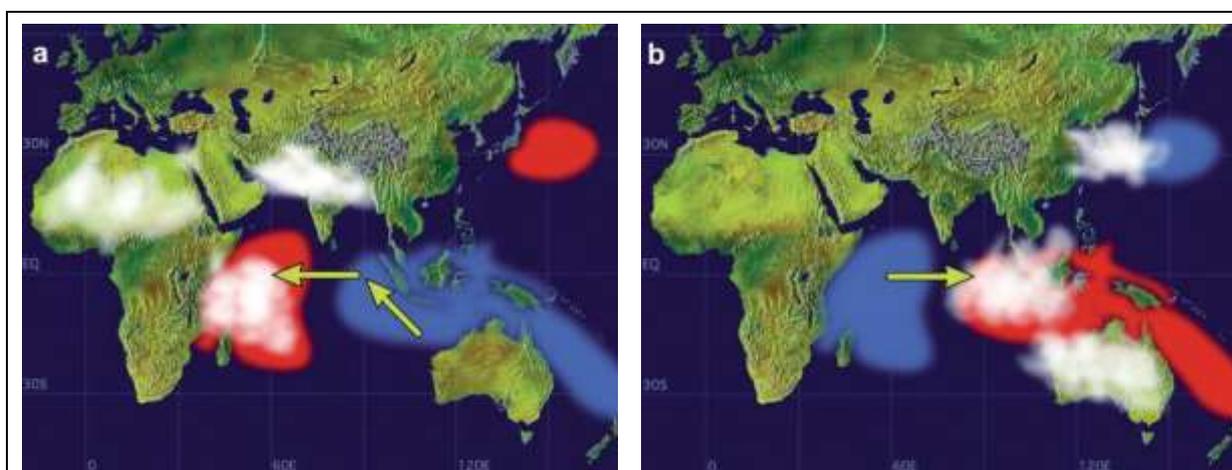


Figure 11. Représentation schématique des anomalies des températures de surface de l'océan au cours d'un événement IOD positif (a) et négatif (b). Les zones rouges indiquent le réchauffement, les zones bleues indiquent le refroidissement ; les zones blanches indiquent une activité convective et les flèches jaunes indiquent la direction du vent. (d'après A. Suyachandra Rao *In* Marchant *et al.* 2006)

Les climats tropicaux oscillent à des intervalles de temps réguliers de 3–7 ans entre une phase El Niño au cours de laquelle les eaux tropicales chaudes remontent au large des côtes orientales du Pacifique méridional, et une

<sup>3</sup> En provenance des hautes pressions froides qui se développent au-dessus du plateau tibétain au cours de l'hiver septentrional

phase La Niña<sup>4</sup> au cours de laquelle on assiste à l'upwelling des eaux tropicales froides. Si certaines études ont montré un impact unique et global de l'ENSO, la direction, l'amplitude et la chronologie de cet impact est finalement contrôlé par le système climatique local et des influences plus localisées, et finalement indiennes dans l'océan Indien.

Les incertitudes portant sur l'origine et l'influence de l'IOD sur l'ENSO et les moussons asiatiques continuent à faire couler de l'encre (Marchant *et al.* 2006). Il est cependant avéré que l'IOD est responsable d'extrêmes climatiques et certaines études portant sur les coraux de l'océan Indien ont permis de montrer que l'IOD au cours de l'Holocène moyen était caractérisé par des périodes plus longues avec de forts courants froids de surface et des pics de sécheresse qui intervenaient à des périodes ultérieures à celles qui n'auraient été influencées que par El Niño. (Abram *et al.* 2007).

La pluviométrie est vraisemblablement l'élément le plus difficile à prévoir dans les modèles climatiques. Madagascar est probablement dans une des régions climatiques la moins connue de la planète, mais devrait certainement profiter de l'avancement des études climatiques réalisées en Australie et en Afrique du Sud, qui sont au moins partiellement concernés par le même océan dans l'hémisphère Sud.

### 2.3.5. Influence du relief sur le climat

Le relief a une influence déterminante sur le climat, aussi bien en ce qui concerne les températures que la dynamique des courants. L'altitude abaisse les températures, en moyenne de 0,6°C par 100 m, bien des contre-exemples existent (températures instantanées moyennes, Donque 1975).

Le relief est le dispositif le plus important qui a permis de considérer les trois divisions climatiques principales de Madagascar (Donque 1975) :

- un domaine au vent de l'alizé sur le versant oriental qui reçoit toute l'année les courants d'est responsables de la pluviométrie et où l'humidité moyenne est élevée, et les températures relativement uniformes dans l'espace ainsi qu'au fil des jours.
- un domaine sous le vent de l'alizé où s'exercent les effets de foehn. Les pluies sont saisonnières et concentrées en été.
- un domaine méridional caractérisé par une grande sécheresse et la discrétion des effets saisonniers.

Les Hautes Terres (Figure 5) sont trop inégales et trop irrégulières pour être qualifiées de plateaux et leur bordure orientale n'est pas assez abrupte pour constituer un escarpement (Donque 1972 ; Wells 2007). Ce rebord a cependant une influence sur le régime hydrologique et le climat. En étant proche de la côte, il joue le rôle de barrière des pluies en assurant au versant oriental une pluviométrie régulière tout au long de l'année.

### Conclusion

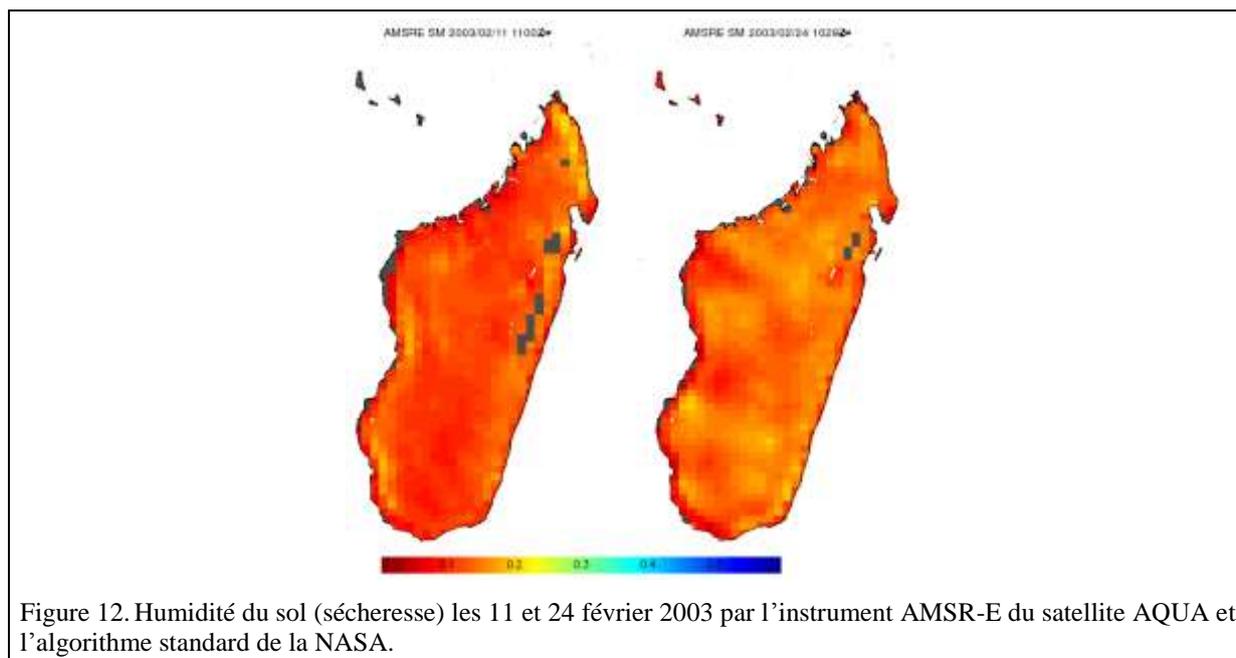
Le gyre du sud de l'océan Indien, les vents d'alizés, les cyclones et le relief créent une profonde asymétrie entre les climats des versants Est et Ouest de Madagascar. L'augmentation des températures de surface de l'océan Indien dans la région a été estimée à 1°C au cours du siècle dernier, à savoir une valeur légèrement supérieure à celles des autres océans du monde. Cette augmentation de température des océans pourrait avoir une incidence sur l'augmentation de la fréquence et de la puissance des cyclones (Jury 2003).

### 2.3.6. Essai de cartographie des précipitations et réserves en eau à Madagascar

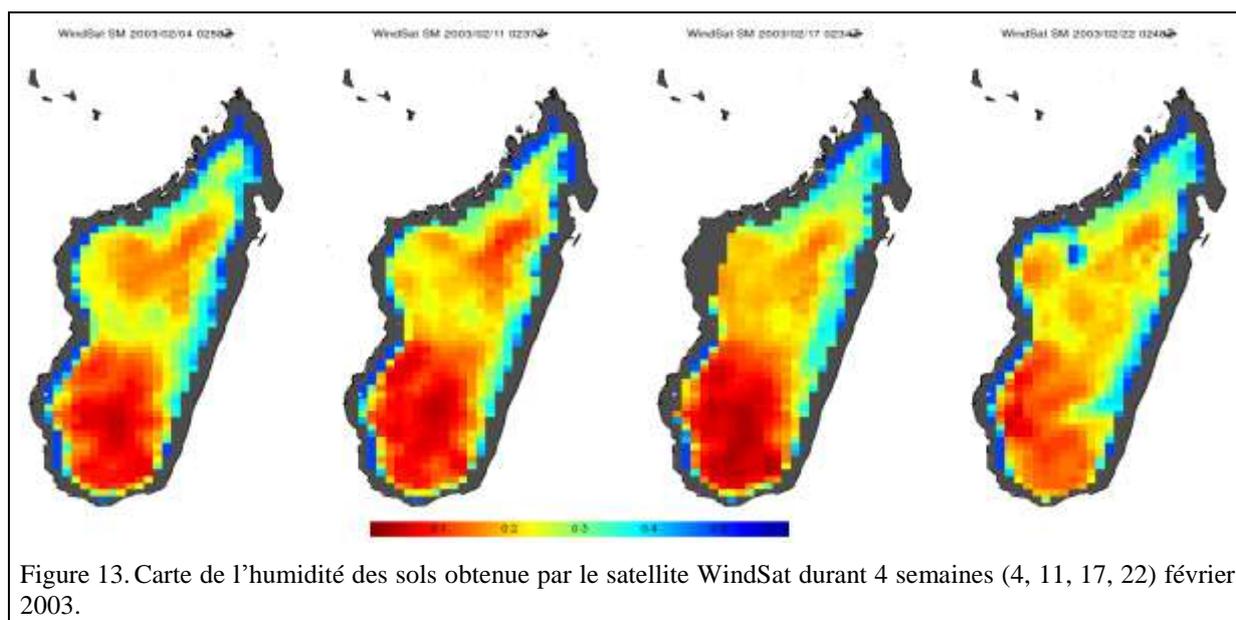
Sans refaire ici le travail de Donque (1975), dans le cadre d'un programme de recherche<sup>5</sup> intitulé "Remote-sensing characterization of lower-elevation watersheds in Madagascar as centers of Microendemism" (Haddah *et al.* 2010) nous nous proposons de vérifier les propositions de micro endémisme (Wilmé *et al.* 2006) dans les bassins versants. Il s'agissait de vérifier cette hypothèse à partir de données actuelles sur les réserves en eau du sol et sur l'eau dans la végétation. Madagascar ne possédant pas de sites de mesure des bilans hydriques, ce projet avait aussi pour but de réaliser un inter-calibrage des instruments de différents satellites. Trois appareils d'hyperfréquence (TRMM Tropical Rainfall Measuring Mission), l'instrument AMSR-E sur AQUA et WindSat (Figure 12). Cette approche par "pixel" peut paraître partielle et maladroite, mais son échelle correspond assez bien au fonctionnement stationnel du système (Figure 9) et à celui de ses habitants.

<sup>4</sup> La Niña est la version froide de l'ENSO.

<sup>5</sup> "Science Terra/Aqua", dossier proposé en 2010 à la NASA (mais non financé).

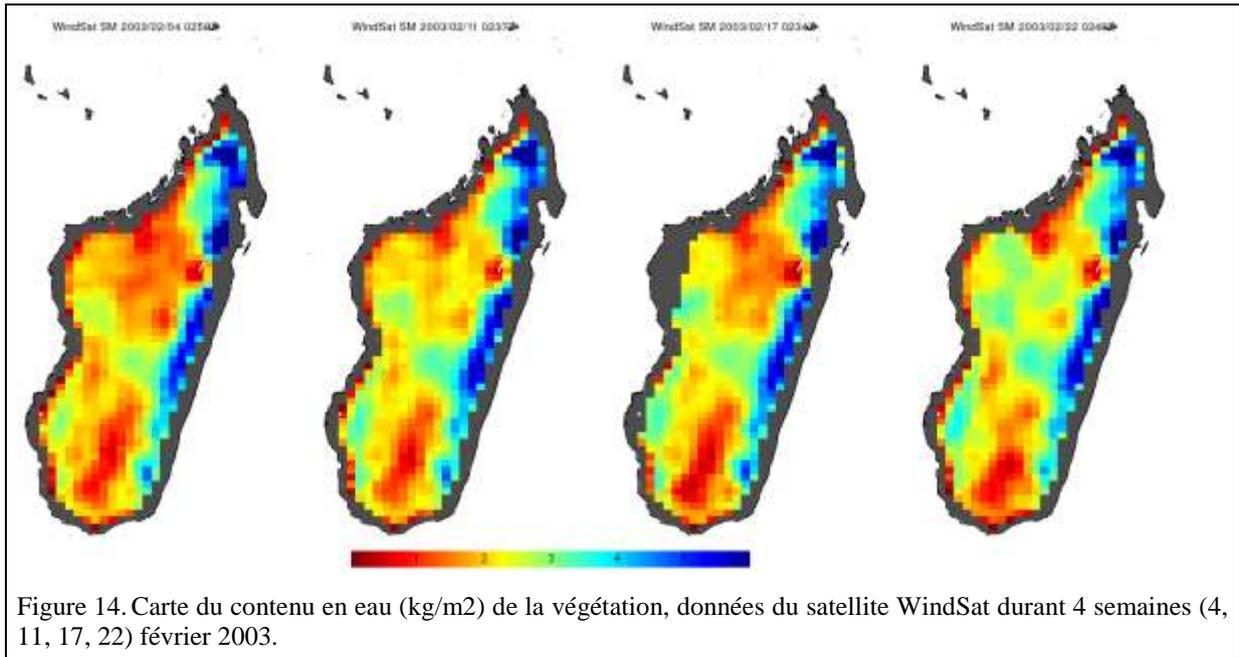


Les Figures 13 et 14 donnent des résultats différents pour la même date, ceci est dû aux problèmes de calibrage et aux sites choisis en référence. Il faut noter sur ces images un effet de bordure de 50 km.



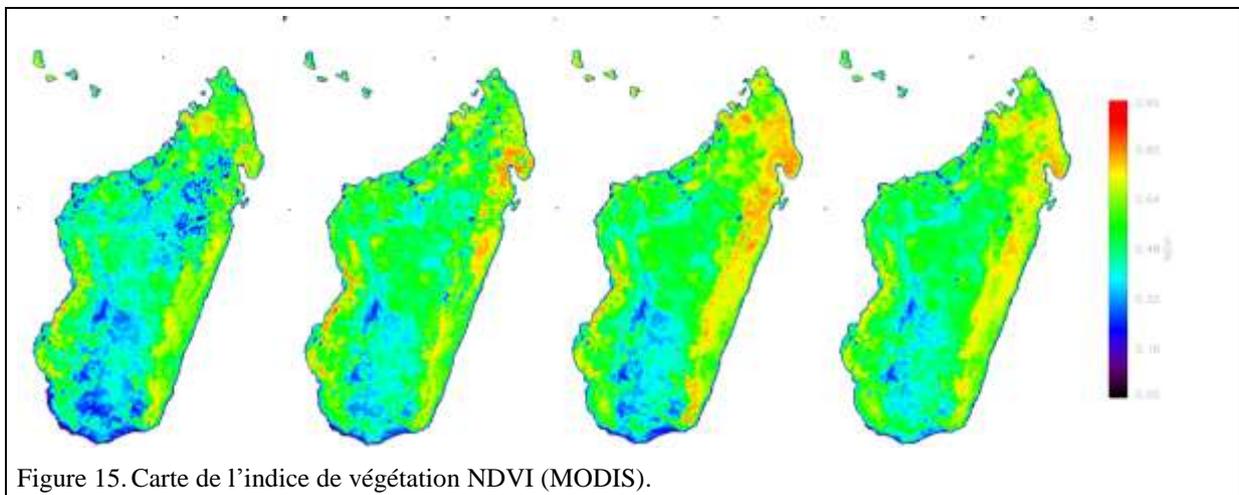
Une partie du projet consistait à proposer de nouvelles normes de calibration et en particulier utiliser des sites de référence à Madagascar comme le lac Alaotra (pixel rouge au Centre-Est de l'image, Figure 14). Une procédure itérative a été proposée pour recalibrer les autres images à partir des zones saturées en eau.

Après re-calibrage des trois instruments, le but était de produire une carte hebdomadaire de l'humidité du sol et du contenu en eau de la végétation. Ces données auraient été regroupées afin de créer des séries temporelles par bassin versant afin de les comparer avec les anomalies de précipitations  $\Delta R$ .



L'indice de végétation NDVI = (Proche IR - Rouge) / (Proche IR + Rouge), dont la gamme de variation est [-1, 1] aurait été amélioré (Figure 15), en tenant compte de l'anomalie des précipitations. Un coefficient de corrélation aurait été calculé pour chaque bassin et les valeurs auraient probablement permis de séparer les bassins de basse altitude de ceux de haute altitude<sup>6</sup>.

Les proposants font remarquer que les centres de micro-endémisme Maoala, Analanjirifo, Tanala, Anosy, Karimbola, Mikea, Menabe, Sambirano (cf. 5.4.1) apparaissent (en jaune) sur l'image de la Figure 15.

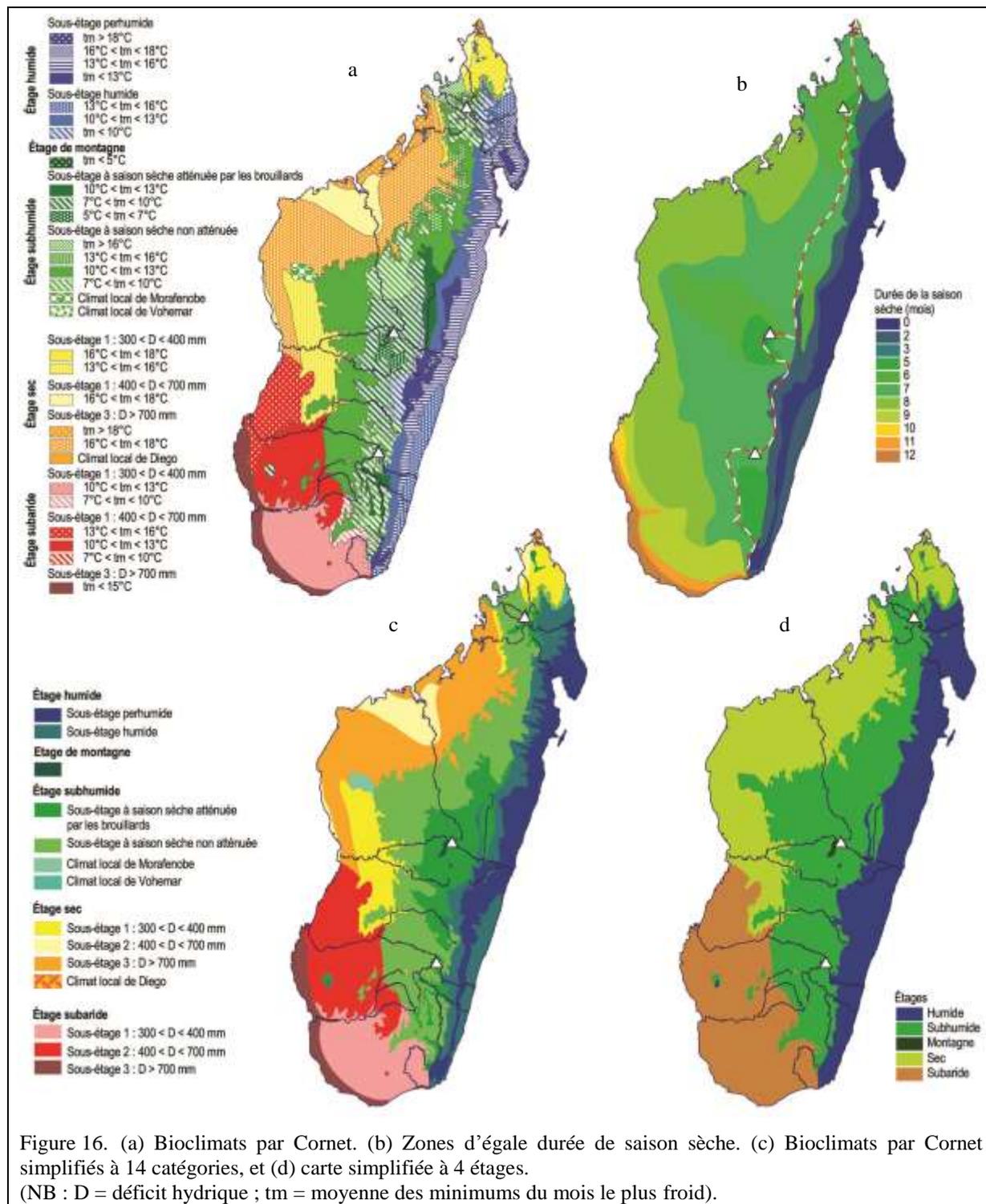


### 2.3.7. Les bioclimats

En attendant la cartographie par télédétection, Cornet (1974) propose une classification climatique intéressant la végétation de manière à proposer une carte destinée aux acteurs de l'agronomie et intègre alors le "déficit hydrique cumulé sur la saison sèche" qui trouve son origine dans la notion d'évapotranspiration potentielle qui est la demande climatique maximale en eau imposée par le climat à un couvert d'eau libre.

<sup>6</sup> Le lecteur intéressé par le développement des algorithmes et le modèle du bilan hydrique pourra se référer au texte du projet dans le document de tirés à part.

Cornet relève que les moyennes des températures minimales du mois le plus froid sont en relation avec l'altitude et la latitude (Figure 16a). Il complète ces éléments avec des informations sur le déficit hydriques pour considérer les étages et sous-étages.



Plutôt que d'imposer un seuil de précipitations pour considérer qu'un mois est sec, Cornet propose de considérer le bilan des précipitations et de la demande pour estimer le déficit hydrique climatique. Un mois sera sec lorsque ce bilan est négatif (Figure 16b).

La carte des bioclimats de Cornet (1972, 1974) a retrouvé de l'intérêt auprès des botanistes à la fin des années 1990 (Schatz 2000) mais généralement sous la forme des bioclimats simplifiés à 14 catégories en étant même utilisée sous sa forme simplifiée à cinq étages dans les cartes de répartition des taxons malgaches publiés dans la revue *Adansonia* du MNHN (Figure 16c,d)

## 2.4. Hydrologie

Une partie du travail devant tourner indirectement autour des bassins versants et de l'hydrologie, il est nécessaire de commencer par une définition :

*Le bassin versant (BV) est une unité géographique sur laquelle se fonde l'analyse du cycle hydrologique. Le BV draine par définition tous les écoulements intérieurs à une enveloppe représentée par la ligne de crête. Le BV a un seul exutoire qui est son "niveau de base", celui-ci commande entièrement le BV : la géométrie (limites, forme) composition (géologie, géomorphologie, pédologie, végétation, débit, ...). Lors de son fonctionnement hydrologique, le BV est un intégrateur géographique : il prend en compte les variabilités spatiales et temporelles des précipitations, de l'évapotranspiration réelle, des transferts en milieux non saturés ainsi que des transferts dans les nappes phréatiques.*

*NB 1 : Un bassin versant peut ne pas avoir d'écoulement visible.*

*NB 2 : Le niveau de base peut être "local" dans le cas d'une confluence ou d'un lac, "global" si c'est l'océan, et "variable" si il s'agit de l'évolution de l'embouchure d'un fleuve au cours du quaternaire.*

*NB 3 : Le bilan hydrique stationnel (somme des entrées et sorties d'eau) au cours d'un cycle (jour, année).*

*NB 4 : Le bilan hydrologique d'un BV (ibid.) peut ne pas être "bouclé" si une partie de l'eau quitte le bassin par une voie souterraine (pendage conduisant une partie de l'eau dans le bassin voisin, karst dont les résurgences peuvent se retrouver à grande distance ou même en mer).*

J.L. Mercier cours de Géomorphologie

### 2.4.1. Le réseau hydrographique

Le relief divise naturellement le réseau hydrographique en cinq entités selon Chaperon *et al.* (1993), à savoir : (1) les bassins de la Montagne d'Ambre ; (2) les bassins du versant oriental avec des fleuves au cours rapide et court ; (3) les bassins du versant méridional à l'écoulement intermittent ; (4) les bassins du versant occidental avec de longs fleuves au cours lent ; (5) les bassins du Tsaratanana (Figure 17).

Dans cette division, le bassin versant de la Maevarano est à cheval sur deux entités ; les affluents droits sont inclus dans le versant du Tsaratanana alors que les affluents gauches sont inclus dans le versant Ouest. Les affluents droits sont en effet sous les effets des précipitations orographiques du Tsaratanana mais ce BV draine également une zone méridionale de la région sèche du versant occidental (Figure 17).

Les plus grands BV en matière de superficie sont (1) le Mangoky 55 750 km<sup>2</sup>, (2) la Tsiribihina 49 800 km<sup>2</sup>, la Betsiboka<sup>7</sup> 49 000 km<sup>2</sup>, l'Onilahy 32 000 km<sup>2</sup>. Le plus grand BV du versant E, le Mangoro a une superficie de 17 175 km<sup>2</sup>, soit moins d'un tiers de celui du Mangoky (Figure 17).

La ligne de partage des eaux entre les versants Est et Ouest ne passe pas par le plus haut sommet de l'île qui culmine à 2876 m d'altitude dans le massif du Tsaratanana. Les rivières du versant du Tsaratanana



Figure 17. Divisions naturelles du réseau hydrographique d'après Chaperon *et al.* (1993).

<sup>7</sup> Depuis une capture récente (début du XX<sup>e</sup> siècle) d'une partie de la Mahajamba, l'ensemble Betsiboka-Mahajamba doit être considéré comme le plus grand BV avec une superficie de plus de 60 000 km<sup>2</sup>.

ont des pentes fortes de 30 à 40 m/km dans leurs parties supérieures et de quelques m/km seulement sur leurs cours inférieurs. Une telle délimitation peut être influencée par des caractères biologiques, en distinguant des faunes et flores associées aux torrents et rivières rapides des crénon et rhithron de celles des courants lents du potamon (Gibon 2001).

Le versant Est tel que défini par Chaperon *et al.* (1993, Figure 17) représente environ un quart du territoire. Les fleuves et les rivières y sont courtes, quasiment perpendiculaires à la côte, à deux exceptions près : le Mangoro et la Mananara du Sud (Figure 17). La plupart des fleuves de ce versant présentent de nombreux méandres sur leurs cours inférieurs et rejoignent des lagunes côtières qui s'étendent parallèlement au littoral derrière un cordon dunaire. Des travaux anciens du XIX<sup>e</sup> et XX<sup>e</sup> siècle ont connecté ces lagunes pour constituer une voie navigable, le canal des Pangalanes. Les estuaires des fleuves du versant oriental sont ainsi connectés depuis Toamasina jusqu'à Farafangana au moins (Figure 17).

Les fleuves du versant Ouest couvrent 365 000 km<sup>2</sup>, soit plus de 60% du territoire. Chaperon *et al.* (1993) distinguent les grands bassins qui débordent sur les hautes terres avec des profils en long caractérisés par une rupture de pente importante à la sortie du socle cristallin (Figure 2). Les petits bassins de ce versant ont des profils en long plus réguliers et sont généralement secs d'avril à novembre (Chaperon *et al.* 1993).

Les fleuves du versant Sud sont au sud du tropique du Capricorne et couvrent une superficie de l'ordre de 48 750 km<sup>2</sup> (Figure 17). L'ensemble de ces fleuves sont secs au moins une partie de l'année.

#### 2.4.2. Les Captures

Les captures ont été fréquentes, notées dans le Nord de Madagascar (de Margerie 1907) dans les séries sédimentaires du Nord-ouest, dans celles de l'Ouest, dans la dépression subséquente autour du Menabe incomplètement déblayée par les affluents du Mangoky et par la Sakeny affluent (capturée ?) de la Tsiribihina. Sur le Menabe lui-même, Werding (1971) note des captures à l'amont du Morondava, dans la zone du Makay.

Il en existe probablement d'autres à l'aval des fleuves côtiers. Tomitsy, Andranomena et Morondava sont très mal individualisés et conséquence de l'accumulation alluviale sur les plaines d'épandage, le rehaussement du niveau de base des drains les plus actifs par rapport à leurs voisins favorise les captures par déversement et la réorganisation des réseaux hydrographiques (Figure 18).

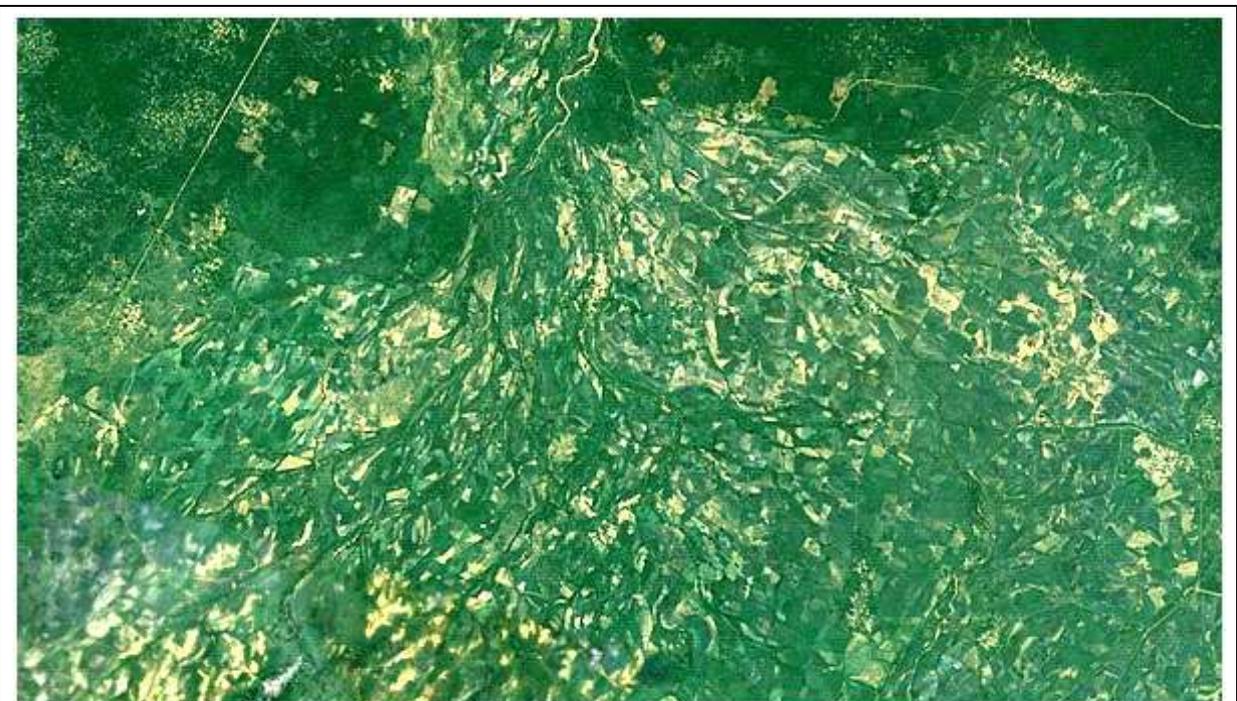


Figure 18. Sorte de "cône-delta" intérieur de l'Andranomena (10 \* 5 km<sup>2</sup>) (vue verticale Est en haut, le littoral en bas).

## 2.5. Paléoclimats

### 2.5.1. Les changements climatiques depuis le Paléocène

Le rapport  $\delta^{18}\text{O}$  entre l'oxygène  $^{18}\text{O}$  et l'oxygène  $^{16}\text{O}$  mesuré sur les foraminifères benthiques et sur l'oxygène des glaces de l'arctique et de l'antarctique est le proxy utilisé pour déterminer la température moyenne atmosphérique au cours des âges géologiques. Ces mesures ont permis à Zachos *et al.* (2001, 2008) de montrer les variations climatiques depuis 65 millions d'années (Figure 19) et surtout de mettre en évidence la diminution des températures depuis la fin du Miocène associée à une augmentation de l'amplitude des oscillations.

À la fin du Paléocène, l'Inde est suffisamment au nord pour permettre au courant sud-équatorial d'atteindre la côte orientale de Madagascar. La pointe sud du Sri Lanka se situait alors vers  $14^\circ\text{S}$  (contre  $6^\circ\text{N}$  actuel) et la pointe N de Madagascar entre  $20^\circ\text{S}$  et  $25^\circ\text{S}$ , contre  $12,5^\circ\text{S}$  actuel (Wells 2007). Dans une telle configuration, le nord de Madagascar atteignait ainsi la ceinture des alizés (Figure 20).

Au cours de l'Éocène, l'Inde entre en collision avec l'Eurasie. L'Australie se sépare de l'Antarctique et permet un courant circum-atlantique qui complétera le gyre de l'océan Indien. La pointe N de Madagascar se situait entre  $19,1^\circ\text{S}$  et  $19,7^\circ\text{S}$  il y a 43 Ma (Wells 2007). Il existait alors des courants de surface en provenance de l'Afrique, d'une région correspondant au nord-est du Mozambique et de la Tanzanie en direction du sud-est vers Madagascar.

Après cette période, Madagascar dérive vers le nord et le gyre équatorial en permettant au système régional des courants d'évoluer vers la configuration qu'on lui connaît actuellement avec des courants dirigés vers l'ouest, à savoir de Madagascar vers l'Afrique (Wells 2007, Figures 19, 20).

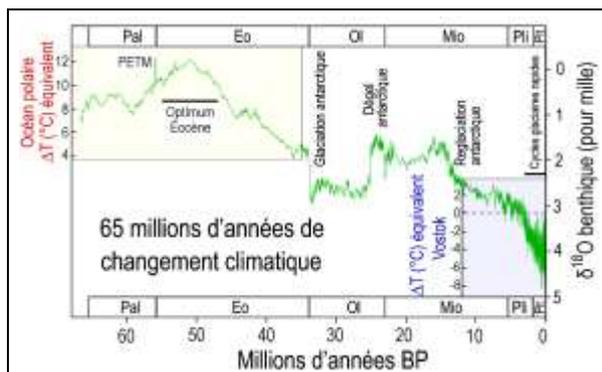


Figure 19. Oscillations paléoclimatiques du Cénozoïque.

(Zachos *et al.* 2001, 2008, Pal = Paléocène, Eo = Éocène, O = Oligocène, Moi = Miocène, Pli = Pliocène, Plt = Pléistocène, PETM = *Paleocene-Eocene Thermal Maximum*, i.e. Maximum thermique du passage Paléocène-Eocène; image d'après [http://www.globalwarmingart.com/wiki/File:65\\_Myr\\_Climature\\_Change\\_png](http://www.globalwarmingart.com/wiki/File:65_Myr_Climature_Change_png))

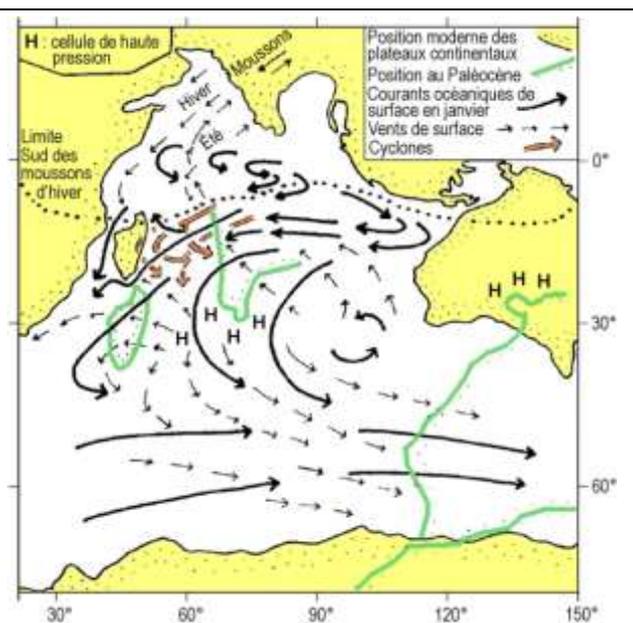


Figure 20. Vents et courants actuels dans l'océan Indien.

(Au cours du Paléocène, l'Inde et l'Australie – lignes vert-pâle, empêchaient ce type de circulations atmosphériques et océaniques – respectivement les courants sud-équatorial et circum-antarctique)

Les études moléculaires ont montré que les quatre ordres de mammifères terrestres actuels de Madagascar sont issus de quatre événements de colonisation indépendants vieux de 60 à 20 millions d'années. Il aura fallu attendre les travaux d'Ali & Huber (2010) pour comprendre que les courants océaniques de certaines époques du Cénozoïque permettaient de telles colonisations avec des vitesses qui pouvaient atteindre 20 cm par seconde, soit un voyage de 25 à 30 jours pour un radeau de végétation flottante à travers le canal du Mozambique (Krause 2010).

### 2.5.2. Les changements climatiques du Plio-Quaternaire<sup>8</sup>

La spécificité climatique des derniers millions d'années est l'existence d'oscillations thermiques de grande amplitude. Ces oscillations ont d'abord été mises en évidence par Milankovitch (1920, 1941) qui a expliqué comment les paramètres orbitaux de la Terre (excentricité, obliquité, précession des équinoxes) changeaient l'insolation reçue au sol et pouvaient mener à des glaciations. Convaincu par Köppen et Wegener (1924), ces résultats ont ensuite été transformés en courbes de température au cours des 600.000 dernières années. Un demi-siècle plus tard, les périodicités mises en évidence par Milankovitch ont été retrouvées par Hays, Imbrie & Shackleton (1976) dans des analyses isotopiques de la carotte V28-238 de l'océan Indien, dès lors un cadre conceptuel chronologique et causal existait pour les quaternaristes (qui n'aimaient pas les mathématiques).

Les glaciations quaternaires étaient connues avant Milankovitch.

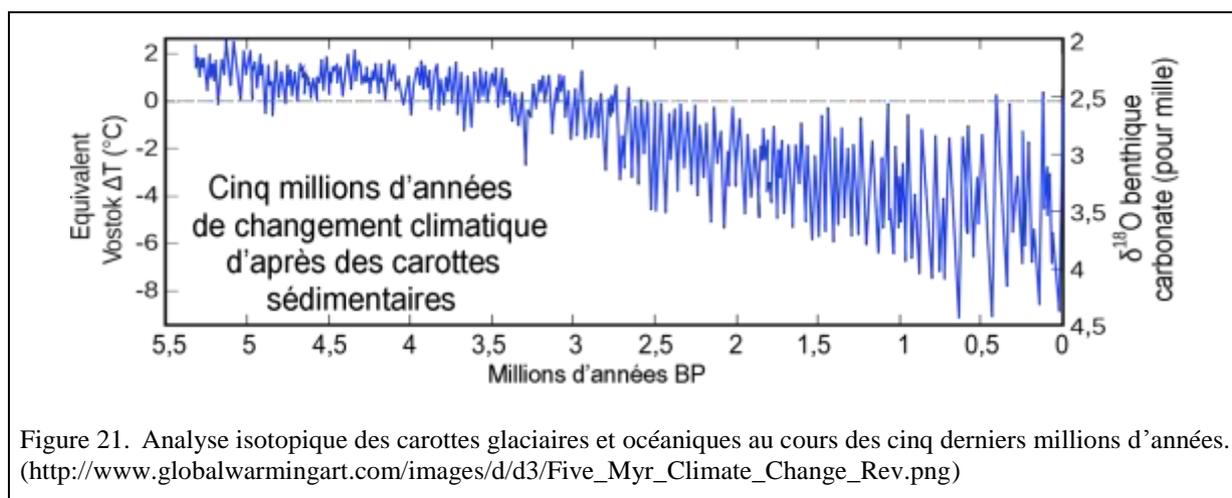
*"C'est H. B. de Saussure qui crée les termes "erratique" et "moraine" en 1799, il avait reconnu des blocs allochtones (granites alpins) dans le Jura. Le transport de ces blocs était attribué au "déluge biblique" (d'où le terme de diluvien), Darwin (1826) ayant vu des blocs glaciels en Terre de Feu, l'interprétation "glacielle" qu'il en donne va perdurer près d'un siècle auprès des plus grands auteurs (Lyell, Von Buch, Von Humboldt, Agassiz).*

*A cette époque, les fermiers des Alpes étaient témoins des avancées glaciaires. C'est un certain Perraudin Jean-Pierre (chasseur et cristallier) qui va convaincre Ignace Venetz ingénieur des ponts et chaussées dans l'État du Valais du danger des glaciers. I. Venetz est surpris le 16 juin 1818 par la vidange brutale d'un lac de barrage causé par l'avancée du glacier de Giétroz qui balaie la haute vallée de Bagnes. A la même époque (1818-19), Perraudin écrit une lettre où il explique l'extension ancienne des glaciers par la présence de cicatrices sur les Roches. Convaincu, I. Venetz émet l'idée que les glaciers aient pu être plus étendus par le passé. En 1821 il publie une communication à la Société Helvétique de Sciences Naturelles (SHSN) à Lucerne. Simultanément ? en 1824, un norvégien J. Esmark propose les mêmes conclusions pour les glaciers norvégiens, et il estime leur épaisseur à 1000 m. La collaboration de I. Venetz et de Charpentier (ingénieur aux mines de Bex) va étendre les glaciations au-delà du domaine alpin. En 1834, J. de Charpentier présente lui aussi une communication à la SHSN. Agassiz décide de vérifier les dires de ses collègues, visite les Diablerets en 1836 et reprend et diffuse l'idée d'une glaciation au-delà des Alpes. En 1837 il remplace la communication qu'il devait faire sur les poissons fossiles du Jurassique d'Amérique du Sud par une communication sur les glaciers. Ce travail publié en 1840 ébranle un auditoire qui était déjà perturbé. À partir de 1845 on peut considérer que la communauté scientifique a assimilé le fait glaciaire."*

J.L. Mercier, Cours de Géomorphologie

Et Agassiz lui-même a étendu l'influence des glaciers dès l'été 1840 en Écosse, en Angleterre, puis à l'Amérique du Nord, l'Amérique du Sud ...

Depuis lors, les inlandsis : Antarctique, Groenland, Calotte Fenno-scandienne, Calotte Nord-Américaine, ont été délimités, et abondamment étudiés. Leur extension à l'océanographie a mis en évidence le rôle de la circulation thermohaline dans la régularisation des températures du globe. L'analyse isotopique des carottes glaciaires et océaniques (Figure 21) montre qu'au cours des derniers 3 Ma, il y a eu 109 chocs froids et autant de périodes chaudes semblables à l'actuelle.



Chaque fois qu'une phase froide apparaît, une partie de l'eau de la planète est stockée sous forme de glace dans les inlandsis à laquelle s'ajoute la glace du sol dans les régions périglaciaires, la conséquence en est par exemple

<sup>8</sup> Ces paragraphes ont été rédigés à partir des cours de J.-L. Mercier.

il y a 20.000 ans l'abaissement du niveau des mers de 120 m. Cet abaissement du niveau de base est associé à une sécheresse (moins d'eau en circulation), la longueur des cours d'eau augmente alors même que la quantité diminue. Il s'ensuit que nombre de rivières et fleuves vont être asséchés ou montrer un écoulement discontinu.

### 2.5.3. Évolution géomorphologique et paléoclimats

Au cours des derniers millions d'années les bassins versants ont changé de superficie, les rivières ont changé de lit, parfois changé de vallée (Battistini 1959), les profils transversaux des lits alluviaux ont changé de géométrie, les versants ont reculé et se sont adoucis, les sols se sont approfondis, la végétation a avancé et reculé. En bref, le paysage est une archive du temps. Les alternances climatiques mises en évidence dans les carottes océaniques ou dans les calottes glaciaires, par les mesures de  $\delta^{18}\text{O}$  associées aux datations absolues ont apporté une précision temporelle inimaginable il y a quelques décennies. Les analyses polliniques vont dans le même sens (Gasse & Van Campo 1998, 2001, Vallet-Coulomb *et al.* 2006a,b).

Devant ces résultats, le chercheur de terrain se sent parfois désemparé car il n'a pas actuellement les outils permettant de dater dans les paysages l'impact des multiples changements climatiques qui y ont pourtant laissé leurs traces, et il n'y a pas d'outil permettant de relier un paysage, une terrasse alluviale ou même un versant à une carotte océanique ou continentale.

À Madagascar, le premier point important à résoudre est temporel : il s'agit d'associer ou de synchroniser (ou non) les changements climatiques de l'hémisphère Nord à ceux de l'hémisphère Sud (Blunier *et al.* 1998, Lynch-Stieglitz 2004). Le premier point étant supposé résolu, le second est quantitatif : peut-on associer les glaciaires des hautes latitudes aux "pluviaux" des basses latitudes et les interglaciaires de l'hémisphère Nord aux "interpluviaux ou displuviaux" des tropiques ? En effet, les carottes océaniques montrent (Hays *et al.* 1976, deMenocal 2004) que les régions subtropicales d'Afrique ont oscillé entre des périodes sèches et des périodes plus humides et qu'elles sont scandées par les paramètres de l'orbite terrestre (cf. Milankovitch).

Un point d'ancrage commun entre les hémisphères concerne les oscillations des niveaux marins, ceux-ci sont probablement synchrones. C'est la raison pour laquelle Battistini (1964, 1984), Rossi (1977) et Salomon (1987) ont construit une chronologie relative fondée sur des niveaux marins. À l'opposé, les auteurs ayant travaillé sur les Hautes Terres de Madagascar (Bourgeat 1972) ont une vision différente car 800 mm de précipitations peuvent être considérées comme un "pluvial" dans l'Extrême Sud (Battistini 1964) et comme un "displuvial" sur les Hautes Terres et dans le domaine oriental. Et il n'est pas non plus établi que les oscillations climatiques soient synchrones sur l'île elle-même...

Les études menées en Afrique centrale et orientale ont montré l'existence d'une période sèche de 40 000 à 15 500 ans BP avec un maximum d'aridité entre 20 000 et 15 500 BP lorsque les niveaux des lacs étaient au plus bas, le recul de la forêt au maximum et l'avancée des zones herbeuses au maximum. Une période de transition située de 15 500 à 12 000 BP, l'optimum chaud et humide intervenant entre 9 000 et 6 000 BP avec une expansion des milieux forestiers, le recul des zones herbeuses et l'augmentation des niveaux lacustres. Une nouvelle période mésique est documentée vers 4000–2500 BP provoquant un nouveau recul forestier avant que le climat n'évolue vers le stade actuel, plus chaud et plus humide (Roche 1991, Assi-Kaudjhis *et al.* 2010).

Les principaux déterminants invoqués pour expliquer la distribution actuelle de nombreux taxons de la faune et de la flore de Madagascar sont l'altitude, le climat et la présence de rivières. La faune et la flore ont une durée d'existence réduite (cf. 2.2.3.2), à l'opposé, leur extension spatiale est grande même si leurs frontières fluctuent, et malgré leurs indéniables qualités, les résultats apportés par les travaux isotopiques avec leur raffinement temporel ont une énorme limite : ils sont inutilisables sur le terrain. Ce sont donc les emboîtements de formes topographiques et les superpositions de formations superficielles qui permettent de lire l'impact des climats sur l'évolution des paysages, des flores et des faunes.

Au sud de Toliara et du tropique du Capricorne, dans la région la plus aride de Madagascar, quel est l'âge de la vallée sèche présentée Figure 22 ?



Figure 22. Couloir d'Itamboho vue vers l'Est. Paléo-vallée non datée largeur 2 km, longueur visible 50 km.

Actuellement personne ne peut répondre à une telle question. Tout au plus peut-on faire la liste et l'enchaînement des processus successifs qui ont produit cette vallée (Battistini 1964). Celle-ci s'est construite à travers des dépôts marins étagés (transgressifs, hauts niveaux stables, maximum) et sur des entailles régressives (pulsation régressive, maximum régressif). Recoupant des formations continentales (sommet de remblaiement, établissement des nappes sableuses, nappes alluviales étagées, formation de "stone-lines", émergence du plateau continental, creusement de canyons, incision des vallées, karstification, ablation des versants, altération des sols, encroûtement des sols, extension de la végétation, ...). C'est de l'emboîtement de ces formes d'érosion et d'accumulation que naît une chronologie – certes relative – mais spatialisable. C'est ce que montre Salomon (1987) dans sa reconstitution du quaternaire malgache (Figure 23).

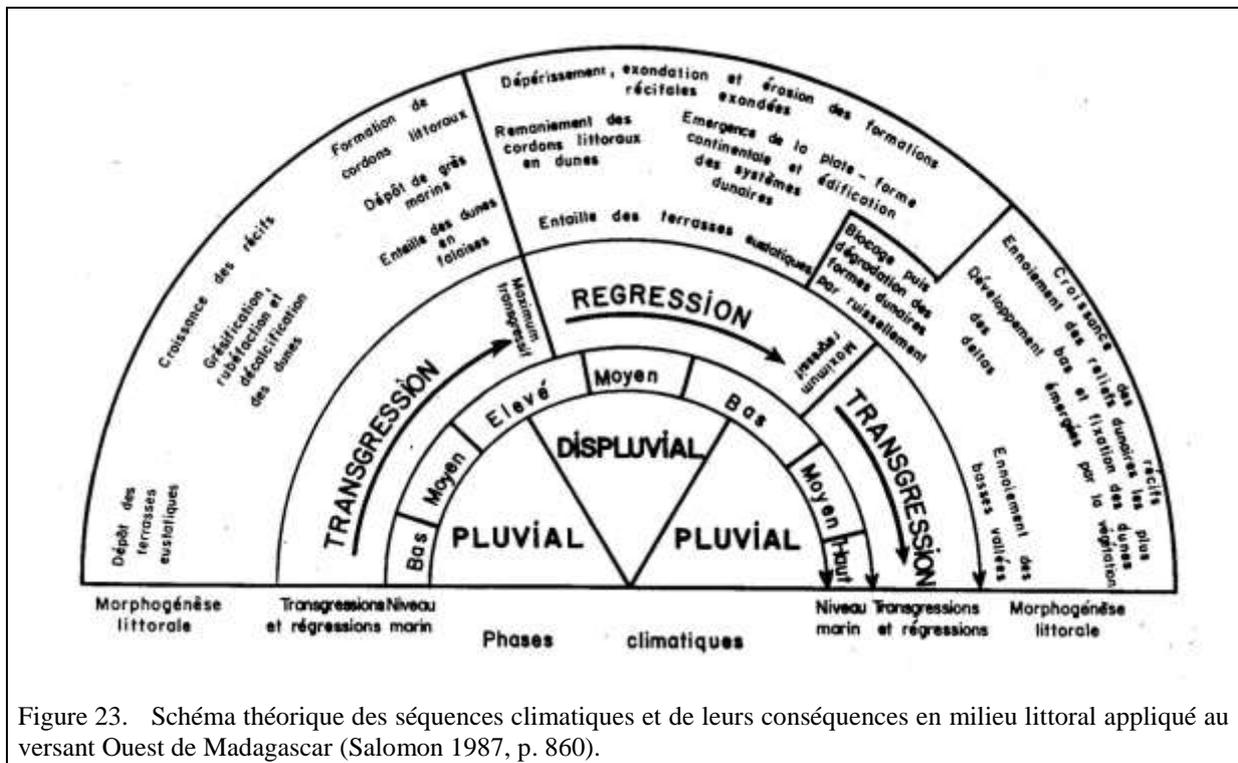


Figure 23. Schéma théorique des séquences climatiques et de leurs conséquences en milieu littoral appliqué au versant Ouest de Madagascar (Salomon 1987, p. 860).

## 2.6. La Biodiversité

Madagascar est reconnue depuis des siècles comme un véritable joyau en matière de richesse et de diversité biologiques, et nous retrouvons chez les auteurs successifs des épithètes allant de 'sanctuaire' pour Commerson in Oberlé (1981) à *hotspot* pour Myers *et al.* (2000) ou encore le plus chaud des *hotspots* selon Ganzhorn *et al.* (2001) pour désigner l'île dans une vision naturaliste.

### 2.6.1. Flore

Madagascar est un centre de diversité et d'endémisme botanique dans un contexte mondial. Le nombre d'espèces de plantes vasculaires est en évolution constante et croissante entre révisions taxinomiques et descriptions de nouveaux taxons, les botanistes estimant qu'ils ne connaissent vraisemblablement que la moitié des espèces de la flore de Madagascar. Les dernières évaluations portent sur un minimum de 14 000 espèces de plantes endémiques dont 6500 seraient traitées correctement dans les flores, à savoir auraient été retenues dans des études systématiques au cours des 40 dernières années (Phillipson *et al.* 2006). La plupart de ces espèces sont forestières (Figure 24).

### 2.6.2. La couverture forestière et les milieux anthropiques

Le recul de la couverture forestière à Madagascar est une ancienne réalité et aucune alternative n'a jusqu'alors pu être proposée pour mettre un terme aux pratiques destructrices comme la culture sur brûlis telle qu'elle est pratiquée dans les zones rurales de faible densité. Les forestiers, géographes et botanistes du XX<sup>e</sup> siècle, dont Humbert (1927), Sourdat (1972) et bien d'autres ont tous mis l'accent sur la destruction anthropique de la végétation naturelle de Madagascar en donnant à la dite végétation un caractère principalement sylvicole. Les premiers doutes formulés et documentés sur l'extension de la forêt sur l'ensemble du territoire remontent aux travaux sur la famille des herbacées (Poaceae) puis ceux de Burney ou d'autres équipes sur la densité de charbon ou les pollens (Burney 1996, Burney *et al.* 2004, Lowry *et al.* 1997). Si ces études ont mis l'accent sur l'existence d'une couverture herbacée ou pour le moins buissonnante, à certaines époques, il n'en reste pas moins que la flore de Madagascar demeure principalement arborée, comme on peut le voir dans les zones les plus sèches du Sud-ouest, alors que les zones ouvertes de l'île sont caractérisées par un nombre extrêmement faibles d'espèces.

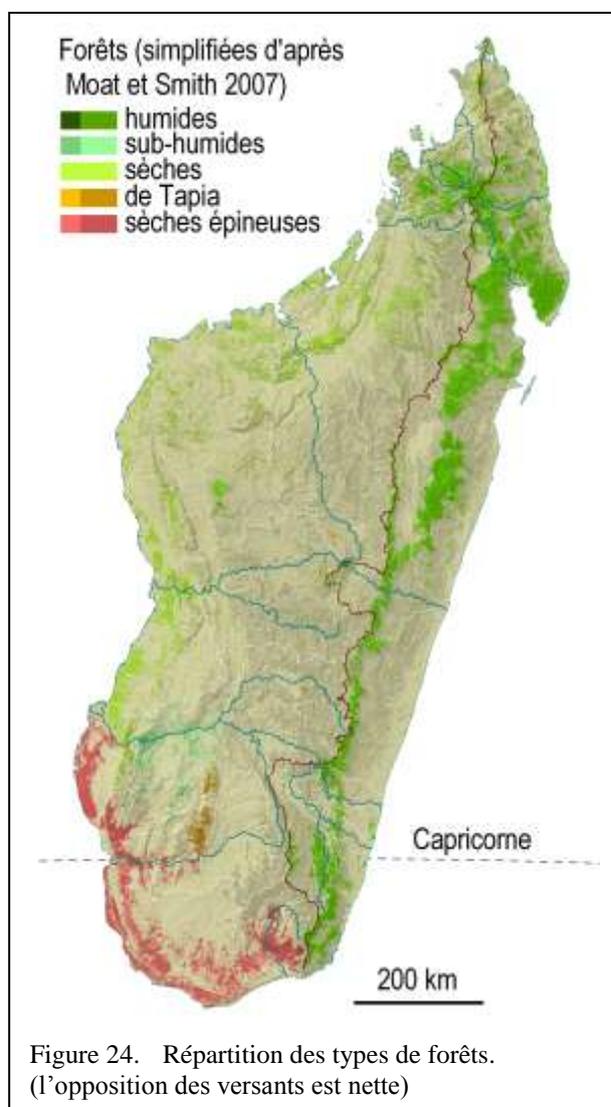


Figure 24. Répartition des types de forêts. (l'opposition des versants est nette)

Rappelons-nous que Madagascar a été l'une des dernières grandes terres à être découverte avec une présence humaine qui n'aurait guère que 2000 ans (Perez *et al.* 2005), voir 4000 ans (Gommery *et al.* 2011), bien qu'aucun site archéologique n'ait cette ancienneté car c'est à partir de marques d'objets tranchants sur des os de lémuriens ou d'hippopotames fossiles que ces premières datations sont fondées, ou à partir de données moléculaires (Tofanelli *et al.* 2009).

La responsabilité de l'Homme dans le recul de la couverture forestière de Madagascar et la disparition de la mégafaune et d'autres espèces endémiques méritent de plus amples travaux (ex. Dewar 2007) mais les dernières découvertes australiennes laissent présager une responsabilité certaine du facteur humain dans la destruction de la faune et de la flore malgache depuis sa découverte il y a quelques siècles (McGlone 2012, Prescott *et al.* 2012, Rule *et al.* 2012).

Les espèces de la faune que nous traitons ici étant exclusivement forestières et compte tenu du recul forestier constant, nous ne considérons que les forêts 'intactes' retenues par Moat & Smith en 2007 (Figure 24, Tableau 2). En rapport avec les groupes de faunes étudiés, nous ne procédons pas à la distinction des forêts littorales par rapport aux forêts humides, et ne retenons pas les mangroves qui n'abritent pas la faune endémique forestière.

Tableau 2. Superficie des types de forêts d'après les travaux de Moat & Smith (2007).

Couverture	Superficie (km <sup>2</sup> )		
	Versant W	Versant E	Total
Forêts			
Forêt humide	8 395	39 616	48 011
Forêt sèche de l'ouest	30 808	1 162	31 970
Forêts subhumide et humide de l'ouest	4 082	0	4 082
Forêt – fourré sec épineux et formation buissonnante du SW	20 116	0	20 116
Sous total.....	63 402	40 777	104 179
Autres (zones herbeuses, nues, humides, forêts dégradées, mangroves, forêt de Tapia, cultures)	365 483	118 938	484 421
<b>Total .....</b>	<b>428 885</b>	<b>159 715</b>	<b>588 600</b>

### 2.6.3. Faune

#### 2.6.3.1. Invertébrés

De nombreux scientifiques se sont intéressés aux invertébrés de Madagascar qui sont le groupe le moins bien connu de l'île. Ce fait est surtout expliqué par la diversité remarquable de ce groupe et les niveaux de micro-endémisme. Les Arthropodes sont le groupe le plus riche sur Terre avec plusieurs millions d'espèces<sup>9</sup> mais aucune estimation ne peut être avancée pour Madagascar dans l'état actuel de nos connaissances. Nous savons par contre qu'ils représentent une part importante de la biomasse. Les entomologistes s'intéressent aux arthropodes de Madagascar car ils trouvent sur l'île de nombreux groupes reliques qui ont disparu partout ailleurs depuis l'éclatement du Gondwana. Ces groupes sont précieux pour appréhender l'évolution des arthropodes, ici et ailleurs (Griveaud 1981, Fisher & Penny 2007, Elouard *et al.* 2007).

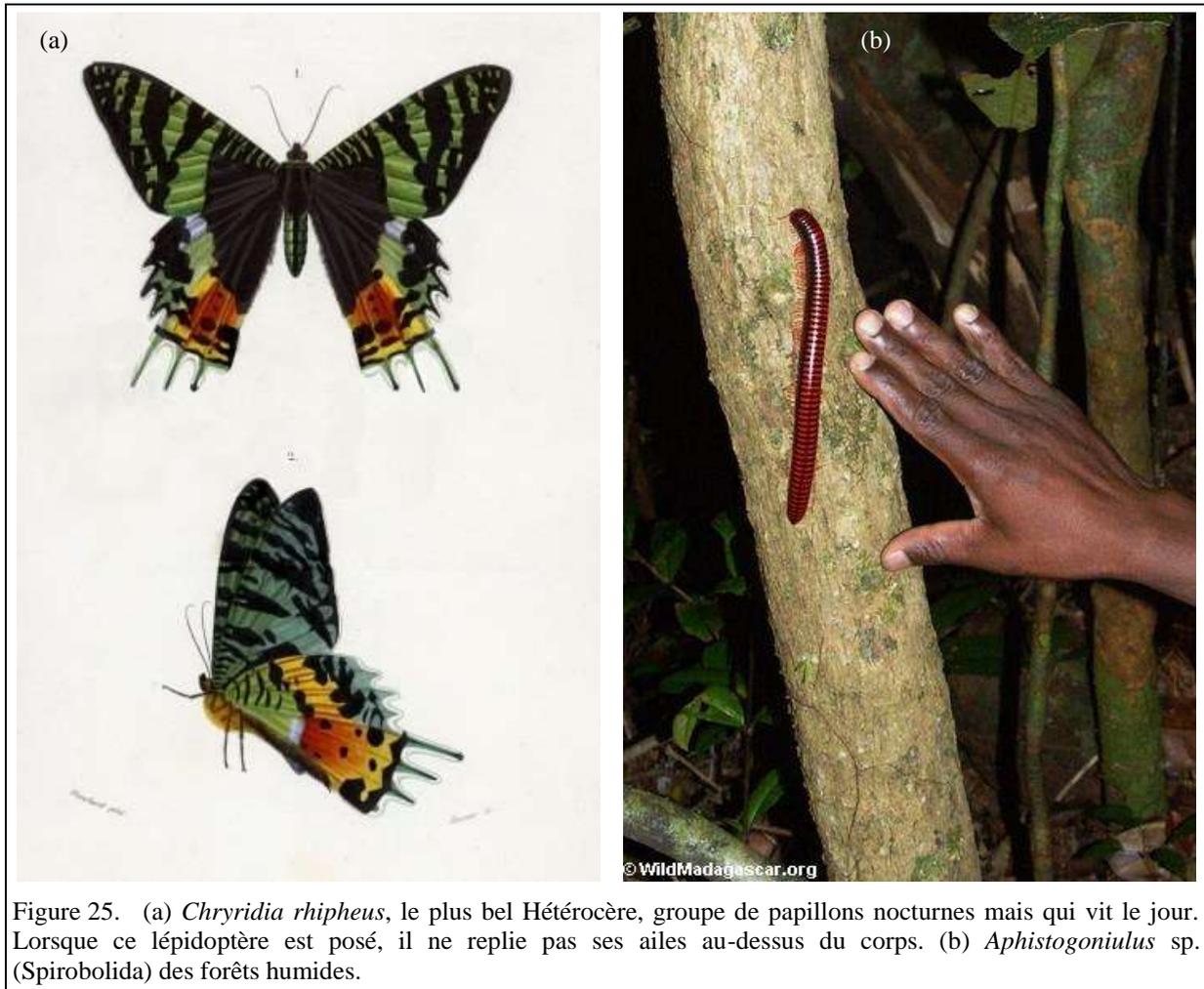
Parmi les espèces remarquables de Madagascar, on cite l'un des plus beaux papillons du monde qui appartient au groupe des Lépidoptères nocturnes mais qui a des mœurs diurnes *Chryidia rhipheus* (Figure 25a). On peut également citer les Diplopodes ou mille-pattes avec des espèces qui peuvent se regrouper en masse comme chez les grands mille-pattes volveurs (Wesener & Schütte 2010) ou les membres du groupe des Spirobolida dont les plus grands représentants du monde sont malgaches (Figure 25b).

Les invertébrés dulçaquicoles pourraient certainement révéler des schémas de distribution intéressants mais même s'ils ont fait l'objet d'inventaires détaillés, l'échantillonnage est insuffisant pour procéder à des analyses biogéographiques (Elouard & Gibon 2001).

#### 2.6.3.2. La faune vertébrée fossile et subfossile

Les paléontologues ont toujours prisé Madagascar en estimant sa position au centre du Gondwana puis son insularité dès la fin du Crétacé. Les fossiles les plus anciens sont représentés par des Crocodyliformes (ex. Turner 2006) et des dinosaures saurischiens. Les fossiles du Crétacé Inférieur ont révélé des formes ancestrales d'oiseaux avec cinq taxons dont *Rahonavis ostromi* qui existait il y a 80 millions d'années et s'avère proche de l'*Archaeopteryx* (Forster *et al.* 1996, Forster *et al.* 1998, Chiappe & Dyke 2002, O'Connor & Forster 2010). Les plus vieux fossiles de mammifères sont représentés par d'anciennes lignées incluant *Ambrondo mahabo* datant de 167 millions d'années et aux affinités contestées entre des ancêtres possibles de monotrèmes, à savoir le groupe de mammifères ovipares dont l'ornithorynque est un représentant actuel, ou de marsupiaux, comme tous les mammifères autochtones d'Australie (Flynn *et al.* 1999).

<sup>9</sup> NB : les estimations varient de 5 à 30 millions



Aucune des lignées actuelles de vertébrés endémiques de Madagascar n'a pour le moment été révélée dans les sites paléontologiques du Crétacé de Madagascar (Krause *et al.* 1999, 2003) et les seuls fossiles (et surtout des subfossiles) portant sur les lignées actuellement présentes sur l'île sont datés de la fin du Pléistocène et de l'Holocène.

Les fossiles des vertébrés actuels sont représentés par des amphibiens, un poisson, des mammifères et des oiseaux (Figure 26). Le matériel subfossile portant sur les mammifères et les oiseaux montre plusieurs grandes espèces, plus particulièrement chez les lémuriniens disparus ou chez les oiseaux dont l'*Aepyornis*, un ratite légèrement plus grand que le Moa néozélandais. Plusieurs espèces d'hippopotames nains ont également disparu de l'île au cours de l'Holocène et deux tortues géantes, à présent disparues, faisaient partie des paysages du Quaternaire malgache (Burney 2007).

#### 2.6.3.3. Vertébrés terrestres actuels

Les vertébrés terrestres actuels de Madagascar sont représentés par les amphibiens, les reptiles les mammifères et les oiseaux. Les amphibiens et les reptiles font l'objet de nombreux travaux depuis des décennies et pas moins de 288 espèces d'amphibiens autochtones<sup>10</sup> et 375 espèces de reptiles sont actuellement reconnues mais les découvertes restent d'actualité et les herpétologues estiment que plusieurs centaines d'espèces seraient encore à décrire (Glaw & Vences 2007).

<sup>10</sup> Espèces endémiques de Madagascar sauf une espèce commune à Madagascar, aux Mascareignes et aux Seychelles. Une espèce allochtone est également rencontrée dans les habitats anthropisés.

Les deux principales équipes modernes qui travaillent sur les reptiles et amphibiens de Madagascar sont celles de Ron Nussbaum (UMMZ) et Chris Raxworthy (AMNH) aux États-Unis et l'équipe de Frank Glaw (ZSM) et Miguel Vences (Université de Braunschweig) d'Allemagne qui ont toutes les deux engagé des étudiants dans une analyse biogéographique des aires de répartition et d'endémisme de l'herpétofaune malgache (ex. Wollenberg *et al.* 2008, Vences *et al.* 2009, Pearson *et al.* 2007, Pearson & Raxworthy 2009). Dans une contribution récente Glaw *et al.* (2012) montrent que plusieurs espèces de brookesias endémiques du nord de Madagascar semblent se conformer au schéma des BV (Figure 27).

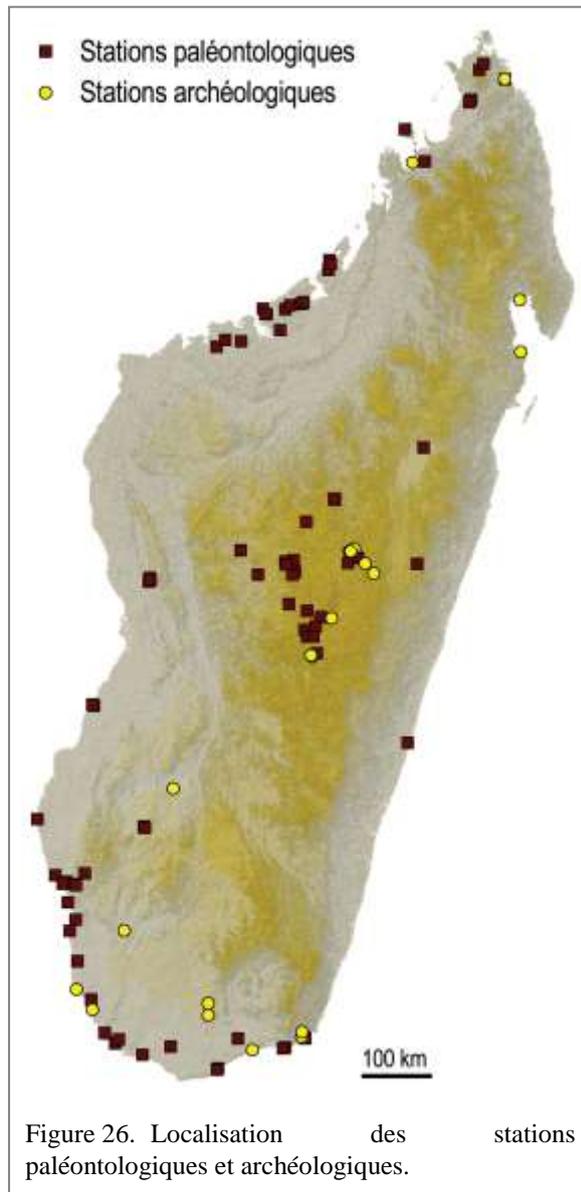


Figure 26. Localisation des stations paléontologiques et archéologiques.

Miguel Vences (Université de Braunschweig) d'Allemagne qui ont toutes les deux engagé des étudiants dans une analyse biogéographique des aires de répartition et d'endémisme de l'herpétofaune malgache (ex. Wollenberg *et al.* 2008, Vences *et al.* 2009, Pearson *et al.* 2007, Pearson & Raxworthy 2009). Dans une contribution récente Glaw *et al.* (2012) montrent que plusieurs espèces de brookesias endémiques du nord de Madagascar semblent se conformer au schéma des BV (Figure 27).

Nous suivons les reptiles et les amphibiens sur la base Noe4D, en collaboration avec quelques chercheurs de l'Université d'Antananarivo. Le principal des travaux portant sur les reptiles et les amphibiens se déroule dans les collections muséologiques et nous ne considérons guère que les informations publiées dans les journaux dans la base Noe4D, à condition cependant d'accéder aux dates et localités de récolte, ce qui est généralement le cas dans la plupart des descriptions modernes portant sur ces taxons. Nous ne disposons ainsi que de 3142 et 4950 documents respectivement pour les amphibiens et les reptiles, à savoir bien peu en regard des informations disponibles sur les oiseaux et les mammifères.



Figure 27. *Brookesia micra*, le plus petit vertébré connu, endémique du Nord (Glaw *et al.* 2012).

### L'avifaune

Comme pour bien d'autres groupes de la flore et de la faune de Madagascar, les affinités de l'avifaune malgache sont principalement africaines. Les études moléculaires récentes confirment ces liens et même au-delà des tendances estimées antérieurement car les quelques représentants pour lesquels on avait estimé des parents proches en Asie, s'avèrent être d'origine nettement africaine (Cibois *et al.* 2001, Kirchman *et al.* 2001, Yamagishi *et al.* 2001, Reddy *et al.* 2012).

### Les mammifères

En partant de données moléculaires, il a été clairement établi que chacun de ces quatre ordres de mammifères terrestres actuels de Madagascar a évolué à partir d'un ancêtre unique dont le plus proche parent est africain. Les populations pionnières de chacun de ces quatre groupes sont vraisemblablement arrivées séparément à des dates distinctes au début du Cénozoïque moyen, il y a entre 60 et 20 millions d'années (Yoder & Nowak 2006, Ali & Huber 2010, Krause 2010).

### 3. Les données

Toutes les données que nous utilisons font partie et ont été traitées suivant la procédure détaillée dans le Document II.

#### 3.1. L'avifaune

L'avifaune de Madagascar est assez paradoxale par rapport aux autres groupes de la faune et de la flore de l'île. Les oiseaux sont certainement les vertébrés les plus mobiles et ceux qui sont rencontrés dans la plupart des habitats terrestres. Or, Madagascar n'abrite guère que 279 espèces (Tableau 3, Tableau A1 présenté en annexe), soit moins de la moitié par rapport à un pays pantropical africain de superficie semblable, y compris le Mozambique ou la Tanzanie qui ne sont guère qu'à 400–800 km des côtes occidentales de la grande île.

Tableau 3. Composition taxinomique et principaux habitats fréquentés par les 279 espèces de l'avifaune malgache.

	Habitats			
	maritime (océan et littoral)	humide (lacs et marécages)	ouvert (zones herbeuses)	sylvicole (forêts et fourrés)
279 espèces	65	73	38	103
138 espèces endémiques	0	25	17	96
Espèces appartenant aux taxons supérieurs endémiques :				
Familles (18)				18
Sous-familles (14)				14
Genres (30)		2	1	27

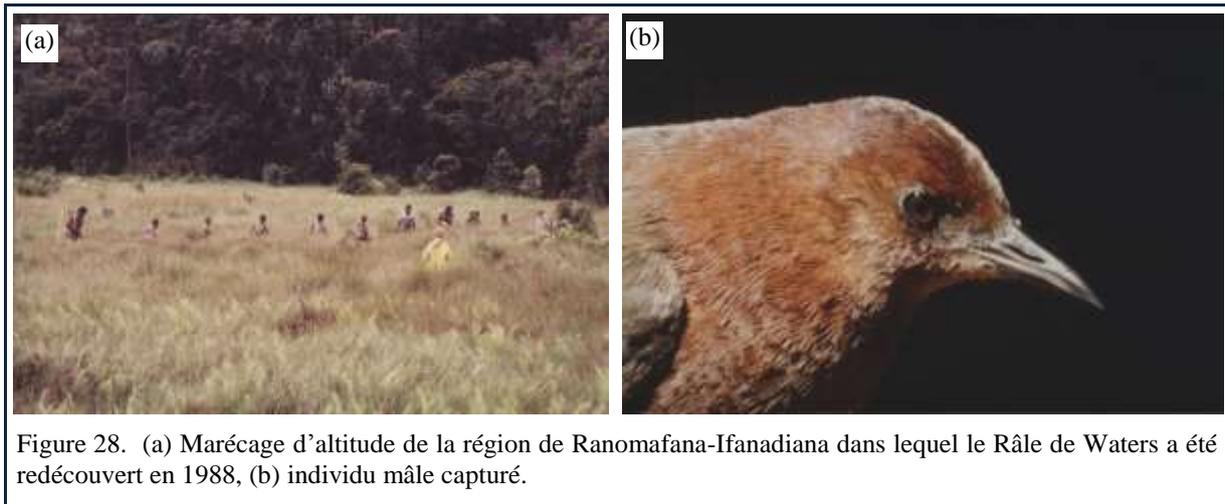
##### 3.1.1. État des connaissances de l'avifaune à la fin du XX<sup>e</sup> siècle

Dans les années 1980, le principal de nos connaissances portant sur l'avifaune malgache était compilé dans les ouvrages de Milne Edwards & Grandidier (1885), Rand (1936) puis Milon *et al.* (1973), et portait sur des données du milieu du XX<sup>e</sup> siècle. Cet aspect influençait nettement les compilations de l'UICN qui établissait les statuts des espèces et dressait les premières listes rouges des espèces menacées, travaux desquels il ressortait que les oiseaux malgaches étaient peu connus (Dee 1986). À la fin des années 1980 et avec la mise en place des programmes de protection de la nature, les ONG formulaient le besoin de disposer de données de terrain et ouvraient également des projets pour l'étude de taxons menacés.

Les espèces 'phares' qui méritaient toute l'attention des protecteurs de la nature étaient alors les oiseaux qui n'avaient pas été observés depuis plus de 50 ans et qui devaient, à ce titre et selon les statuts de l'UICN, être déclarés comme éteints. Néanmoins, l'absence de données sur cette période à Madagascar pouvait être liée au faible volume de travaux portant sur l'avifaune. Les espèces concernées étaient le Râle de Waters *Lemurolimnas watersi*, le Serpentaire de Madagascar *Eutriorchis astur* et le Coua de Delalande *Coua delalandei*, ainsi que des espèces aux aires de répartition restreintes comme le Grèbe de Delacour *Tachybaptus rufolavatus* et le Fuligule de Madagascar *Aythya innotata*.

##### *Nouveaux statuts des espèces d'oiseaux endémiques*

Le Râle de Waters fait partie d'un groupe de râles africains représenté par sept espèces en Afrique et deux espèces endémiques de Madagascar. Ils sont connus pour être discrets et mobiles, sont rarement observés, la connaissance de leur vocalisation étant généralement le moyen de les localiser. Le Râle de Waters avait été capturé dans des marécages du nord de l'île en 1931 et n'avait plus été observé jusqu'en 1988 lorsque j'enregistrais un chant inconnu dans un marécage de la région de Ranomafana avant de capturer un individu dans un filet pour le photographe (Figure 28, Wilmé & Langrand 1990). Quelques zones de marécage de cette région ont ultérieurement été incluses dans les limites du Parc National de Ranomafana créé en 1991 et ce Rallidae a depuis lors été localisé dans un marécage de la région centrale mais reste cependant rare (Dolch *et al.* 2004).



Le Serpentaire de Madagascar avait un statut similaire au Râle de Waters, car il n'avait pas été observé depuis 1931. On le savait forestier du versant oriental mais rien n'était connu de ce rapace. Un indice du Nord semblait le localiser dans le Marojejy que j'ai sillonné pendant des semaines en 1988 et 1989, en vain. Le Marojejy est une montagne accidentée et difficile, et si je n'ai pu localiser le Serpentaire, j'ai par contre documenté les oiseaux et les lémuriens de cette réserve, en réalisant par exemple les premiers enregistrements du Propithecus soyeux *Propithecus candidus*. Bien plus tard, j'ai participé à l'édition d'un ouvrage collectif sur les forêts de cette région (Goodman & Wilmé 2003).

Le Grèbe de Delacour et le Fuligule de Madagascar (Figure 29) sont deux oiseaux qui n'étaient connus pour nicher qu'au lac Alaotra qui se trouve également être le premier grenier à riz de Madagascar. Les pressions anthropiques sur les milieux naturels du lac Alaotra étaient importantes, et j'ai réalisé une étude de six mois en 1989 et 1990 afin de déterminer les statuts de ces deux oiseaux et du lémurien *Haplemur griseus alaotrensis* ainsi que pour identifier la pertinence d'inscrire les milieux naturels de la région sous une convention Ramsar pour la protection des milieux humides. L'étude a abordé des angles divers dont une recherche de spécimens muséologiques anciens, des travaux d'inventaire sur le terrain et une campagne de sensibilisation (Wilmé 1994). La capture d'un individu du Fuligule en 1991 permettra de relancer un inventaire des lacs sur l'ensemble de la côte orientale avec Mark Pidgeon mais le Fuligule ne sera pas localisé (Wilmé 1991, 1993, Pidgeon 1996).



Figure 29. Fuligule de Madagascar *Aythya innotata*.

Le Grèbe de Delacour n'a jamais été revu à Madagascar, il est vraisemblablement éteint ; le Fuligule a été retrouvé dans le nord-ouest en 2006 (Rabearivony *et al.* 2010). Le Serpentaire a été retrouvé en 1993 sur la presqu'île Masoala puis dans d'autres forêts de l'île (Thorstrom *et al.* 1995, Thorstrom & Rene de Roland 2003). Le Coua de Delalande est quant à lui considéré comme éteint car il n'a pas été vu depuis plus d'un siècle (Goodman 1993), d'autant que les efforts en matière d'inventaires de l'avifaune sont à présent importants par rapport à ce qu'ils furent dans les années 1980 (ex. Projet Zicoma 1999). Depuis le début de ce siècle et les travaux réalisés par les ornithologues malgaches et étrangers, les oiseaux de Madagascar disposent ainsi d'un statut de conservation qui traduit les menaces qui pèsent sur eux ou leur habitat bien davantage que l'absence de données comme ce fut le cas dans les années 1980.

### 3.1.2. Composition

L'avifaune de Madagascar présente toutes les caractéristiques d'un peuplement insulaire ancien, car plus de la moitié des espèces sont endémiques (Tableau 311.1), sachant que l'endémisme apparait également dans les taxons supérieurs avec trois familles endémiques (Mesitornithidae – trois espèces, Brachypteraciidae – quatre espèces, Bernieridae –10 espèces) et deux sous-familles endémiques (Couinae –10 espèces dont plusieurs présentent des particularités régionales en étant considérées comme des sous-espèces, Philepittinae – quatre espèces). La plupart des espèces endémiques des zones humides de l'île sont menacées par les actions anthropiques (Langrand & Wilmé 1993).

Toutes les espèces actuelles appartenant aux familles et sous-familles endémiques et la quasi-totalité des espèces appartenant à des genres endémiques sont sylvoicoles (Tableau 4, Figure 30) ; si cet aspect a été utilisé pour servir la protection de la nature, aucune explication satisfaisante à cette caractéristique n'a encore été proposée.

### 3.1.3. Niches écologiques

Une étude portant sur le suivi d'un arbre du genre *Ficus* a confirmé que la communauté des frugivores de Madagascar était faiblement représentée, plus particulièrement par rapport à cette communauté en Afrique (Goodman *et al.* 1997). Afin de mieux documenter la richesse avienne des diverses forêts de Madagascar, une analyse destinée à identifier les niches écologiques a été proposée en considérant le régime alimentaire, les habitudes en matière de recherche des aliments, la localisation du nid et le rythme d'activité diurne vs. nocturne (Wilmé 1996, Wilmé & Goodman 2003).

Ces informations sont reprises dans le tableau 4 pour les 144 espèces et sous-espèces forestières endémiques. Un régime alimentaire insectivore ou partiellement insectivore est noté respectivement pour 48% et 85% de l'avifaune sylvoicole. Les guildes d'oiseaux insectivores, diurnes, nichant dans les arbres et rencontrées dans les strates arborées représentent le tiers de l'avifaune (Tableau 4).

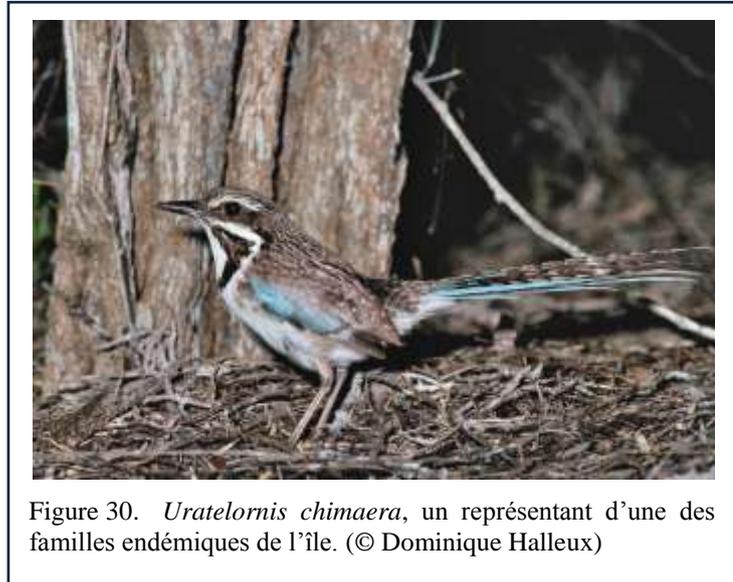


Figure 30. *Uratelornis chimaera*, un représentant d'une des familles endémiques de l'île. (© Dominique Halleux)

Tableau 4. Détermination de guildes écologiques pour l'avifaune forestière endémique (Wilmé 1996, Wilmé & Goodman 2003).

(1) I = insectes, Veg = matériel végétal, GT = gastéropodes, V = vertébrés ; 2) Ae = aérien, Ar = strate arborée – 1 = inférieure, 2 = moyenne, 3 = supérieure, R = rapace, T = terrestre ; 3) Ar = arboré, T = terrestre, C = falaise)

Aliments (1)	Habitudes alimentaires (2)	Nidification (3)	Rythme d'activité	Guildes	Nombre de taxons
I	Ar2	Ar	diurne	I/Ar2/Ar/D	22
I	Ar3	Ar	diurne	I/Ar3/Ar/D	18
I	Ar1	Ar	diurne	I/Ar1/Ar/D	8
I Veg	Ar3	Ar	diurne	IVeg/Ar3/Ar/D	9
I Veg	Ar2	Ar	diurne	IVeg/Ar2/Ar/D	8
I Veg	T	Ar	diurne	IVeg/T/Ar/D	8
I	T	Ar	diurne	I/T/Ar/D	6
I V	Ar2	Ar	diurne	IV/Ar2/Ar/D	6
Veg	Ar3	Ar	diurne	Veg/Ar3/Ar/D	6
I V	Ar3	Ar	diurne	IV/Ar3/T/D	5
I Veg G V	Ar2	Ar	diurne	IVegGV/Ar2/Ar/D	4
I	Ae	C	diurne	I/Ae/C/D	3
I	Ae	T	diurne	I/Ae/T/D	3
I	T	T	diurne	I/T/T/D	3
Veg	Ar	Ar	diurne	Veg/Ar/Ar/D	3
Veg	Ar2	Ar	diurne	Veg/Ar2/Ar/D	3
I	Ae	Ar	diurne	I/Ae/Ar/D	2
I	Ar3	T	nocturne	I/Ar3/Ar/N	2
I G V	T	Ar	diurne	IGV/T/Ar/D	2
I G V	T	T	diurne	IGV/T/T/D	2
I Veg	T	T	diurne	IVeg/T/T/D	2
V	Ar2	Ar	diurne	V/Ar2/Ar/D	2
V	Ar2	Ar	nocturne	V/Ar2/Ar/N	2

Aliments (1)	Habitudes alimentaires (2)	Nidification (3)	Rythme d'activité	Guildes	Nombre de taxons
Veg	T	Ar	diurne	Veg/T/Ar/D	2
G	T	T	diurne	G/T/T/D	1
I	Ae	T	nocturne	I/Ae/T/N	1
I	Ar2	Ar	nocturne	I/Ar2/Ar/N	1
I G V	Ar3	Ar	diurne	IGV/Ar3/Ar/D	1
I G Veg	T	Ar	diurne	IGVeg/T/Ar/D	1
I V	Ae	Ar	diurne	IV/Ae/Ar/D	1
I V	Ar1	T	diurne	IV/Ar1/T/D	1
I V	R	Ar	diurne	IV/R/Ar/D	1
I V	T	T	diurne	IV/T/T/D	1
I Veg V	Ar2	Ar	diurne	IVegV/Ar2/Ar/D	1
V	Ae	Ar	diurne	V/Ae/Ar/D	1
V	Ar T	Ar	diurne	V/ArT/Ar/D	1
Veg	T	T	diurne	Veg/T/T/D	1

### 3.1.4. Distribution spatiale

Nous distinguons généralement les communautés aviennes en considérant leur distribution globale et le principal habitat fréquenté. Ici, nous retenons les espèces autochtones, à savoir celles qui se reproduisent à Madagascar sans forcément être endémiques mais qui n'ont pas été introduites par l'Homme (alors considérées comme allochtones). Les espèces endémiques sont mieux représentées dans les forêts humides du versant oriental que dans les forêts sèches de l'Ouest ou les forêts épineuses du Sud. Les autres espèces autochtones forestières sont aussi bien distribuées sur le versant occidental que sur le versant oriental (Wilmé 1996). Certaines forêts humides sont isolées comme c'est dans le cas de la Montagne d'Ambre au Nord ou la forêt d'Ambohitantely sur les hautes terres (Figure 31). La composition avienne de ces forêts est appauvrie par rapport à des forêts de même superficie du versant oriental et une étude des fragments forestiers d'Ambohitantely a montré que la richesse spécifique avienne est directement liée à la superficie du fragment selon la formule :

$$\log(s) = 0,159 \cdot \log(a) + 1,273 \quad (r^2 = 0,878)$$

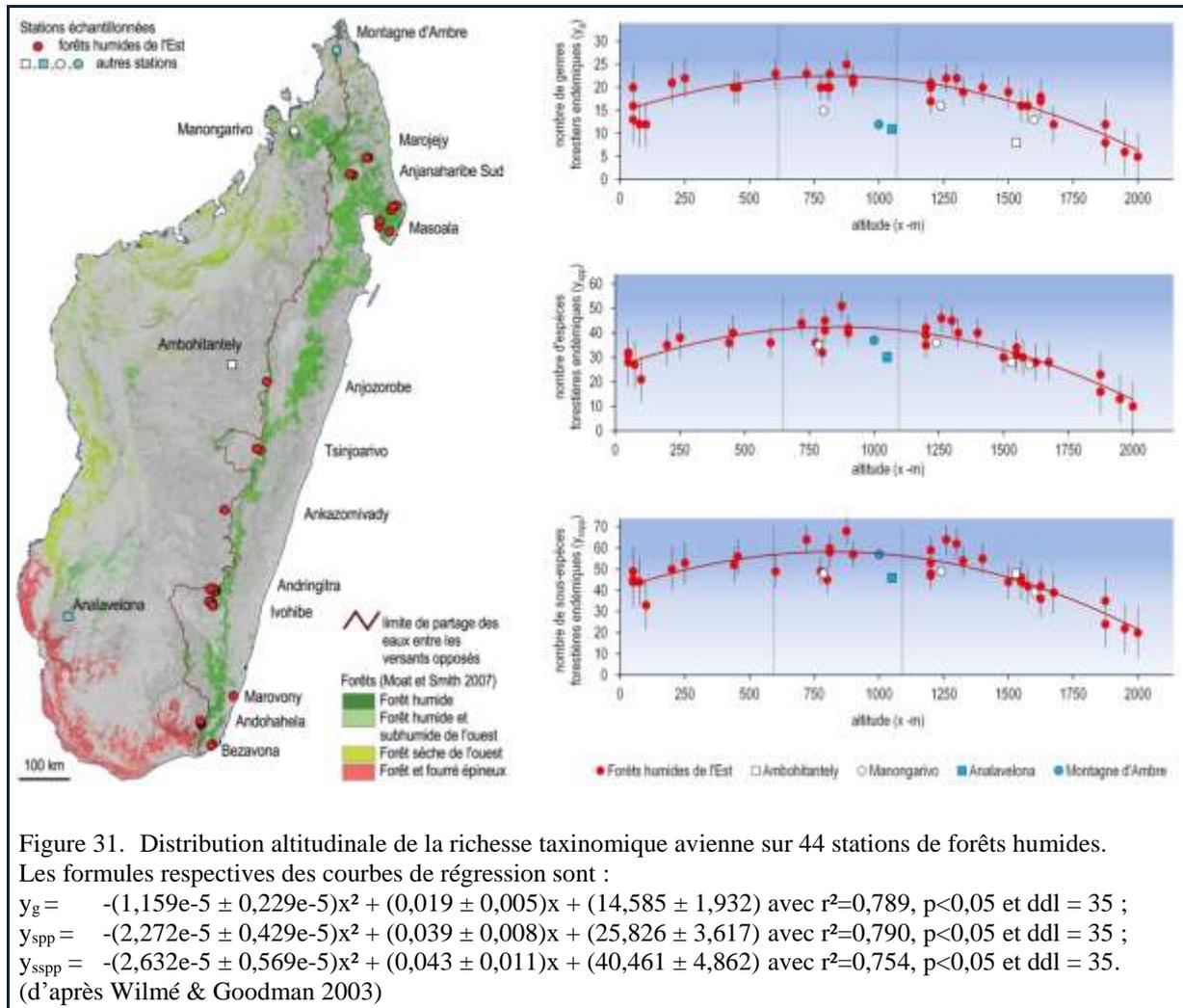
avec  $s$  = nombre d'espèces et  $a$  = superficie en ha du fragment forestier (Langrand & Wilmé 1997, Langrand & Wilmé 2000). Cette étude concernait exclusivement huit parcelles isolées de forêts humides à des altitudes comprises entre 1140 et 1550 m et avec des superficies de 0,64 à 1250 ha. Une droite de régression a été calculée pour les résultats de la plus grande parcelle d'Ambohitantely, de trois réserves à haute altitude de l'Est, ainsi que le Domaine du Centre et la Région de l'Est *sensu* Humbert (1965). L'équation de la nouvelle droite de régression était alors :  $\log(s) = 0,085 \cdot \log(a) + 1,424$  ( $r^2 = 0,964$ ). Cette information a permis d'identifier que les parcelles de moins de 100 ha étaient appauvries à Ambohitantely. Cependant la Région de l'Est *sensu* Humbert englobe des forêts humides distribuées du niveau de la mer à > 2000 m d'altitude, et ces travaux devraient certainement être reconsidérés. Nous utiliserons cette même méthode plus tard (cf. § 5.3) mais les résultats devront être considérés avec précaution car basés sur un échantillonnage réduit. Dans cette étude sur Ambohitantely, les pentes sont peu inclinées car guidées à la base par des données obtenues sur des superficies réduites (de moins d'un ha à 1250 ha).

La connaissance des effets de la fragmentation de l'habitat sur les communautés animales est importante en matière de protection de la nature. Elle a notamment été utilisée pour identifier et octroyer un statut de protection à des couloirs forestiers pour relier des réserves forestières, même si certains de ces couloirs sont déjà appauvris (Goodman & Wilmé 2003, Goodman, Raselimanana & Wilmé 2007).

### 3.1.5. Distribution altitudinale sur le versant humide oriental

En matière de richesse spécifique, la communauté avienne forestière montre le gradient classique en relation directe avec la biomasse des types forestiers, à savoir des forêts humides de l'Est plus riches que les forêts sèches et subhumides de l'Ouest que le fourré épineux du Sud. Les oiseaux forestiers des forêts humides sont mieux représentés aux altitudes moyennes qu'aux altitudes inférieures et supérieures (Figure 31, Wilmé & Goodman 2003). Dans ce travail, j'ai proposé de considérer l'étranglement de la bande côtière sur le versant oriental ainsi que les reculs de la couverture forestière au cours des périodes sèches des paléoclimats quaternaires pour expliquer cette pauvreté relative de la communauté avienne sur les basses altitudes de l'Est.

Les guildes écologiques (Tableau 4) ne fournissent aucune explication pour justifier la richesse du peuplement avien aux altitudes intermédiaires car elles sont représentées de manière similaire sur les divers étages d'altitude du versant oriental, sans être plus diversifiées aux altitudes moyennes.



### 3.1.6. Influence des fleuves sur la distribution des oiseaux forestiers

Les méthodes d'évaluation quantitatives des oiseaux sont difficiles à mettre en œuvre dans les forêts de Madagascar. La période de reproduction des oiseaux connaît un pic avec des couples qui sont alors territoriaux mais la saison en elle-même est étendue sur plusieurs mois tout en étant variable d'une année à l'autre. Les cyclones ont également un effet sur la reproduction, notamment en détruisant les nids. Les oiseaux forestiers forment également des rondes plurispécifiques qui parcourent les forêts sur de grandes distances à la recherche de nourriture, et il est hasardeux d'intégrer les données de ces rondes dans les résultats quantitatifs (Wiens 1989a, b).

Dans une station de recherche du Menabe central, dans la forêt sèche de Kirindy, une étude a été réalisée sur les effets d'une exploitation forestière sélective sur les communautés animales et végétales (Ganzhorn & Sorg 1996). Des comptages d'oiseaux le long de transects ont été réalisés à diverses périodes mais n'ont pu mettre en évidence un rôle de l'exploitation forestière sur les communautés aviennes. Ces comptages ont par contre montré que les parcelles les plus riches en nombre d'espèces et en nombre d'individus sont celles qui sont proches des rivières et les plus pauvres sont celles qui sont éloignées des rivières (Hawkins & Wilmé 1996).

Cette même tendance est observée dans les forêts humides (Langrand & Wilmé 2000) et est accentuée dans les ripisylves du biome sec du Sud le long des grands fleuves. Dans ces ripisylves, les arbres peuvent atteindre 20 m de haut alors que la formation arborée limitrophe n'atteint que quelques mètres de haut.

### 3.1.7. Les oiseaux des biomes secs du versant occidental

En considérant les informations historiques et les résultats d'inventaire, il apparaissait clairement que les forêts humides avaient reçu plus d'attention que les forêts sèches de l'ouest, et plus particulièrement en ce qui concerne les inventaires récents. Cet état motiva une équipe de chercheurs malgaches à procéder à des inventaires biologiques détaillés sur 14 stations occidentales et méridionales entre 2004 et 2007 (Figure 32). En complétant ces données d'inventaires récoltées sur les amphibiens, les reptiles, les mammifères et les oiseaux avec les informations compilées dans la base de données NOE 4D, ces chercheurs procéderont aux analyses des forêts sèches de l'Ouest et du Sud qu'ils publieront dans une monographie (Goodman & Wilmé 2008).

Les oiseaux semblent relativement bien documentés dans NOE 4D en étant représentés dans 941 stations du versant occidental vs. 384 stations sur le versant oriental (Figure 32). Cependant le nombre total de documents portant sur l'avifaune du versant occidental est inférieur à celui du versant oriental (8858 vs. 9483) alors même que le versant occidental a une superficie presque trois fois plus importante<sup>11</sup>. La densité de documents portant sur l'avifaune est ainsi respectivement de 5,9 pour 100 km<sup>2</sup> sur le versant oriental contre 2,1 pour 100 km<sup>2</sup> sur le versant occidental.

Les forêts sèches de l'ouest sont extrêmement fragmentées et inégalement réparties. Elles ne représentent guère que 15% de la superficie du versant selon les estimations de Moat & Smith (2007, Figure 33).

Lorsque Raherilalao & Wilmé (2008) ont considéré les taxons endémiques de l'avifaune du versant occidental, en retenant ainsi les sous-espèces et les espèces, elles ont montré que les forêts sèches du versant occidental abritent plus de taxons forestiers endémiques que les forêts humides du versant oriental. Elles expliquent cette différence par la diversité des habitats sylvoles du versant occidental (Figure 33).

La sous famille endémique des Couinae (Figure 34) illustre bien cette caractéristique. Elle est représentée par huit espèces actuelles dont quatre sont propres au versant occidental, trois au versant oriental et une 4<sup>e</sup> espèce distribuée sur les deux versants. Lorsqu'on considère les sous-espèces, le versant oriental abrite quatre taxons : *Coua serriana*, *C. reynaudii*, *C. c. cristata* et *C. caerulea*, et le versant occidental huit taxons : *C. gigas*, *C. coquereli*, *C. cursor*, *C. r. ruficeps*, *C. ruficeps olivaceiceps*, *C. cristata dumonti*, *C. cristata pyropyga* et *C. verreauxi* (Figure 34). Il est intéressant de rappeler ici que les Couinae sont absents des fragments de forêts humides ou des massifs isolés (Wilmé & Goodman 2003).

La majorité des espèces sylvoles endémiques rencontrées dans les forêts sèches ont une large répartition sur le versant occidental mais les inventaires récents montrent quelques schémas de distribution intéressants ainsi que des absences de certains taxons. Les représentants de la famille endémique des Mesitornithidae en sont un exemple flagrant. La famille est représentée par deux genres : *Mesitornis* avec une espèce orientale *M. unicolor* et une espèce occidentale *M. variegatus*, et un genre monotypique du Sud-ouest *Monias* avec l'espèce *M. benschi* (Figure 35). Or l'espèce occidentale a été observée dans les forêts humides à basse altitude dans la forêt d'Ambatovaky et à haute altitude dans les forêts de l'Andringitra (Figure 35a, Raherilalao & Wilmé 2008).

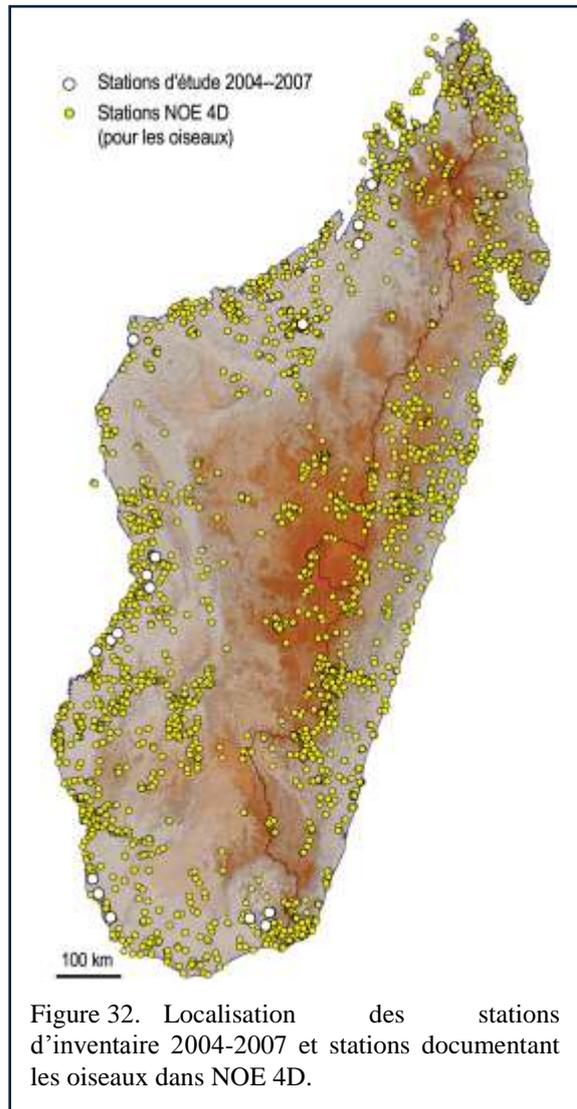
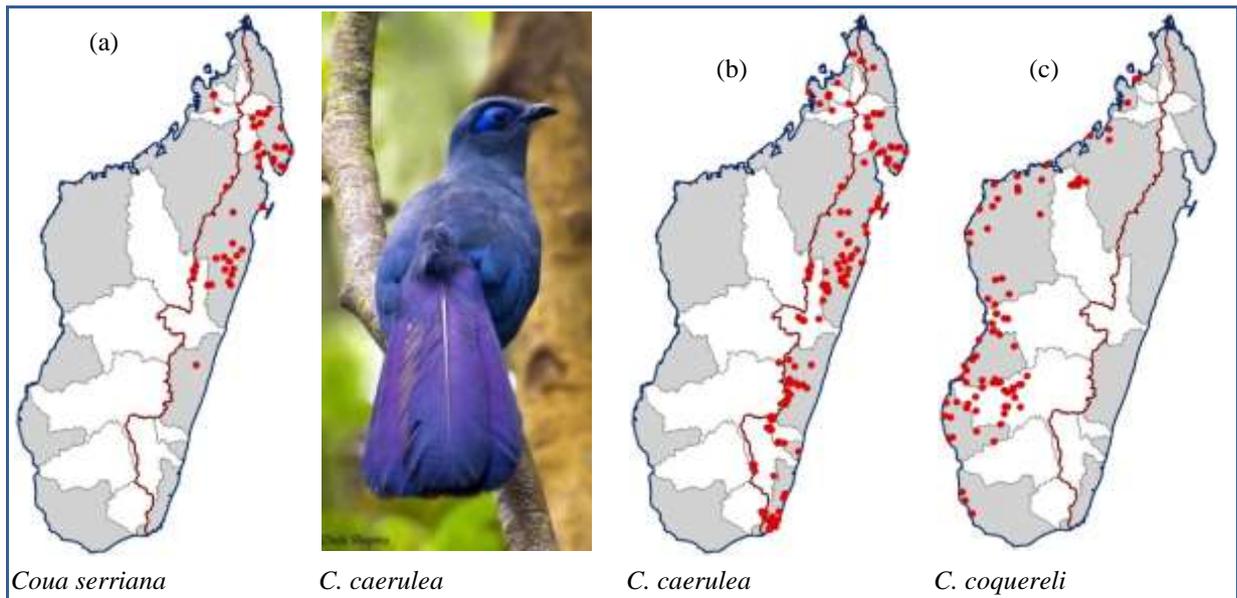
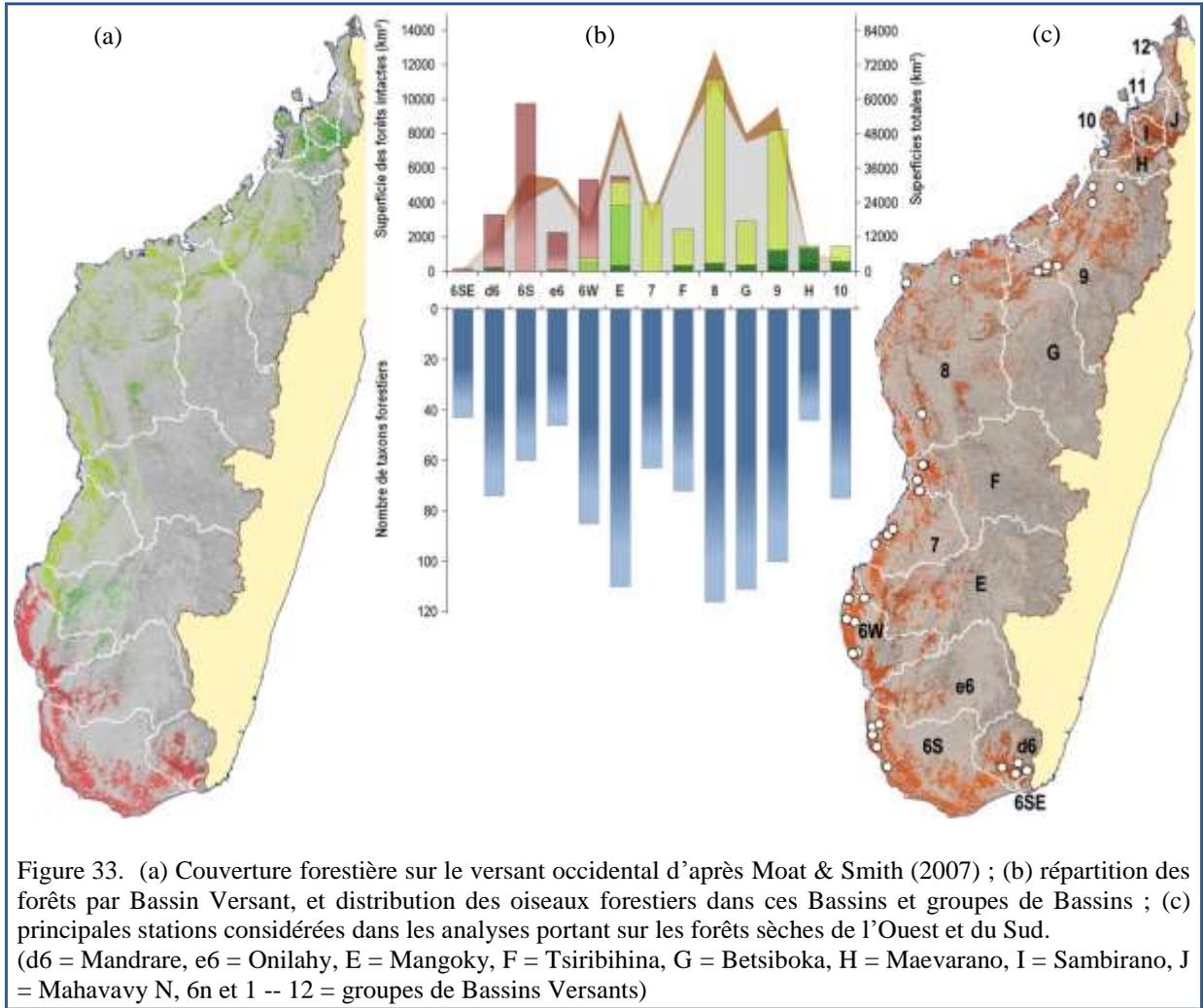
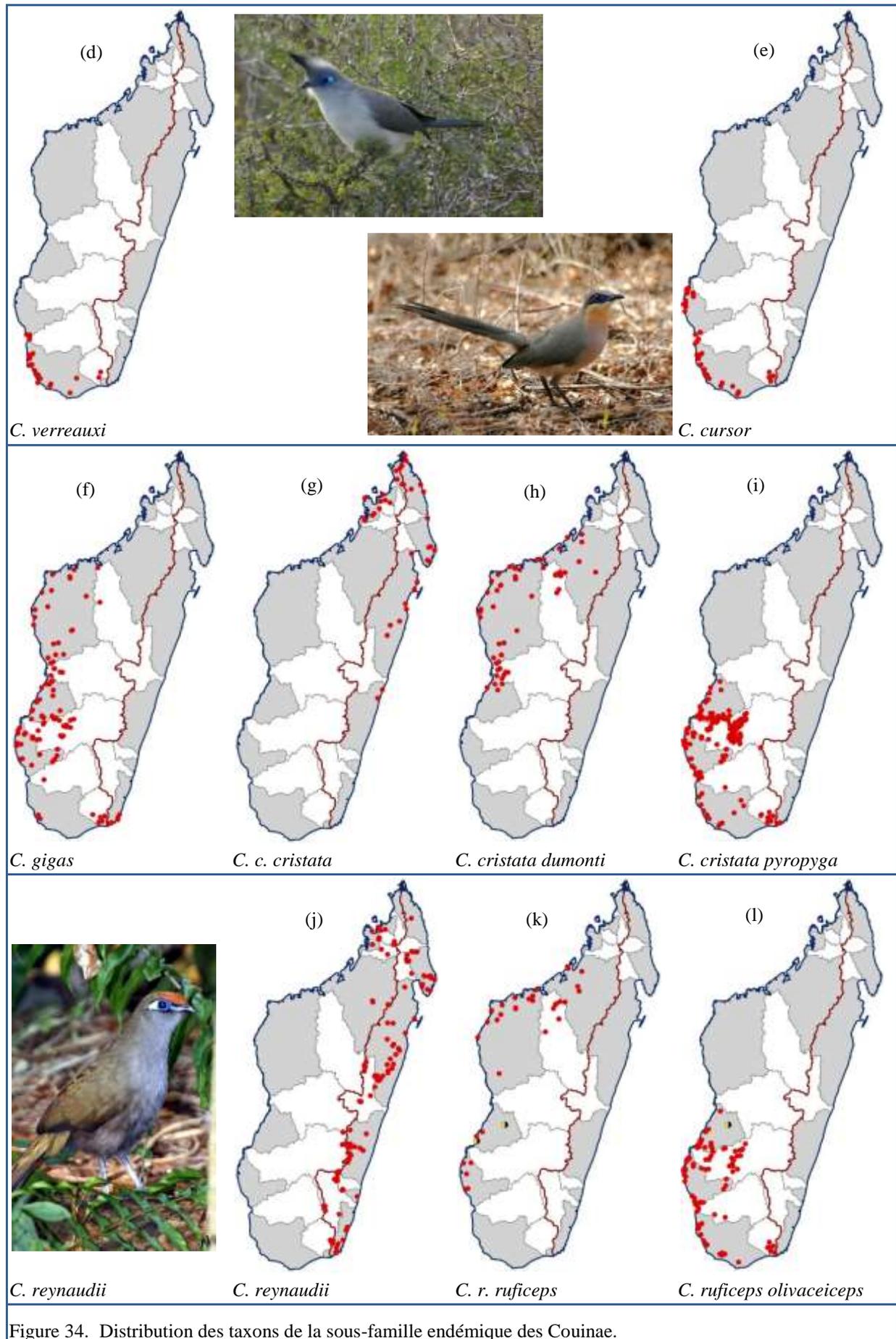


Figure 32. Localisation des stations d'inventaire 2004-2007 et stations documentant les oiseaux dans NOE 4D.

<sup>11</sup> ca. 430 000 km<sup>2</sup> vs. ca. 160 000 km<sup>2</sup> (Tableau 261.1)

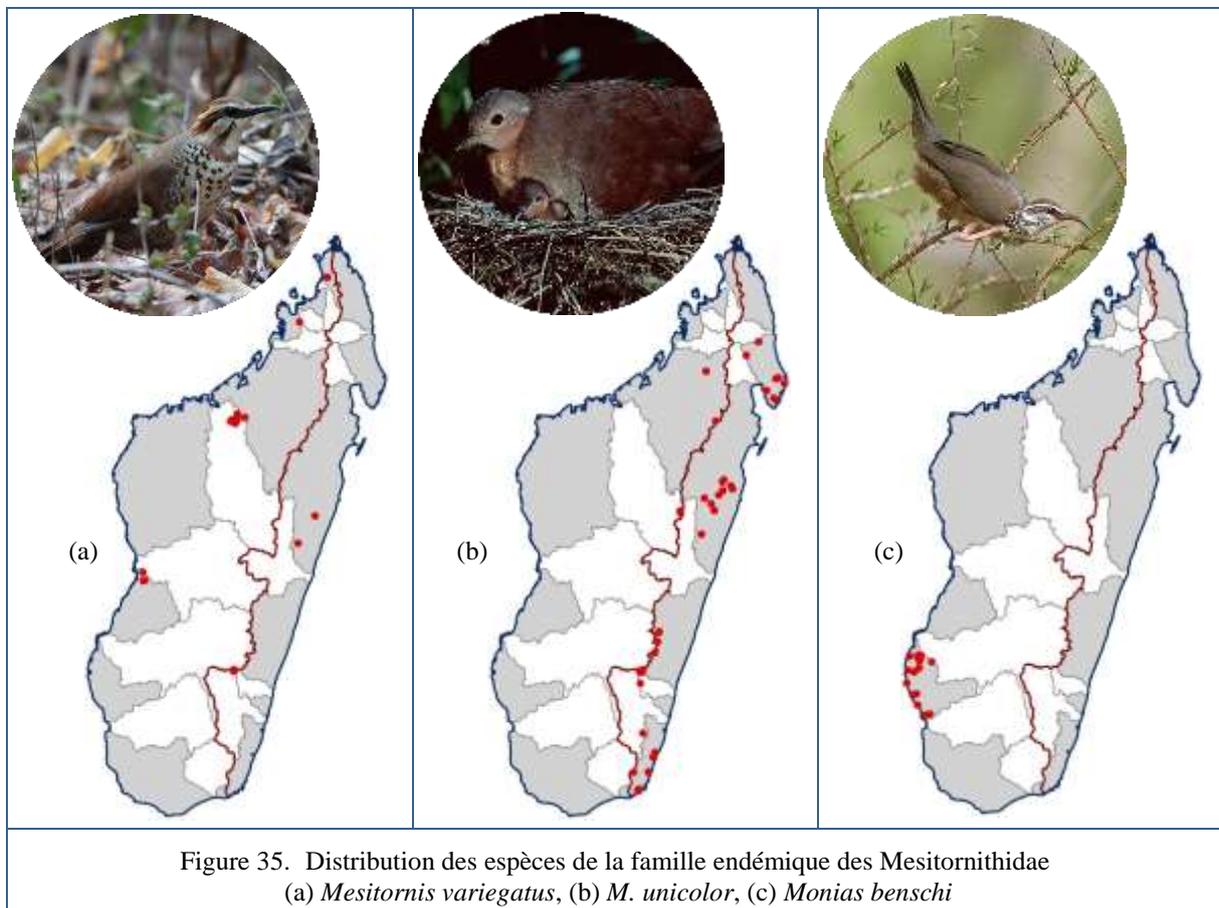




Les Couinae sont des oiseaux aux ailes courtes, aux mœurs terrestres<sup>12</sup>, parfois arboricoles<sup>13</sup> mais peu aériennes. Ils restent cependant mobiles et ces caractéristiques n'expliquent pas les aires de répartition actuelle des divers taxons de ce groupe. *Coua serriana* est le Couinae le plus oriental de la sous-famille, et l'un des plus terrestre, mais son absence ou quasi absence (un seul document) des forêts de la moitié méridionale du versant oriental n'est pas expliquée (Figure 34a). Les fleuves Mandrare et Fiherenana ont été proposés comme barrières à la dispersion de *Coua verreauxi* (Langrand 1990) mais rien n'explique pourquoi l'Onilahy ne jouait pas ce même rôle alors que ce fleuve est bien plus important que le Fiherenana (Figure 34d).

Dans la famille des Mesitornithidae, *Monias benschi* (Figure 35c) a une aire de répartition sensiblement équivalente à celle d'*Uratelornis chimaera* (Sedon & Tobias 2007, Figure 30). Ces deux oiseaux ont des mœurs terrestres mais ont une capacité voilière. Leur répartition limitée entre les bassins versants de l'Onilahy et du Mangoky n'est pas expliquée par les limites de leur mobilité.

Peu d'oiseaux forestiers sont distribués sur l'ensemble de l'île sans pour autant que la plupart d'entre eux soit inféodée à un seul type de forêt. Leur répartition n'est pas aléatoire pour autant, mais compte tenu de leur préférence en matière d'habitat, elle a certainement été influencée par les paléoclimats qui ont, eux, imprimé leur marque sur la couverture forestière.



<sup>12</sup> tels *Coua cursor* (Figure 34e) ou *C. reynaudii* (Figure 34j)

<sup>13</sup> tels *Coua caerulea* (Figure 34b) ou *C. verreauxi* (Figure 34d)

### 3.2. Mammifères terrestres actuels

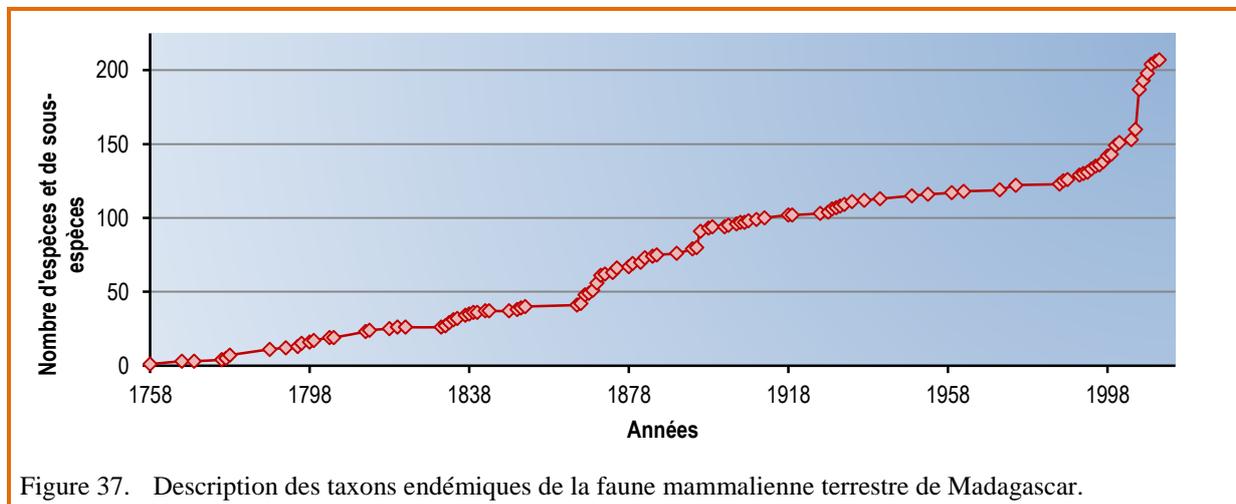
Les mammifères terrestres, actuels et autochtones de Madagascar font partie de cinq classes : les Primata avec les Lemuriformes, les Afrosoricida avec des espèces de petite taille qui étaient traditionnellement considérées dans la classe des Insectivora, les Carnivora, les Rodentia avec les rongeurs et les Chiroptera avec les chauves-souris (Figure 36). Le peuplement de mammifères de Madagascar est marqué par une diversité importante, un taux d'endémisme élevé, de 100% sauf pour les chauves-souris, des affinités africaines, bien qu'anciennes et l'absence de plusieurs groupes de grands mammifères herbivores et carnivores connus de l'Afrique.



#### 3.2.1. Inventaire de la faune mammalienne

Nous avons intégré les mammifères dans NOE 4D à partir de la fin des années 1990 dans le cadre d'un projet financé par le WWF pour Madagascar. Avec une équipe d'inventaire de cette ONG, nous avons procédé à un inventaire taxinomique détaillé à partir des données publiées et de données muséologiques. Dans NOE 4D, nous retenons l'ensemble des taxons, qu'ils soient autochtones ou allochtones. Dans certains cas, nous avons rejeté la mention lorsque la donnée était invérifiable comme l'observation du zèbre publiée par Sganzin (1840).

Depuis la fin des années 1990, d'anciens synonymes ont été reconsidérés et la plupart des sous-espèces préalablement décrites ont été élevées au rang d'espèces. Depuis cette période 69 nouveaux taxons endémiques ont été décrits (Figure 37). Il s'agit en particulier de nouvelles espèces d'Afrosoricida dans la famille des Tenrecidae (Jenkins & Goodman 1999, Goodman & Soarimalala 2004, Olson *et al.* 2009). D'espèces de rongeurs dans la famille des Nesomyidae (Carleton & Goodman 1998, Carleton *et al.* 2001, Goodman & Soarimalala 2005, Carleton & Goodman 2007, Goodman *et al.* 2009). Et surtout de lémuriens (Groves 2000, Rasoloarison *et al.* 2000, Thalman & Geissmann 2000, Rumpler *et al.* 2001, Kappeler *et al.* 2005, Thalman & Geissmann 2005, Andriaholinirina *et al.* 2006, Andriantompohavana *et al.* 2006, Louis Jr. *et al.* 2006, Rabarivola *et al.* 2006, Zaramody *et al.* 2006, Andriantompohavana *et al.* 2007, Craul *et al.* 2007, Olivieri *et al.* 2007, Rabarivola *et al.* 2007, Lei *et al.* 2008, Louis Jr. *et al.* 2008, Radespiel *et al.* 2008, Ramaromilanto *et al.* 2009, Radespiel *et al.* 2011)



Ces considérations taxinomiques ont été principalement motivées par des questions de conservation car un taxon aurait plus de légitimité en matière de protection de la nature lorsqu'il aurait le rang d'espèce (Rylands 2007).

Nous avons profité de l'élan de descriptions associé à leur lot de publications pour compléter la documentation de la faune mammalienne. Nous avons adapté les niveaux taxinomiques afin d'intégrer les informations anciennes et modernes, en suivant les synonymes avec précision afin d'adapter les systèmes suivis par les divers auteurs. Au 1<sup>er</sup> janvier 2012, nous estimons ainsi que la faune mammalienne terrestre actuelle de Madagascar est représentée par 193 espèces dont 158 espèces endémiques, ou 242 espèces et sous-espèces dont 210 espèces ou sous-espèces endémiques (Tableaux 5, Tableau A2 présenté dans les annexes).

Tableau 5. Composition de la faune mammalienne terrestre endémique.

(\* Nombre de documents disponibles dans NOE 4D, cf. Document II)

Ordre, Famille	Nombre d'espèces	Nombre d'espèces et de sous-espèces	Nombre de documents *
<b>Afrosoricida</b>			
Tenrecidae	31	32	3 955
<b>Primata</b>			
Cheirogaleidae	30	33	1069
Lemuridae	10	23	1 662
Lepilemuridae	8	26	421
Indriidae	10	19	1 030
Daubentoniidae	1	1	107
<b>Chiroptera</b>			
Pteropodidae	3	3	376
Hipposideridae	3	3	257
Emballonuridae	3	3	78
Nycteridae	1	1	1
Molossidae	5	7	475
Vespertilionidae	9	8	252
Miniopteridae	5	5	134
Myzopodidae	2	2	39
<b>Carnivora</b>			
Eupleridae	9	13	218
<b>Rodentia</b>			
Nesomyidae	27	28	1 746
<b>Totaux</b>	<b>156</b>	<b>207</b>	<b>11 820</b>

Les mammifères allochtones sont les espèces introduites pour l'élevage et les commensales dont le rat noir *Rattus rattus* qui a envahi tous les milieux naturels de l'île (Hingston *et al.* 2005).

### 3.2.2. Distribution spatiale

La majorité des mammifères endémiques sont forestiers, à l'exception des chauves-souris qui privilégient parfois les milieux ouverts. Dans les schémas de distribution des mammifères, nous retrouvons l'opposition classique entre le versant au vent et le versant sous le vent. Les forêts humides du versant oriental sont les plus riches et aussi celles qui ont été le plus intensément échantillonnées (Figure 38).

Les mammifères de Madagascar sont assez bien représentés dans la bibliographie et dans les collections des musées d'histoire naturelle. Nous disposons d'un échantillonnage conséquent pour procéder à des analyses (Tableau 5). Les données sont bien réparties sur l'ensemble du territoire (Figure 38a). Les réserves et autres montagnes du Nord-est ont fait l'objet de plusieurs inventaires récents. Les résultats compilés semblent indiquer

quelques particularités des hautes terres septentrionales bien qu'aucun schéma ne puisse être identifié (Goodman & Wilmé 2003).

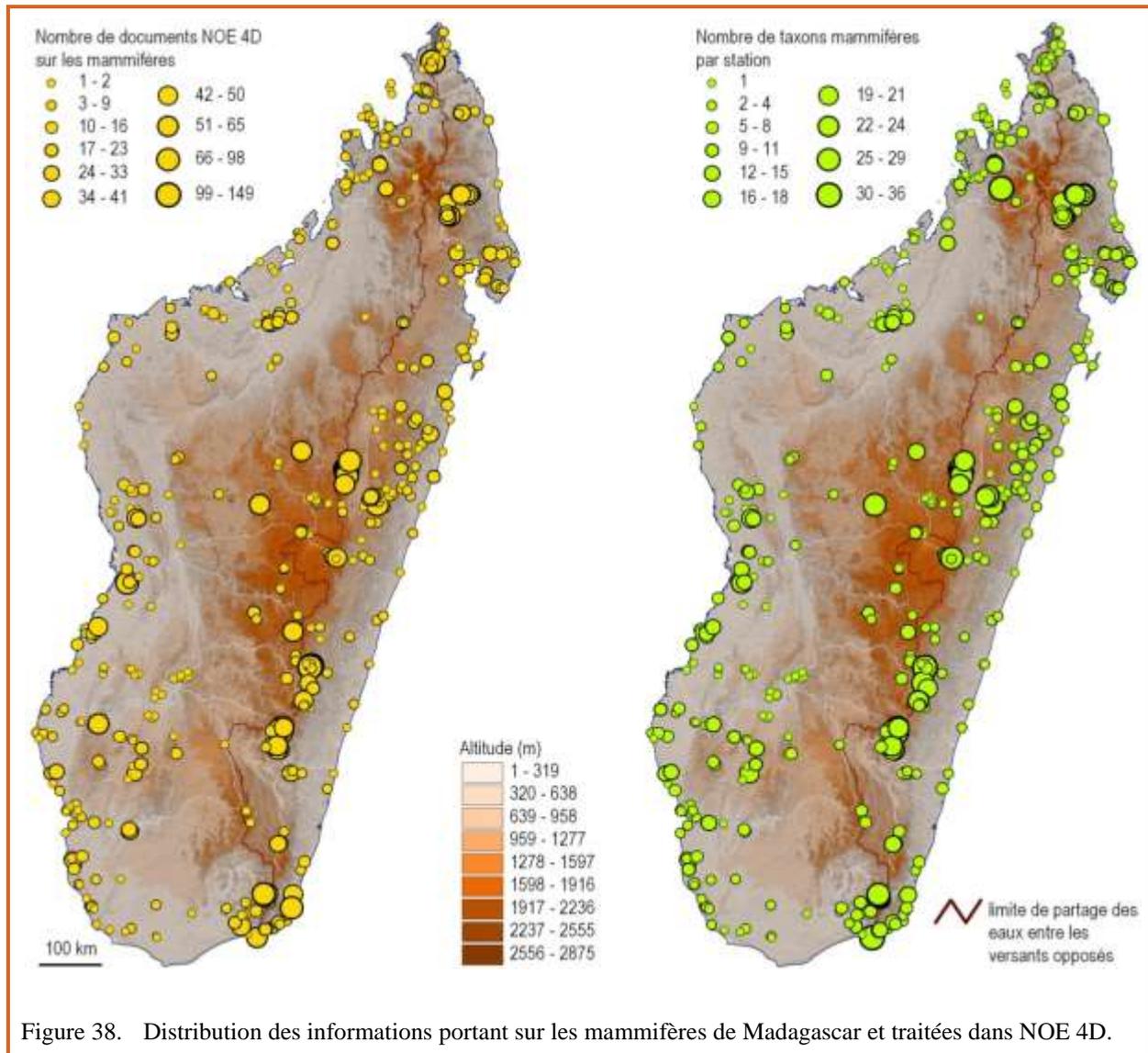


Figure 38. Distribution des informations portant sur les mammifères de Madagascar et traitées dans NOE 4D.

Les forêts humides les plus pauvres sont celles de la Montagne d'Ambre au nord et de l'Ankaratra au centre (Goodman *et al.* 1996a, b). Il s'agit de deux régions volcaniques du Quaternaire (cf. 2.1.2.2).

Les micro-mammifères endémiques des forêts humides, à savoir les représentants des familles des Tenrecidae et des Nesomyidae (Tableau 5), ont une distribution relativement homogène depuis les forêts du Sud-est jusqu'à celles du Nord-est (Goodman *et al.* 2007).

Sur le versant occidental, les micro-mammifères ont fait l'objet d'inventaires détaillés comme dans le parc de l'Ankarafantsika et plus récemment dans 19 stations inventoriées entre 2004 et 2007 (Goodman & Wilmé 2008). Des dispositifs variés de piégeage sont installés pour procéder à l'inventaire des micromammifères. Il s'agit communément de pièges installés à divers niveaux dans la végétation : au sol près des souches ou le long de bois morts, dans la végétation sur des lianes ou des branches inclinées, etc. Un autre dispositif destiné à la capture des Tenrecidae consiste à enterrer des seaux dans la litière forestière pour capturer les espèces de la faune terrestre<sup>14</sup>. Les études réalisées sur le versant occidental ont montré une diminution du taux de capture avec l'augmentation de l'aridité des stations inventoriées (Soarimalala 2008).

<sup>14</sup> NB : Ce dispositif est utilisé conjointement par les mammalogistes, herpétologues et entomologistes.

Les carnivores sont plus rarement inventoriés par les équipes pluridisciplinaires, de sorte que les données sont plus difficiles à utiliser car l'effort d'échantillonnage est variable d'une station à une autre. Ces animaux sont généralement nocturnes, discrets et leur activité est nettement saisonnière. Le plus grand carnivore malgache *Cryptoprocta ferox* (cf. 3.2) a un poids moyen qui n'est que de 6,75 kg mais il est un prédateur de lémuriens, y compris des grandes espèces comme les représentant du genre *Propithecus* (Wright *et al.* 1997, Patel 2005, Lührs & Dammhahn 2010). Une étude réalisée sur ce carnivore dans les forêts sèches a montré que sa densité n'est que de 0,18 adultes/km<sup>2</sup> ou 0,26 individus/km<sup>2</sup> lorsque les juvéniles et les immatures sont également considérés (Hawkins & Racey 2005).

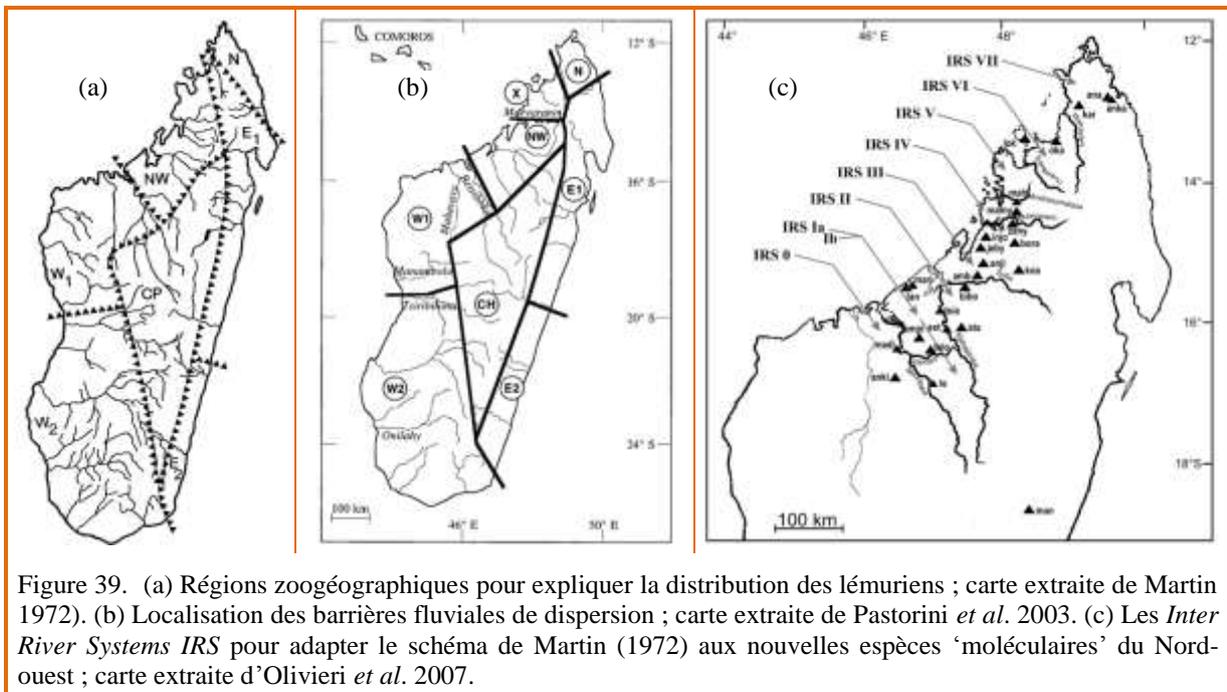
### 3.2.3. Distribution altitudinale

Les études relatives à la distribution altitudinale de la faune mammalienne terrestre ont surtout concerné les micro-mammifères endémiques. Il s'agit aussi bien des Tenrecidae, des Nesomyidae que des plus petits lémuriens dans les genres *Microcebus* et *Cheirogaleus*<sup>15</sup>. Les inventaires de cette faune ont été réalisés sur les montagnes du versant oriental sur 13° de latitude dans des stations distribuées vers 400, 800, 1200 et 1600 m d'altitude. Les résultats obtenus révèlent une homogénéité des peuplements du nord au sud sans aucun gradient altitudinal dans les schémas de distribution des micro-mammifères (Goodman *et al.* 2007).

Les lémuriens sont distribués à toutes les altitudes dans les forêts humides du versant oriental, mais plus communément aux altitudes moyennes. Goodman & Ganzhorn (2004a) considèrent que cet état est directement lié à la faible étendue des forêts de basse altitude sur le versant oriental. Ces auteurs montrent que les lémuriens sont distribués à des altitudes moyennes plus élevées que les autres communautés de primates du monde.

### 3.2.4. Barrières de dispersion pour des lémuriens

Certaines études ont recherché les barrières de dispersion pour expliquer la distribution actuelle des animaux. Le schéma le plus ancien a été proposé par Martin en 1972. Cet auteur proposait sept régions zoogéographiques pour expliquer la distribution des lémuriens. Ce schéma de distribution montre l'opposition entre les versants opposés et séparés par les hautes terres du centre, et propose une séparation entre des régions septentrionale et méridionale (Figure 39a). Ce schéma s'est imposé pendant des décennies, pour les lémuriens mais aussi les autres mammifères terrestres. Les grands fleuves ont ainsi été imposés comme limites des zones zoogéographiques proposées par Martin (1972) au fur et à mesure que le schéma était adopté et adapté jusqu'au milieu des années 2000 (Pastorini *et al.* 2003, Ganzhorn *et al.* 2005, Olivieri *et al.* 2007, Figures 39b,c).



<sup>15</sup> Les résultats portant sur ces animaux sont publiés conjointement car ils sont généralement capturés dans les mêmes dispositifs de piégeage – pièges Sherman et National.

### 3.2.5. Schéma mixtes, altitude des sources

Goodman & Ganzhorn (2004b) ont proposé de considérer le réseau fluvial pour expliquer les particularités des schémas de distribution des lémuriens. Ils ont montré que les fleuves étaient des barrières de dispersion pour certaines espèces. Ils ont également montré que certaines espèces de lémuriens étaient distribuées à des altitudes élevées, voire au-delà des zones de sources de certains grands fleuves. Ils en ont conclu que dans ces cas, la dispersion de ces espèces de lémuriens était possible aux altitudes supérieures près des zones de sources.

Pour expliquer ce scénario, ces auteurs admettaient que les lémuriens n'avaient jamais été observés en train de nager. Or *Hapalemur griseus alaotrensis* est connu pour se déplacer spontanément à la nage entre les îlots de végétation du lac Alaotra (Patrick Waeber, comm. pers.). On sait par contre que *Varecia v. variegata* embarqué sur une pirogue dans la baie de l'Antongil s'est noyé en tentant de s'enfuir à la nage (André Peyrieras, comm. pers.). Ces deux cas isolés sont opposés, car il se réfère à une distance de quelques mètres sur un lac dans le premier cas mais d'une distance de plusieurs dizaines de kilomètres sur un océan dans le second cas.

### 3.2.6. Influence des fleuves sur la distribution des lémuriens

Les lémuriens sont rencontrés dans les milieux forestiers intacts mais ils peuvent également être rencontrés dans des habitats sylvicoles dégradés ou plantés d'arbres allochtones comme c'est le cas dans le parc de Ranomafana. Ils tolèrent ainsi les ouvertures et peuvent montrer des densités plus importantes près des cours d'eau forestiers où la biomasse est généralement plus importante (Ganzhorn & Kappeler 1996).

*Lemur catta* est le lémurien qui habite les régions les plus arides du sud de Madagascar. Il est rencontré dans les formations épineuses du plateau karstique du Sud-ouest où la pluviométrie annuelle ne dépasse pas 500 mm, dans les ripisylves le long des grands fleuves du Sud comme le Mandrare ou l'Onilahy ainsi qu'à haute altitude sur le versant occidental de l'Andringitra. Pour expliquer la distribution de ce lémurien, Goodman, Rakotoarisoa & Wilmé (2006) ont montré que le fleuve Mangoky et ses affluents ont servi de couloir de dispersion. La distribution de ce lémurien adapté aux conditions les plus arides de l'île influencera le scénario proposé en 2006.

#### 4. Distribution spatiale et temporelle de la faune et de la flore de Madagascar

Les biologistes de terrain savent que les taxons ne présentent pas une distribution aléatoire ; de nombreux cas d'endémisme local sont connus à Madagascar, y compris parmi les groupes mobiles. Qu'il s'agisse des éléments de la faune ou de la flore, les schémas classiquement observés pour les espèces et les sous-espèces endémiques de l'île se résument à des aires de distribution limitées.

Les espèces ou les sous-espèces de la faune et de la flore ont une ancienneté d'une centaine de milliers d'années à quelques millions d'années (ex. Foote & Raup 1996). Les peuplements spécifiques actuels de Madagascar ont cette même ancienneté (cf. 5.5) ; dans ce contexte, depuis quelques décennies, divers auteurs ont essayé de reconstruire l'histoire évolutive récente des taxons malgaches en étudiant leur répartition et les éléments qui pourraient influencer cette répartition.

##### 4.1. Schémas de distribution

###### 4.1.1. Distribution de la flore

Les répartitions des taxons sont le plus souvent abordées en considérant le type de végétation (voir compilation dans Moat & Smith 2007). Les études chorologiques qui abordent la répartition des espèces ont été démarrées tardivement à Madagascar après une synthèse intéressante réalisée en Afrique par Frank White (1983). Après le décès de cet auteur en 1994, les analyses chorologiques portant sur la flore de Madagascar n'ont pas été reprises.

###### 4.1.2. Distribution latitudinale

L'augmentation de la biodiversité des pôles à l'équateur est connue depuis Darwin ou Wallace. Ce processus a été observé en d'innombrables endroits de la planète mais ses mécanismes n'en sont pas compris pour autant. Madagascar s'étend sur plus de 13° de latitude mais aucune étude n'a encore montré un gradient latitudinal de la biodiversité. Celui-ci n'est pas observé pour les groupes connus comme les mammifères ou les oiseaux. Les botanistes l'évoquent parfois pour la flore du versant oriental mais l'état actuel des connaissances portant sur la flore endémique ne permet pas de montrer cette caractéristique. Le phénomène pourrait être occulté par d'autres facteurs ayant une plus grande influence, d'autant que la couverture forestière est extrêmement réduite dans certaines régions.

###### 4.1.3. Distribution altitudinale

Les distributions des éléments de la faune et de la flore sont clairement influencées par l'altitude, que ce soit à Madagascar ou ailleurs. Dans les régions tropicales, la biomasse ainsi que la biodiversité sylvoicole diminuerait avec l'altitude en même temps que le substrat se réduirait, que les températures baisseraient, que l'écart entre les températures diurnes et nocturnes augmenterait, etc. Ce schéma est largement admis par les botanistes et plus particulièrement depuis les travaux détaillés d'Humbert (1955, 1965). Cependant, dans l'état actuel des connaissances de la flore endémique de Madagascar, il n'est pas possible de démontrer que la richesse biologique diminue avec l'altitude (Wilmé *et al.* 2010). Les travaux portant sur les vertébrés n'ont pas identifié ce gradient mais une distribution altitudinale originale (cf. § 3.1.5. et 3.2.3. ci-dessus).

###### 4.1.4. Le domaine médian

La variation géographique de la richesse spécifique est étroitement liée aux gradients environnementaux. La zone de transition entre deux écosystèmes, à savoir l'écotone, abriterait un peuplement mixte avec des éléments des deux écosystèmes. Cet écotone aurait ainsi une richesse spécifique plus importante que les écosystèmes qu'il délimite ; ce phénomène est connu sous la terminologie du domaine médian qui a donné lieu à de nombreuses publications. À Madagascar, il a été dénommé l'effet 'Périnet' (Lees 1996), d'une station forestière à une altitude d'environ 900 m qui abrite une faune et une flore extrêmement riches mais surtout bien inventoriées.

Quelques auteurs ont abordé le domaine médian pour Madagascar, en considérant des échantillonnages importants. Le domaine médian et son influence sur la biodiversité endémique a été plus particulièrement traité à la fin des années 2000 dans des échanges entre groupes d'auteurs (Lees 1996, Kerr *et al.* 2006, Lees & Colwell 2007, Currie & Kerr 2007, Currie & Kerr 2008).

Si les échantillonnages considérés étaient importants, en portant sur des centaines d'espèces de la faune et de la flore, il convient cependant de noter que l'on admet que près de 40% des éléments de la flore de Madagascar

sont mal connus ou inconnus ; et que la plupart des invertébrés de l'île ne sont pas décrits et que les connaissances portant sur leur distribution sont au mieux fragmentaires.

#### 4.2. *Évolution des biomes au cours des paléoclimats*

Une étude préliminaire portant sur l'origine des biomes de Madagascar par Wells (2003, 2007) est prometteuse. Cet auteur reprend les événements géologiques et paléoclimatiques ainsi que les circulations atmosphériques et océaniques pour rechercher l'âge des biomes de Madagascar. En recherchant l'origine du climat régional qui affecte Madagascar, en identifiant leur mise en place, Wells estime l'ancienneté des diverses communautés végétales qui sont rencontrées à Madagascar.

Nous avons vu brièvement dans le § 2 ci-dessus que la plupart des schémas de distribution portant sur la faune et la flore de Madagascar sont fondés sur la phytogéographie, parfois sur la présence de fleuves pour délimiter des populations. Les schémas proposés jusqu'à présent ont cependant en commun qu'ils ne tiennent pas compte des oscillations paléoclimatiques et de leurs effets sur la faune et la flore.

Les espèces actuelles de Madagascar ont une ancienneté de 100 000 ans à 1 Ma. Au cours de cette période, les variations du climat ont été considérables. Il n'est donc pas possible d'attribuer un changement climatique à une espèce, une espèce n'a pu qu'intégrer les changements biogéographiques.

##### *Les refuges tropicaux*

Les théories de l'évolution portant sur la faune africaine attribuent un rôle décisif aux changements climatiques des 5,3 derniers millions d'années, à savoir la durée Pliocène-Pléistocène. Le climat subtropical africain a ainsi oscillé périodiquement entre des phases humides et des phases sèches, des périodes nettement arides étant avérées il y a 2,8 Ma, 1,7 Ma et 1,0 Ma (deMenocal 2004).

Bien que plusieurs travaux aient tenté d'estimer les caractéristiques environnementales au cours de l'Holocène malgache, les auteurs n'ont pas abordé les refuges si ce n'est dans un contexte global et tropical, dans lequel on reconnaît que les régions riches devaient être d'anciens refuges (Bennett & Provan 2008).

Les 'refuges tropicaux' ont été étudiés en priorité en Amazonie après les découvertes de Haffer (1969). Depuis cette période, on oppose classiquement les travaux portant sur les refuges des zones tempérées de ceux des zones tropicales. Dans le premier cas, il s'agissait d'identifier des régions où les plantes et les animaux pouvaient survivre au cours des glaciations. Dans le second cas, il s'agissait généralement d'identifier le mécanisme qui permettait aux refuges de jouer le rôle de **sources d'espèces** ("species pumps") en leur attribuant la responsabilité de la richesse spécifique des régions tropicales (Connor 1986, Willis & Whittaker 2000, Bennett & Provan 2008, Hewitt 2000).

#### 4.3. *Évolution du climat et évolution de la faune*

La question de savoir si la faune évolue avec le climat de manière synchrone est importante, et plus particulièrement en matière de mesures à adopter pour la protection de la biodiversité face aux changements climatiques.

Les changements climatiques ont affecté la faune et la flore de manière variable, en fonction de leur aire de distribution, de leurs exigences écologiques et de la diversité de leurs cycles de vie et de reproduction<sup>16</sup>. Il est classiquement proposé de considérer que les espèces sont en mesure de s'adapter aux changements climatiques de manière synchrone en se déplaçant sur un gradient latitudinal ou altitudinal (voir exemples dans Foreno-Medina *et al.* 2011).

La liaison entre la faune et le climat est indirecte, à la fois dans le temps et dans l'espace. En effet un changement climatique ne signifie pas seulement changement d'une ou plusieurs composantes du climat mais aussi nouveau climat. Ces changements ont été mesurés par Loarie *et al.* (2009) qui a produit un indice qui est le rapport du changement temporel au gradient spatial  $^{\circ}\text{C an}^{-1}/^{\circ}\text{C km}^{-1} = \text{km an}^{-1}$ . En appliquant un scénario A1B pour le XXI<sup>e</sup> siècle, il obtient  $0,42 \text{ km an}^{-1}$  en moyenne. Dans les forêts de conifères des montagnes tropicales et subtropicales  $0,08 \text{ km an}^{-1}$  et  $1,26 \text{ km an}^{-1}$  pour les prairies inondées et les mangroves.

Que signifient ces gammes de variabilité pour des lémuriers ou des oiseaux ou des batraciens. Si l'on applique simplement ces valeurs à un animal ne vivant que quelques années, un changement climatique comme l'actuel a peu d'influence sur son environnement, ce n'est plus le cas pour un réchauffement comme celui du YD qui a été

---

<sup>16</sup> les espèces migratrices peuvent ainsi être affectées dans des environnements distincts.

de 7°C en 50 ans (Dansgaard *et al.* 1989). Donc les échelles spatiales et temporelles de vie d'un animal et du climat sont différentes. Un animal ou un groupe d'animaux ont un comportement plus stationnel que spatial.

Il faut cependant souligner que les extrapolations proposées par Loarie et ses collaborateurs reposent sur les migrations latitudinales et altitudinales qui devraient être globales au cours des oscillations paléoclimatiques. Loarie *et al.* (2009) se réfère ainsi à une analyse de Pearson (2006) qui s'est lui-même contenté d'extrapoler les travaux de McLachlan *et al.* (2005) portant sur deux arbres des zones tempérées, le hêtre d'Amérique (*Fagus grandifolia*) et l'érable roux (*Acer rubrum*).



Les migrations altitudinales et latitudinales des espèces pour s'adapter aux changements climatiques ne semblent pas être la règle dans certaines régions tropicales (ex. Foreno-Medina *et al.* 2011). Dans l'état actuel de nos connaissances, rien ne nous permet de soupçonner un tel scénario à Madagascar. Nous retenons cependant les conclusions des travaux de Dewar & Richard (2007) qui montrent que l'imprévisibilité des précipitations est la seule caractéristique climatique que partagent les écorégions de Madagascar. Ces auteurs proposent de considérer que l'imprévisibilité intra et inter-annuelle des précipitations est responsable de l'évolution de la faune actuelle de Madagascar, comme la pauvreté des frugivores parmi les oiseaux et les mammifères de l'île (Figure 40).

En ce qui concerne Madagascar, malgré quelques progrès réalisés, les mots de Krause et de ses collaborateurs en 1997 restent bien d'actualité :

*"The biogeographic origins of the modern terrestrial and freshwater vertebrate fauna of Madagascar remain one of the greatest mysteries of natural history"*.

## 5. Un modèle biogéographique

### 5.1. Introduction

Nous avons ainsi vu que la faune et la flore actuelles de Madagascar sont en partie endémiques et principalement forestières. Que les constantes environnementales qui influencent la distribution de ses éléments sont directement liées au climat et au relief ; il s'agit de l'océan Indien, des alizés, du régime de mousson (donc des paléoclimats) et des effets orographiques.

Rappelons aussi que dans l'état actuel de nos connaissances, qu'aucune analyse n'a été en mesure de montrer un gradient de biodiversité altitudinal ou latitudinal à Madagascar. Dans lequel on relèverait une diminution de la richesse spécifique des forêts humides avec l'augmentation de l'altitude ou de la latitude<sup>17</sup>.

Les forêts humides sont localisées sur le versant oriental et sur un arc septentrional englobant le point culminant de l'île (Figure 41). Dans un "océan herbeux", des forêts peu étendues et fragmentées sont localisées sur les hautes terres du versant occidental, elles se prêtent mal à des mesures de biodiversité. Ces fragments forestiers sont généralement pauci spécifiques et plus particulièrement en ce qui concerne les faunes avienne et mammalienne.

Les grands fleuves de Madagascar ont eu la réputation (cf. 2.6.2.3) d'être des barrières de dispersion pour la faune vertébrée en permettant ainsi la spéciation par vicariance. Ce schéma a été plus particulièrement adopté pour les lémuriers, mais l'absence de données précises portant sur la distribution de nombreux vertébrés sur les rives opposées des fleuves entrave la démonstration de ce rôle.

Des études (cf. 2.6.2.3) ont montré l'importance des ripisylves sur la distribution et la diversité des peuplements d'oiseaux ou de mammifères, ou leur rôle de couloir de dispersion dans le cas de certains taxons.

L'importance des ripisylves pour la faune forestière est d'autant plus prononcée que l'environnement est sec comme dans les milieux arides du sud de l'île mais elle apparaît également dans les forêts sèches et les forêts humides.



Figure 41. Fleuves prenant leurs sources sur les plus hauts sommets de Madagascar et localisation des réserves citées. (Couverture forestière conformément à la figure 24)

Les analyses palynologiques et associées ainsi que les observations paléontologiques sont insuffisantes pour conclure sur une unique origine anthropique des zones herbeuses ; pour estimer l'étendue de la couverture sylvicole passée sur l'ensemble du territoire ou inférer de la responsabilité de l'Homme dans les extinctions du

<sup>17</sup> NB : En valeur absolue pour l'hémisphère Sud, i.e. du tropique vers l'équateur

Quaternaire malgache. Par contre, ces analyses montrent nettement que les conditions climatiques ont été localement plus humides au cours des temps géologiques récents, et que la couverture forestière a reculé. Les hautes montagnes tropicales ont depuis longtemps été proposées comme des refuges au cours des périodes sèches du Pléistocène. Ce rôle de refuge a été élaboré à partir des propriétés intrinsèques des hautes montagnes tropicales qui leur permettent de maintenir une stabilité environnementale à long terme principalement causée par la persistance des précipitations orographiques. Selon Fjeldsà & Lovett (1997), et Hewitt (2000), la stabilité des conditions environnementales permettrait soit de maintenir des populations isolées (que l'on considèrera comme reliques) ; soit de concentrer et augmenter la densité ce qui favoriserait l'évolution.

En bref, Wilmé *et al.* (2006) proposaient :

*"The central premise ... is that river catchments with headwaters at relatively low elevations were zones of isolation and hence led to the speciation of locally endemic taxa, whereas those at higher elevations played the role of refuges where species could retreat for future dispersion, and hence contain lower levels of microendemism"* (Haddah *et al.* 2010).

Et les mécanismes sous-jacents seraient les suivants :

*"the main mechanism behind the difference between the biota in the microendemism watersheds and those in retreat-dispersion basins is the different local response to periodic droughts. The main premise is that orographic precipitation allows for the continuation of river systems and associated riverine forest habitats along hydrological systems whose headwaters lie in upper montane zones: these riverine habitats acted as buffers for the maintenance of more mesic local conditions and potential corridors for retreat toward higher-altitude zones ...  
In contrast, the watersheds with sources at relatively low elevations would have experienced greater stress during droughts, resulting in greater levels of habitat isolation: in a nutshell, the taxa in these basins had every incentive not to stray far from the rivers"* (Haddah *et al.* 2010).

Nous allons identifier les refuges à partir de trois éléments : le réseau hydrographique, l'altitude des sources et la proximité des hautes altitudes (Figure 42). En particulier on s'intéressera aux ripisylves et à leur répartition spatiale lors des changements climatiques du quaternaire.

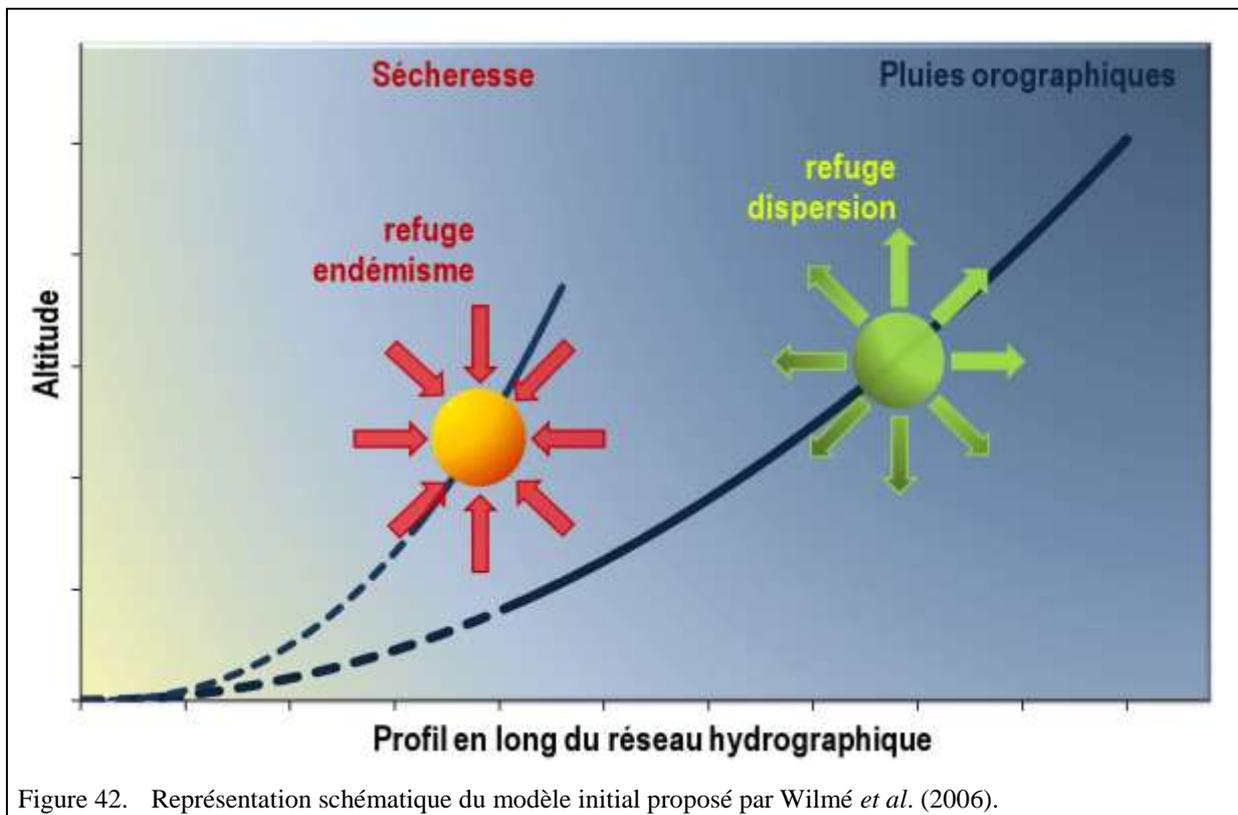


Figure 42. Représentation schématique du modèle initial proposé par Wilmé *et al.* (2006).

## 5.2. Méthodes

Nous avons retenu les massifs de Madagascar qui culminent à plus de 2000 m : le Tsaratanana au nord qui atteint 2876 m d'altitude sur le Maromokotra, l'Ankaratra au centre et l'Andringitra au sud.

Les fleuves qui prennent leurs sources à plus de 2000 m d'altitude sont le Bemarivo, la Mahavavy, le Sambirano et la Maevarano au nord, le Mangoro, la Betsiboka et la Tsiribihina au centre, et le Manampatrana, la Mananara, et le Mangoky au sud. L'Antainambalana au nord, ainsi que le Mandrare et l'Onilahy au sud, ont des sources proches de 2000 m d'altitude et ont également été retenus (Figure 43).

En utilisant la base de données vectorielle BD500 (FTM 1998), nous avons délimité les Bassins Versants de tous les fleuves, ainsi que leurs interfluves avec ArcView 3.3. [cf. Document II]. La procédure utilisée est divisée en trois stades. Nous avons commencé par identifier tous les BV. Ensuite, ils ont été regroupés en trois classes d'altitudes. Les sources des fleuves n'étant pas individualisées sur les cartes, nous avons appelé "sources" le point le plus élevé des BV.

Quelques cas particuliers ont nécessité des solutions individuelles. Pour des raisons de densité et type de végétation, nous avons utilisé la classification de Chaperon *et al.* (1993), en séparant ainsi les BV de la Maevarano et de la Sofia en deux sous-bassins chacun (Figure 43). De la même manière, dans le souci de détailler les BV, nous avons également délimité les sous BV en considérant tous les affluents ayant une toponymie dans la base de données 'hydrographie' de la BD500.

L'analyse et l'interprétation des données de télédétection portant sur la couverture végétale de Madagascar a donné lieu à quelques produits vectoriels dont celui de l'Inventaire Écologique et Forestier National réalisé en 1994 (Dufils 2003) et plus récemment celui de l'atlas de la végétation de Moat & Smith (2007). Nous avons utilisé ces travaux dans nos analyses. Les données portant sur la distribution des oiseaux et les mammifères de Madagascar ont été compilées dans la base de données Noe4D [cf. Document II]. Pour réaliser cette analyse, nous avons exporté les données cartographiées et datées portant sur taxons endémiques forestiers des oiseaux et des mammifères en les intégrant à notre projet SIG.

## 5.3. Résultats

Les plus grands BV sont rencontrés sur le versant occidental : le BV du Mangoky, de la Tsiribihina et de la Betsiboka (Figure 43). Le BV du Mangoky qui draine 10% de la superficie de l'île était le plus grand BV avant la capture récente (du tout début du XX<sup>e</sup>) du Kamoro qui a détourné les débits importants de la Mahajamba vers la Betsiboka (Battistini 1959). La carte des BV détaillés aux sous bassins est présentée en annexe (Figure A1).

Les ripisylves les plus connues du sud de Madagascar sont celles de Berenty le long du Mandrare et de Beza Mahafaly le long de l'Onilahy (Figure 41). Ces stations abritent une biodiversité importante et ont fait l'objet de nombreuses études (Jolly *et al.* 2006, Sussman & Ratsirarson 2006).

La plupart des stations les plus riches en matière de diversité avienne et mammalienne sont rencontrées dans les grands bassins aux sources élevées, comme le parc du Marojejy dans le BV du Bemarivo ou le parc de l'Ankarafantsika dans le bas BV de la Betsiboka, le parc de l'Andringitra dans le BV de la Mananara (Figure 41).

*La région du Menabe : refuges et refuges (BV N° 91–97, Figure 43)*

Sur le versant occidental, deux BV s'opposent, celui du Mangoky (N° 90) abrite une biodiversité importante alors que celui de la Tsiribihina (N° 98) pourtant voisine est pauvre (Figures 40, 42).

Nous considérons ici les taxons forestiers, endémiques, actuels des mammifères et des oiseaux distribués dans la région englobant les deux BV de la Tsiribihina et du Mangoky (Tableau 6). Le BV de la Tsiribihina a une superficie voisine de celle du Mangoky mais sa richesse spécifique n'est que de 105 taxons contre 146 taxons dans le BV du Mangoky. La relation superficie - richesse spécifique s'inscrit classiquement sur une droite log – log (cf. 3.1.1.). Compte tenu des superficies des BV et de leur couverture forestière, ces deux BV devraient abriter une richesse spécifique similaire. Cette différence pourrait être imputée à la diversité des milieux géographiques et des types forestiers rencontrés dans le Mangoky (Tableau 6).

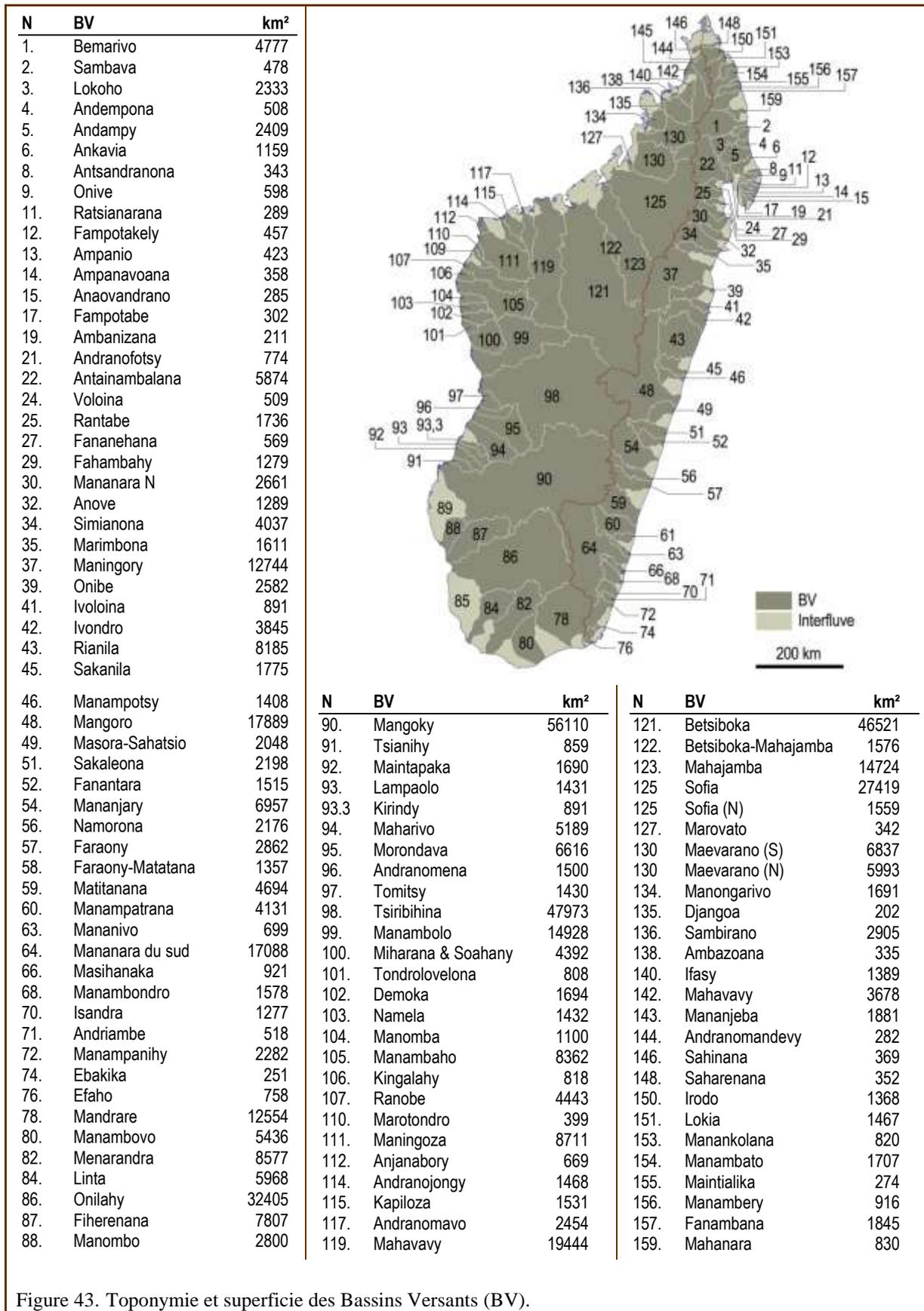


Figure 43. Toponymie et superficie des Bassins Versants (BV).

Tableau 6. Richesse spécifique en oiseaux et mammifères actuels, endémiques et forestiers dans la région du versant occidentale entre les BV du Mangoky et de la Tsiribihina. (Couverture forestière d'après Moat & Smith (2007))

	Mangoky	Menabe	Tsiribihina	Total
Superficie (km <sup>2</sup> )	56 110	20 276	47 973	68 249
Nombre de taxons	146	73	105	171
Aves	89	48	56	99
Mammifères	57	25	49	72
Couverture forestière (km <sup>2</sup> )	5 535	4 001	2 459	11 994
Forêt sèche de l'ouest	1 382	3 981	2 118	7 480
Forêt sub-humide de l'ouest	3 468	20	0	3 488
Forêt humide de l'ouest	340	0	341	681
Forêt-fourré épineux	330	0	0	330
Forêt humide de l'ouest	15	0	0	15

Entre ces deux grands fleuves, les petits bassins de la région, quant à eux, abritent une diversité importante et des taxons localement endémiques. Il s'agit en particulier des bassins qui abritent les forêts à baobabs du Menabe comme celles qui sont rencontrées dans la réserve d'Andranomena ou la forêt Kirindy CFPPF<sup>18</sup> (Figures 40, 43). Les peuplements d'oiseaux et de mammifères de ces forêts sont quasiment aussi riches que ceux des forêts sèches du parc de l'Ankarafantsika qui font référence dans le BV de la Betsiboka.

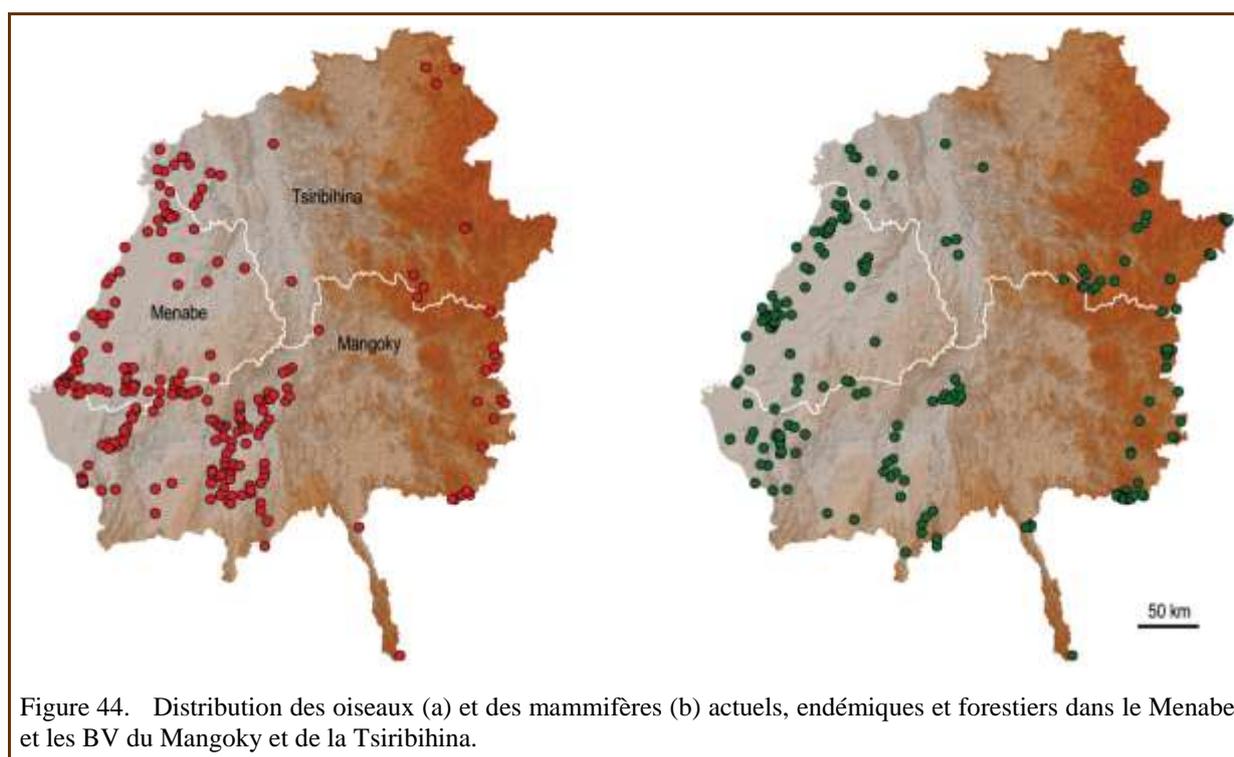


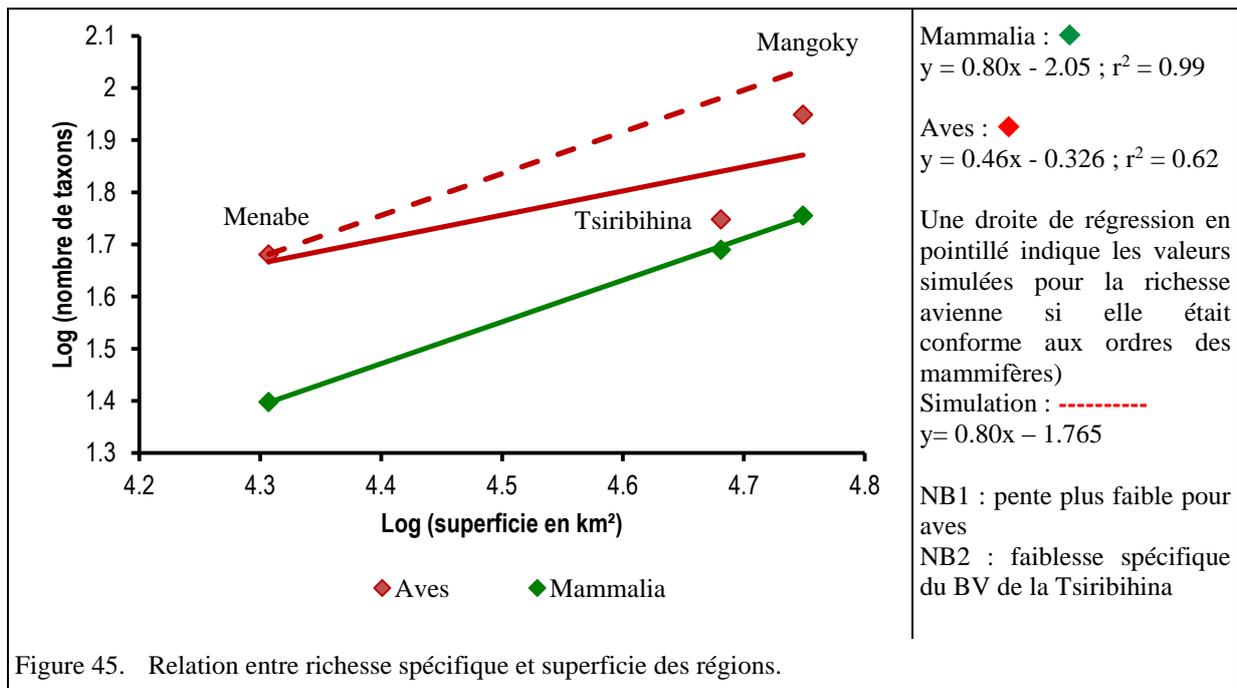
Figure 44. Distribution des oiseaux (a) et des mammifères (b) actuels, endémiques et forestiers dans le Menabe et les BV du Mangoky et de la Tsiribihina.

L'avifaune du Menabe est représentée par plusieurs espèces des familles endémiques, en particulier la mésite variée *Mesitornis variegatus* et les espèces de Couinae des forêts sèches. La forêt Kirindy CFPPF a fait l'objet de nombreux travaux, notamment dans le cadre d'études portant sur l'exploitation pérenne des produits forestiers (Sorg *et al.* 2007). Les mammifères y sont suivis depuis les années 1980 dont les espèces localement endémiques. L'un des fleurons de ces forêts est le rat-sauteur géant *Hypogeomys antimena*, un rongeur

<sup>18</sup> Désigne le Centre de Formation Professionnelle Forestière et distinguer la forêt Kirindy CFPPF de la réserve de Kirindy Mitea sise à cheval sur les BV de Kirindy et Lampaolo.

monogame (Sommer 2003) qui n'est rencontré que dans la région du Menabe. Lorsque les espèces du genre *Microcebus* ont été revues dans un cadre systématique, une des premières espèces décrite a été *M. berthae* endémique de cette région, en même temps que l'espèce *M. myoxinus*, endémique de la région sise au nord de la Tsiribihina a été reconsidérée (Rasoloarison *et al.* 2000).

Contre toute attente, la biodiversité des petits BV (N° 91-97) est riche. Elle est inférieure à celle des BV du Mangoky et de la Tsiribihina, mais égale quasiment celle de la Tsiribihina lorsque seuls les oiseaux sont considérés (Tableau 6). La relation log-log entre richesse spécifique et superficie du Menabe et les deux BV susmentionnés montre clairement ce résultat (Figure 45). Alors que nous cherchions à identifier les refuges dans les ripisylves des grands fleuves, le Menabe a ouvert une nouvelle perspective que nous aborderons plus loin, au-delà des paléo-refuges.



#### 5.4. Construction d'un modèle

L'écologie et la biogéographie ont un objectif commun : elles cherchent à comprendre la distribution et l'abondance des organismes, les causes de la présence ou de l'absence de certains d'entre eux en un lieu donné, les dynamiques écologiques et leur évolution (Parmesan 2006). Ici nous considérons le Menabe et les deux grands BV qui le ceignent, à savoir les BV du Mangoky au Sud et de la Tsiribihina au Nord qui prennent leurs sources respectivement sur le 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> sommet de Madagascar (Figure 44). À partir de cet ensemble, nous allons élaborer un modèle biogéographique en considérant les éléments abiotiques (géomorphologiques) et biotiques pour expliquer la distribution actuelle des taxons au vu des événements passés. Ce modèle intègre le temps, les changements climatiques du Plio-Quaternaire, l'évolution et le conservatisme des niches.

Les petits bassins versants du Menabe central (BV 91-97) prennent leurs sources à des altitudes moyennes, comprises entre 700 et 960 m d'altitude, ou à des altitudes basses inférieures à 500 m d'altitude pour les petits fleuves côtiers comme l'Andranomena ou le Kirindy<sup>19</sup> (Figure 46). Ces rivières du Menabe sont à sec d'avril à novembre. Comme les autres fleuves du versant occidental au sud de la Tsiribihina, il est probable que les débits d'étiages décroissent de l'amont vers l'aval (Salomon 1987, Chaperon *et al.* 1993).

Les taxons retenus sont sylvoles et se distinguent par la variabilité de leur tolérance aux changements environnementaux. Les forêts sèches du Menabe sont caducifoliées et dominées par les baobabs (*Adansonia grandidieri*, *A. rubrostipa*, *A. madagascariensis*, Malvaceae). Depuis l'extrême Sud jusqu'à la Tsiribihina, le paysage est marqué par ces géants qui peuvent parfois être trapus et courtauds dans les régions les plus arides du Sud-ouest. Dans le Menabe, ils sont omniprésents dans les milieux ouverts ou en paysage rural, et ils dominent la canopée des forêts intactes.

<sup>19</sup> Il existe deux fleuves portant le même toponyme Kirindy, la forêt Kirindy CFPF est rencontrée le long du second fleuve Kirindy, non représenté sur cette carte, au nord du Tomitsy.

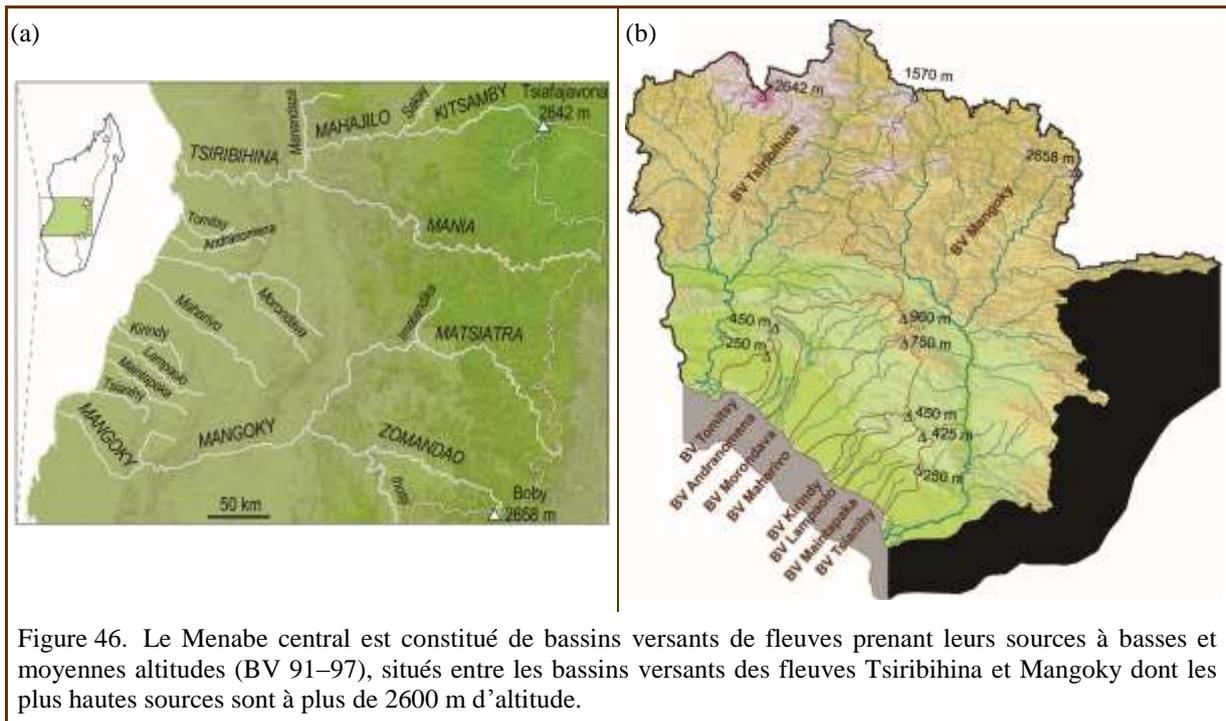


Figure 46. Le Menabe central est constitué de bassins versants de fleuves prenant leurs sources à basses et moyennes altitudes (BV 91–97), situés entre les bassins versants des fleuves Tsiribihina et Mangoky dont les plus hautes sources sont à plus de 2600 m d'altitude.

Pour la faune, nous nous référons au "conservatisme de niche" à savoir la tendance d'une espèce à rester liée à sa niche au cours du temps, sachant ainsi que la niche représente l'ensemble des facteurs biotiques et abiotiques qui permettent à une espèce de persister (Wiens *et al.* 2010), la niche est l'extension biotique de la Figure 8. La tolérance au froid et à la sécheresse font référence à un facteur abiotique **le bilan hydrique stationnel**. Celui-ci sous-tend l'utilisation des ressources et de nombreuses autres interactions dont les interactions avec les autres espèces (Wiens & Graham 2005).

5.4.1. Les refuges : Les ripisylves des fleuves aux sources à haute altitude comme refuges pendant les périodes sèches

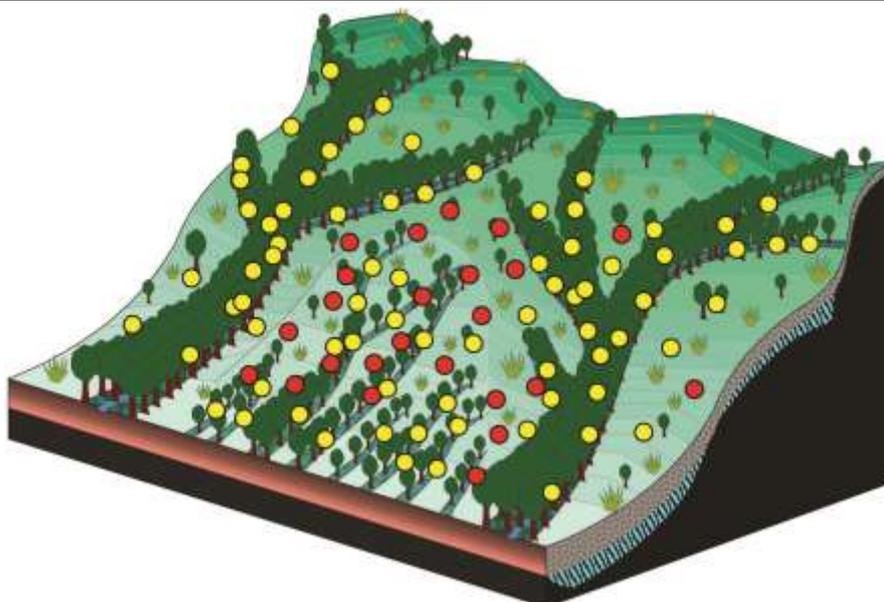
La tolérance à la sécheresse de l'environnement est extrêmement variable au sein du règne animal et végétal, comme en témoigne la diversité des formes vivantes de Madagascar dans ses divers biotes. Pour élaborer le concept proposé, nous associons des facteurs biotiques et abiotiques, à savoir les oscillations paléoclimatiques et leurs effets sur la pluviométrie, le bilan hydrique, le maillage et l'encaissement du réseau hydrographique, le régime des fleuves, l'étendue des forêts, ainsi que la réponse de la faune aux changements à petite échelle. Cette faune dont les spécificités biologiques déterminent l'extension ou la contraction de son aire géographique.

Notre hypothèse est construite sur deux taxons du règne animal : l'un (1) ne tolérerait pas les conditions sèches et disparaîtrait si le milieu s'asséchait et l'autre (2) s'adapterait à la sécheresse et pourrait survivre dans les milieux secs. Nous admettons également que le taxon 1 domine le taxon 2 en cas de compétition.

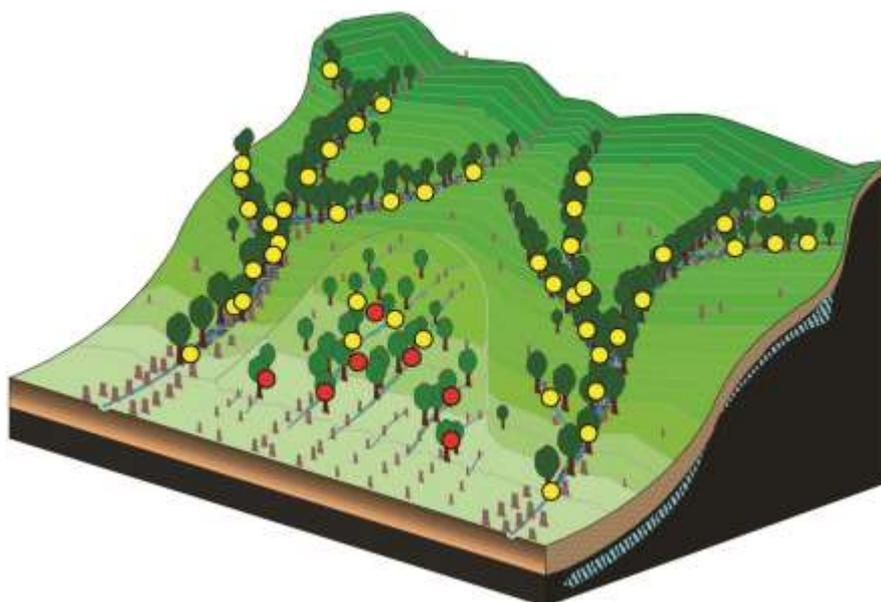
Lors des phases humides, la pluviométrie est abondante sur l'ensemble du territoire, la couverture forestière est en expansion et le débit des fleuves est permanent et élevé. Les espèces sylvoles, qu'il s'agisse de celle de la flore ou de la faune sont en expansion, c'est-à-dire que leur aire de répartition et leur abondance augmentent (Figure 47a). Le taxon 1 (jaunes – J) qui ne tolère pas les conditions sèches est distribué dans les ripisylve et d'autres forêts. Le taxon 2 (rouges – R) qui peut tolérer des conditions sèches est distribué dans les forêts plus sèches, est limité dans les forêts plus humides par la compétition avec le taxon J.

Lorsque le climat s'assèche, la pluviométrie baisse, l'évaporation reste élevée, les rivières qui prennent leurs sources aux basses altitudes s'assèchent, les rivières dont les sources sont situées à plus hautes altitudes restent partiellement alimentées en eau, au moins jusqu'à leurs cours moyens. Les bilans hydriques stationnels diminuent, les forêts reculent, disparaissent des régions les plus sèches mais les ripisylves se maintiennent le long des rivières qui sont en eau (Figure 47b,c). Le taxon J disparaît des régions les plus sèches mais peut se maintenir dans les ripisylves. Le taxon R peut survivre dans les forêts plus sèches mais pourrait souffrir de la compétition avec le taxon J dans les ripisylves.

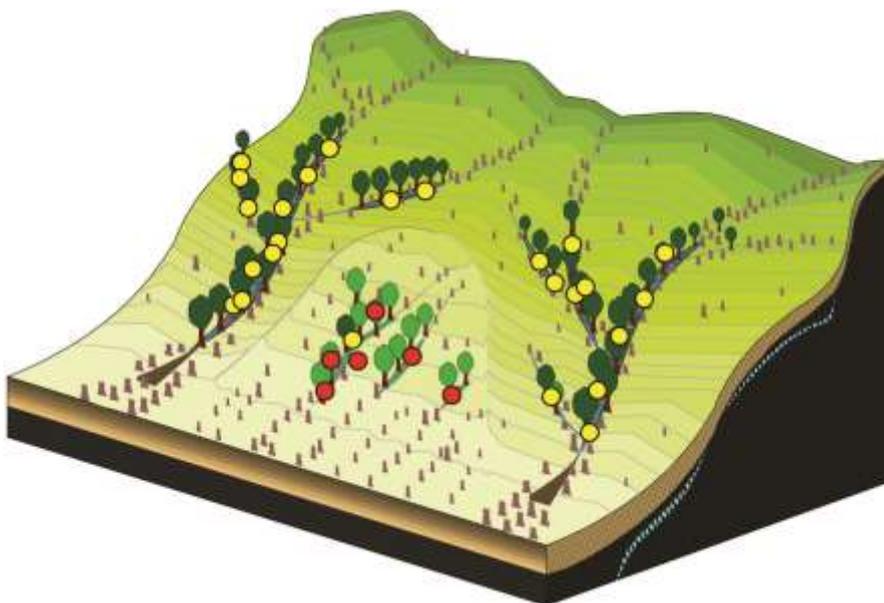
a. Phase humide

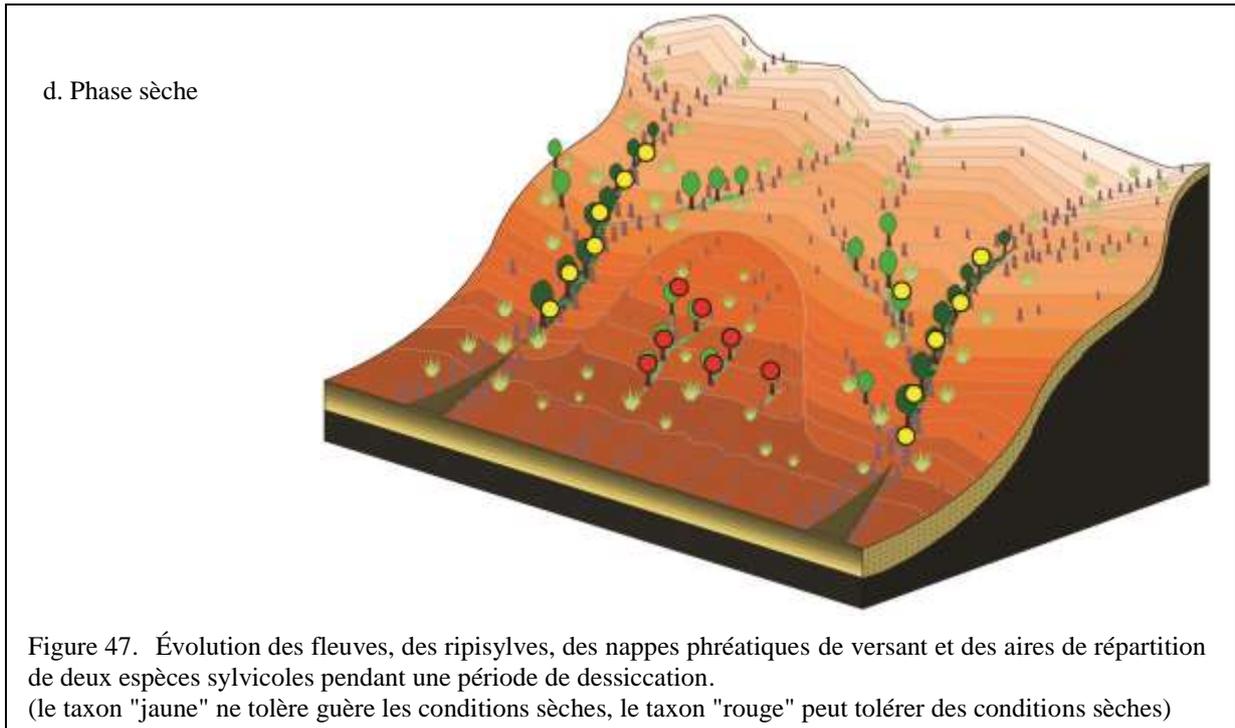


b. Aridification 1



c. Aridification 2





Au cours des phases les plus sèches, les ripisylves peuvent être limitées aux cours moyens des fleuves prenant leurs sources à haute altitude. Les fleuves dont les sources sont à moyenne altitude peuvent maintenir une forêt sèche peu développée (Figure 47d).

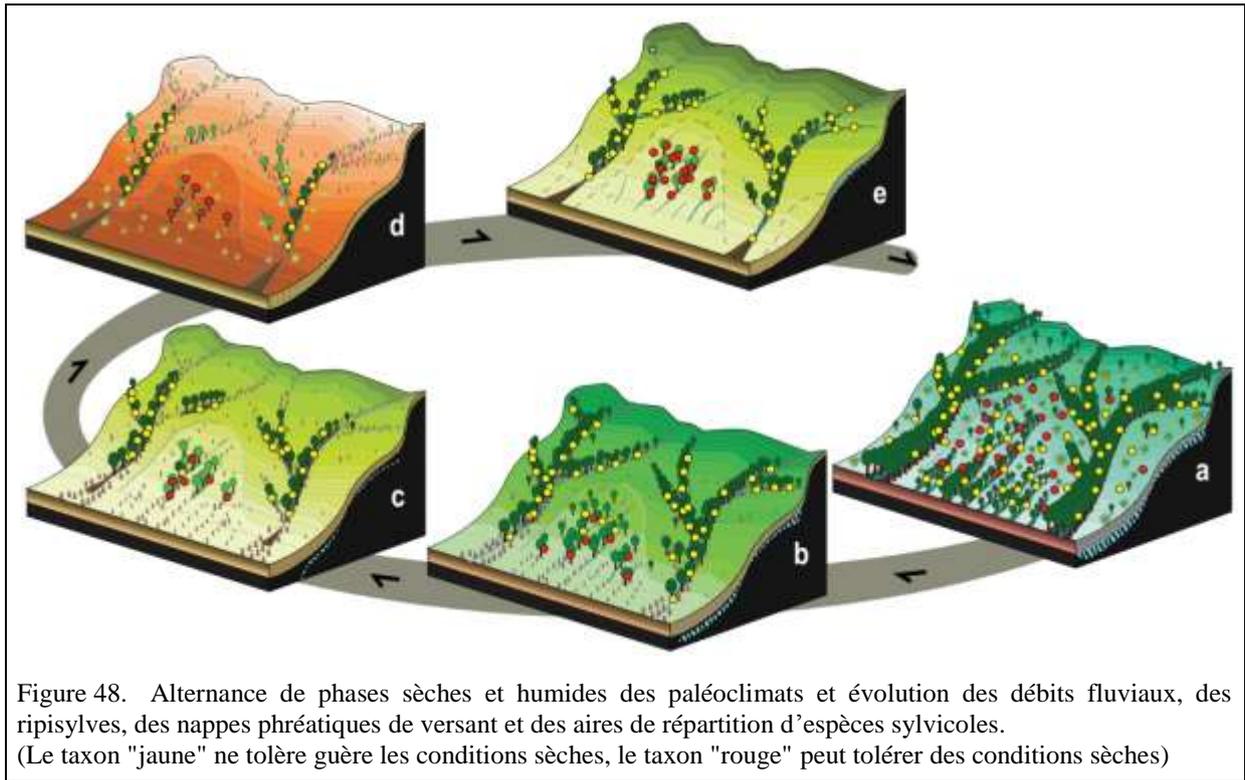
Le taxon J survit dans les ripisylves des grands fleuves qui sont ainsi les refuges des espèces sylvoles, le taxon R est endémique des forêts sèches des fleuves prenant leurs sources à moyenne altitude entre les bassins versants des grands fleuves (Figure 47d).

#### 5.4.2. Les centres "refuges-endémisme"

Du scénario présenté ici, il ressort que l'ensemble constitué des petits bassins circonscrits entre les bassins refuge-dispersion pourrait constituer un centre d'endémisme dans lequel les taxons sont isolés et évoluent.

Même si l'alternance de périodes sèches et humides n'est pas cyclique, elle peut se dérouler avec des effets similaires à ceux décrits ci-dessus pour la pluviométrie, le débit des fleuves et l'expansion ou le retrait des ripisylves. L'évolution des espèces est certainement plus complexe, mais les oscillations paléoclimatiques ont pu être des moteurs de l'évolution spécifique (Figure 48).

Des disparitions locales peuvent également expliquer les schémas de distributions actuelles de nombreux taxons. Une population d'une espèce a pu être isolée sur une portion moyenne d'une ripisylve d'un affluent avant que celle-ci ne disparaisse avec ses hôtes. Un tel scénario pourrait être envisagé pour *Hypogeomys antimena*, actuellement endémique du Menabe. L'espèce est connue de cinq stations subfossiles distribuées au sud du Menabe, dans des régions plus arides, y compris dans la région actuellement la plus aride du Sud-ouest (Figure 49). Sur les cinq spécimens subfossiles connus pour l'espèce, un seul a été daté : 1350 ±60 années B.P. de la station d'Ampoza le long d'une petite rivière homonyme, proche de la limite sud du BV du Mangoky (Figure 49, Burney *et al.* 2004).



D'autres populations peuvent également avoir été piégées dans des zones humides temporaires, isolées par l'endoréisme d'affluents ou de portions de fleuves et s'éteindre avec l'assèchement ultérieur de ces zones humides. La fossilisation est commune dans les milieux les plus humides, de sorte que paléolacs et paléomarais pourraient représenter un "biais" dans l'échantillonnage de la faune subfossile. Il nous faut cependant considérer que les lacs et autres milieux lenticques sont des réservoirs et qu'ils peuvent ainsi conserver une certaine humidité même en l'absence d'alimentation.

Lorsque la circulation de l'eau s'interrompt dans un milieu lenticque, celui-ci n'est plus alimenté par l'amont et ne se déverse plus à son exutoire. Dans ce cas, le milieu lenticque s'assèchera complètement, la faune et la flore qu'il hébergeait alors se trouvera piégée.

*Hypogeomys australis*, connu à l'état subfossile seulement, est un peu plus grand que *H. antimena* a été retrouvé dans un paléolac proche d'Anstirabe sur les hautes terres et dans une grotte du sud-est. Un autre spécimen des hautes terres n'a pu être identifié qu'au genre (Tattersall 1973). Les spécimens du Sud-est ont été datés à  $1536 \pm 35$  BP.,  $4440 \pm 60$  BP., et  $2845 \pm 35$  BP., et sont ainsi récents (Burney *et al.* 2004, Crowley 2010). Le matériel subfossile est cependant bien trop épars et incomplet pour illustrer les répartitions historiques des taxons actuels ou des taxons qui ont disparu au Quaternaire. Le gisement de subfossiles le plus riche de l'île est localisé dans un paléo marais des hautes terres, à Ampasambazimba<sup>20</sup> (Figure 50).

#### 5.4.3. Les couloirs de dispersion

Les ripisylves des affluents des fleuves aux sources à haute altitude ont joué le rôle de couloirs de dispersion au cours des périodes humides.

Après une phase sèche, lorsque le climat redevient humide, la pluviométrie augmente, les bilans hydriques stationnels sont positifs, un stock d'eau est disponible point par point sur les versants, les nappes phréatiques sont alimentées, les affluents à haute altitude des grands fleuves sont de nouveau alimentés et les eaux de ces affluents rejoignent le cours principal. La ripisylve se développe et remonte du cours principal vers les affluents en eau. Les nouvelles ripisylves deviennent les couloirs de dispersion des taxons qui survivaient dans les refuges, comme le taxon J qui peut étendre son aire de distribution au fur et à mesure que les affluents s'agrègent au réseau (Figure 51).

<sup>20</sup> 25 taxons de mammifères identifiés

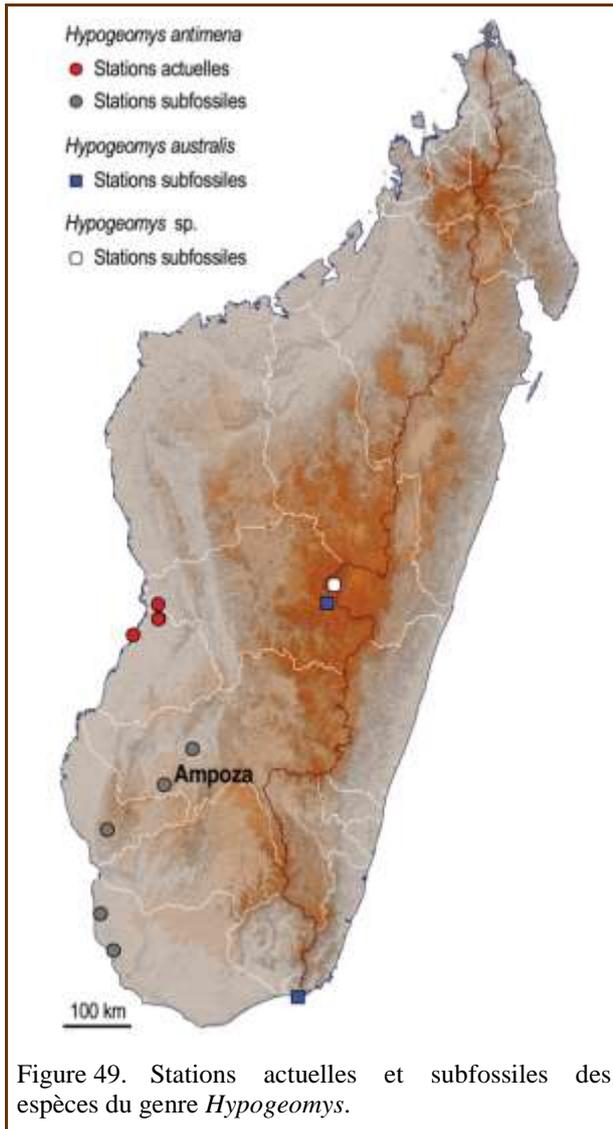


Figure 49. Stations actuelles et subfossiles des espèces du genre *Hypogeomys*.

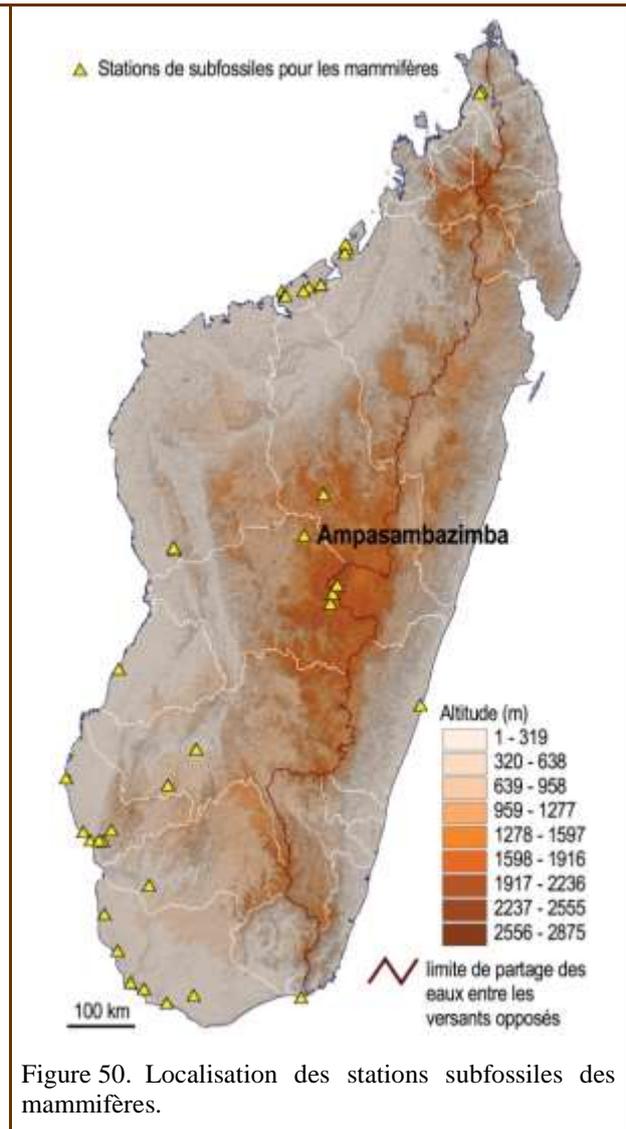


Figure 50. Localisation des stations subfossiles des mammifères.

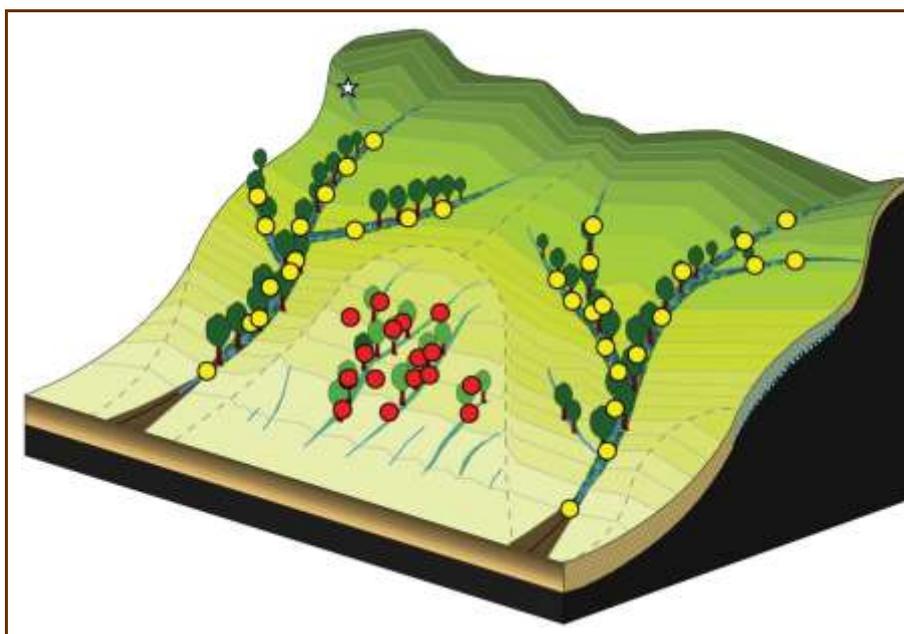


Figure 51. Évolution des ripisylves vers des couloirs de dispersion au cours d'une phase d'humidification du climat.

(Le taxon "jaune" ne tolère guère les conditions sèches, il est alimenté par la rivière et la nappe phréatique de versant, le taxon "rouge" peut tolérer des conditions sèches ; l'étoile blanche indique un paléomarais et son lot de subfossiles).

#### 5.4.4. Le Menabe : le rôle du relief

C'est une topographie inclinée vers le canal du Mozambique de forme hémicirculaire d'environ 200 km du Nord au Sud et 150 km d'Est en Ouest, les altitudes maximales sont à l'Est (Andranomita 1034 m). La série sédimentaire qui s'étage du Permo-Trias au Pliocène est globalement monoclinale, et très faillée dans le détail. Deux fleuves le Mangoky au Sud et la Tsiribihina au Nord sont en position conséquente ; à proximité du socle, leurs affluents ont incomplètement évidé une dépression périphérique, ce qui simule le contournement d'un plateau. Le revers est drainé par huit fleuves côtiers et un bassin versant endoréique (karst). Le Menabe est une sorte de petit bassin sédimentaire comportant trois niveaux de cuestas. Le développement de ce réseau hydrographique dénote à la fois des critères de jeunesse (dépression inachevée) et de maturité (rivières pénéconséquentes), ceci est probablement dû au gradient d'altitude qui semble élevé en une centaine de km et à l'évolution géomorphologique d'une région qui est émergée depuis du Miocène.

Par exemple, la Morondava prend sa source dans le massif du Makay formé par les grès et argilites de l'Isalo II, elle s'écoule ensuite dans les grès de l'Isalo III puis les marnes de l'Argovien et les grès du Crétacé moyen avant de traverser de manière conséquente les grès rouges de Tsiandava par des gorges (Figure 52). Sa pente générale est forte de l'ordre de 6m/km (Salomon 1987).

Située à 20-21° Sud, la région est soumise à une température de 23-26 °C, une amplitude annuelle de 7°C, des précipitations de 740 mm à Morondava, qui augmentent vers l'intérieur et avec l'altitude. L'irrégularité des précipitations, associée à une très forte évapotranspiration créent un déficit hydrologique. L'une des particularités de ces cours d'eau est leur dépérissement vers l'aval (Salomon 1987)<sup>21</sup>, en effet, tous les bassins versants inférieurs à 1000 km<sup>2</sup> sont secs d'avril à septembre.

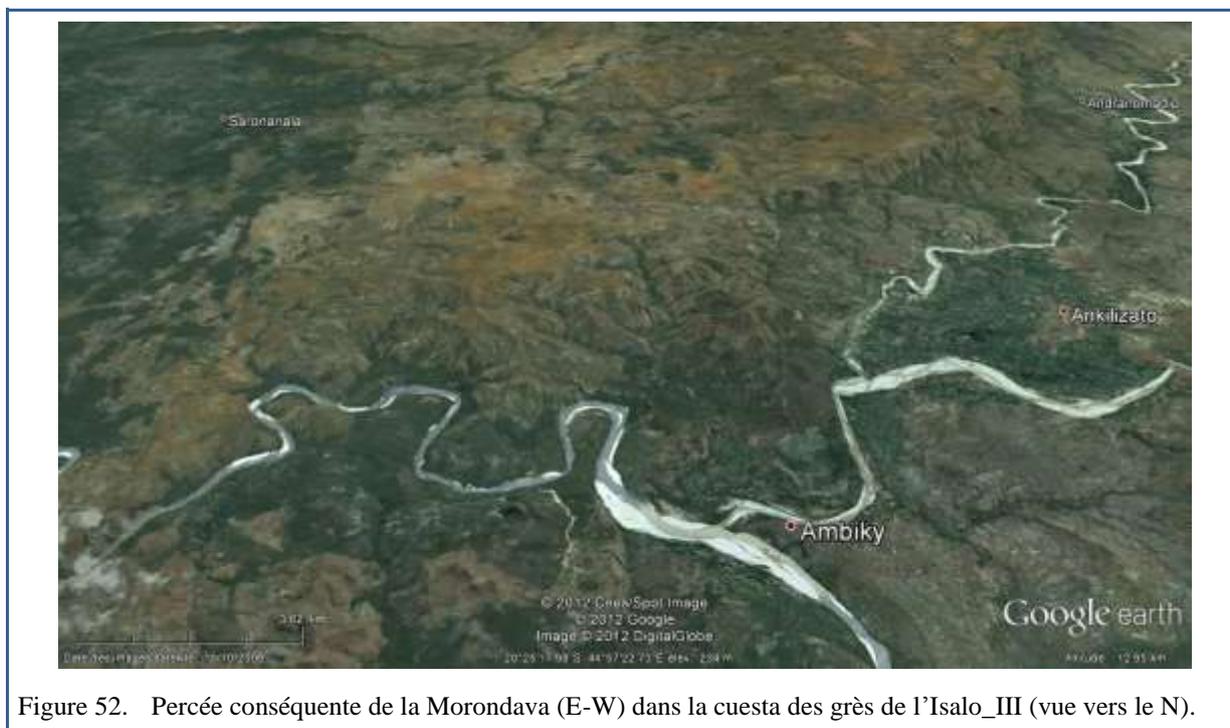


Figure 52. Percée conséquente de la Morondava (E-W) dans la cuesta des grès de l'Isalo\_III (vue vers le N).

#### Lithologies et chronostratigraphie

Dans cette zone, la série sédimentaire est très épaisse (Besairie 1964) dont le Karroo (Permo-Trias) occupe la majeure partie. La couverture débute par l'Isalo, dernier terme du Karroo. Il s'agit de grès argileux et conglomérats à stratification entrecroisée dont les matériaux proviennent du socle. Ils occupent une surface très étendue et ont été la source des sédiments de biens des formations ultérieures. À la base, l'Isalo\_I est formé de grès grossiers à conglomérats, mal cimentés et tendres. Des silicifications arment le dépôt. La porosité du matériel l'immunise de l'érosion. L'Isalo\_II est une série gréseuse plus fine comportant des argilites, la série est toujours continentale. Au sommet ces grès sont recoupés par des épandages fini-Néogènes et/ou quaternaires qui datent la mise en place du réseau hydrographique actuel. L'Isalo\_III est la transition en alternance des grès continentaux aux sédiments marins (Figure 53).

<sup>21</sup> Ce type d'observation a été utilisé dans la construction du modèle (5.4)

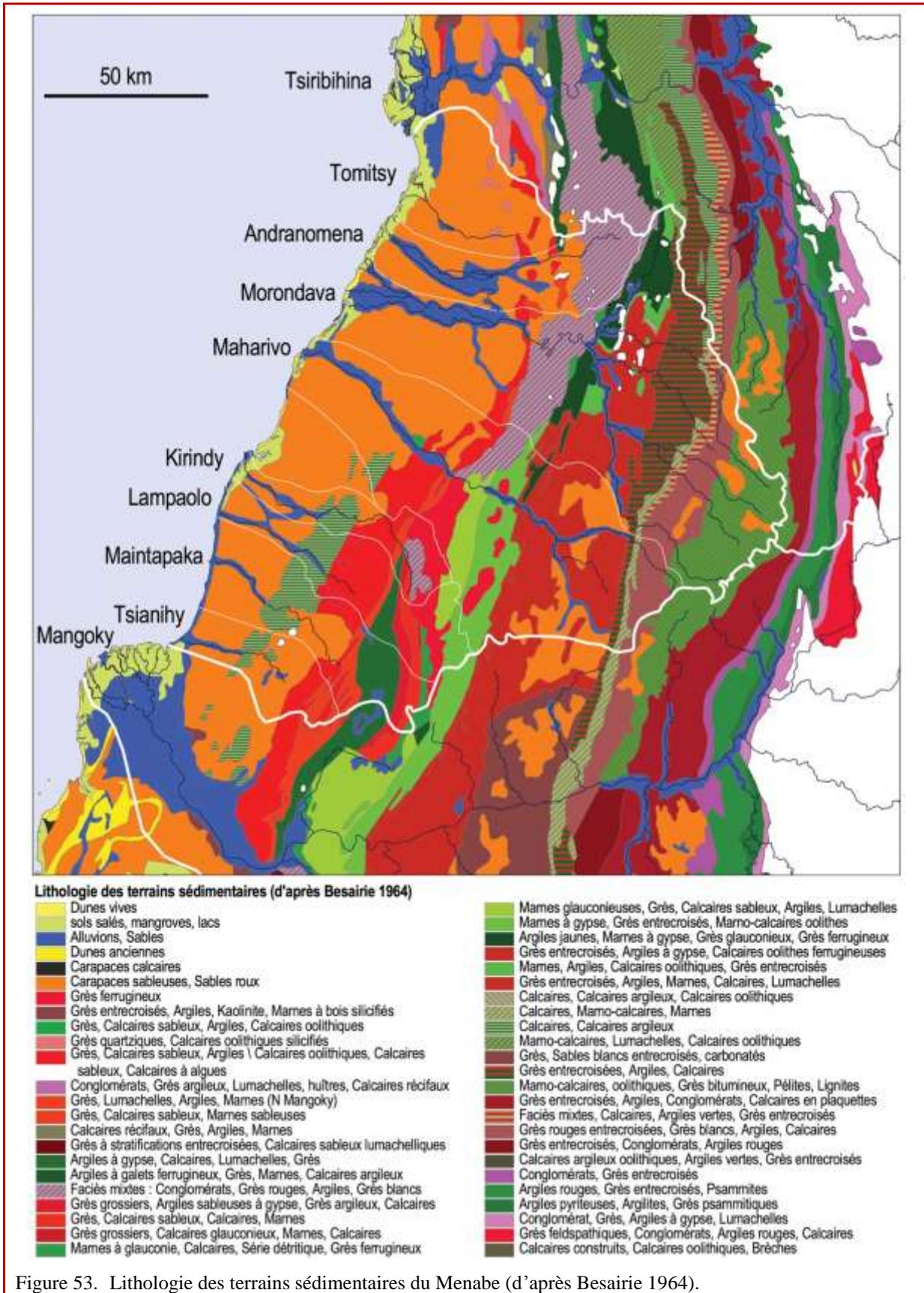


Figure 53. Lithologie des terrains sédimentaires du Menabe (d'après Besairie 1964).

Les formations postérieures (Lias-Miocène) sont composées de transgressions marines entrecoupées de régressions et de dépôts continentaux (grès à stratification entrecroisée). Les calcaires du Jurassique forment la cuesta du Bemaraha, les dépôts continentaux apparaissent au Bathonien et disparaissent au Jurassique supérieur.

Le Crétacé marin s'installe après une lacune stratigraphique, mais une succession de dépôts continentaux et marins dure jusqu'au Maastrichtien. Cette série continentale et épicontinentale est à dominante de grès. La série se termine au Paléogène par les calcaires de l'Eocène puis de l'Oligo-Miocène avant la grande régression Pliocène. La tectonique cassante est la seule présente, les principales failles qui dirigent le relief sont N 20°. Un volcanisme Crétacé existe au sud du Mangoky, un volcanisme Plio-Quaternaire existe aussi.

L'érosion a mis en valeur les formations résistantes (calcaires récifaux du Jurassique, calcaires de l'Éocène), les lacunes dans le secondaire et le Paléogène rappellent la précocité de l'émergence et la continuité de l'érosion. Ce paysage a été en partie recouvert par le remblaiement sablo-argileux azoïque du glacis d'accumulation Néogène, corrélatif du développement à l'intérieur de l'île de l'aplanissement fini-Néogène.

#### Les transports solides et l'érosion

Les rares mesures de transport de sédiments (Salomon 1987) indiquent des valeurs considérables. Ceci est dû à la rencontre de la lithologie et du climat. Calculées d'après Fournier (1960), les érosions spécifiques du Sud-Ouest malgache sont parmi les plus élevées du monde, pour la Morondava, la dégradation spécifique serait de 1800 t / km<sup>2</sup>/an, soit dans le bassin versant 1 m de matériel en 350 ans. Hervieu (1968) arrive au même résultat pour le bassin du Mangoky. Bien qu'anciennes, ces données correspondent aux impressionnantes formes d'alluvionnement sableux qui sont actuellement visibles dans des vallées de montagne ou même sur le cours de la Morondava (Cf. Google earth).

#### Le Makay

Ce massif du Makay (150\*50 km) correspond à la partie amont de la topographie du Menabe et est à l'origine des sédiments postérieurs au Trias. Ce massif de grès à stratification entrecroisée et lits de conglomérats, a la particularité d'être découpé par un dense réseau de canyons. Ceux-ci ont des profondeurs de la centaine de mètres et sont sans relations avec leurs largeurs qui sont métriques à décamétriques. Ces gorges en forme de "labyrinthe" sont variées, associant réseau de fractures, formes hiérarchisées, formes concentriques... Les sommets des interfluves sont totalement dépourvus de formations superficielles, la roche est à nue jusqu'aux talwegs. Lorsqu'elles sont à fond mobiles, ces "vallées" ont un fond plat comblé d'alluvions et végétalisées par une ripisylve abondante. En roche cohérente, elles montrent de très belles structures hydrodynamiques.

Le Makay est donc caractérisé à différentes échelles (Figures 54, 55) par un réseau de fonds de vallons étroits et encombrés de végétation alors que les versants sont totalement dénudés. Cette roche meuble tient par des filons siliceux. Le climat actuel semi-aride sur les versants et les plateaux est certainement frais et humide dans l'ombre de ces canyons. La faune a pu profiter de ce réseau de drains humides et peu accessibles pour survivre lors des périodes sèches du quaternaire.



Figure 54. Massif du Makay (3\*7) km.



Figure 55. Massif du Makay (1,2\*2,2) km.

Néanmoins, un point délicat à résoudre (et à étudier) est celui de l'origine de la géométrie du réseau hydrographique, de son entaille et de son âge.

#### Le karst

C'est la seconde particularité géomorphologique de cette région, bien plus étendu au Sud du Mangoky et au Nord de la Tsiribihina, le karst a une largeur de 50 km environ, plus étendu à l'ouest. Il est présent avec ses vallées sèches et divers types de dolines-avens, ou dolines-chaudrons (Cf. Google earth), l'affleurement de la nappe phréatique donne parfois une nappe d'eau libre en leur fond. L'altitude d'environ 400 m pour ce karst

(contre 150 m pour le Mahafaly) a permis le développement d'un karst profond avec des grottes. Les grandes vallées conséquentes et la fracturation joue un rôle dans l'organisation générale du réseau de dolines. Ce karst est hérité de périodes plus humides que l'actuelle, car en grande partie ce karst est couvert par les "sables de couverture" qui sont eux-mêmes disséqués.

Les nappes phréatiques (Battistini 1964, Salomon 1987)

L'alimentation en eau souterraine est essentielle dans ce type de région semi-aride. L'évolution géomorphologique et la structure géologique ont séparé le Menabe du socle central de l'île, les nappes phréatiques sont donc toutes alimentées par les précipitations. Les nappes alluviales sont en équilibre hydrodynamique avec les fleuves ; en hautes eaux les transferts d'eau se font vers les nappes, en basses eaux c'est l'inverse, ces nappes sont à la taille des BV, à l'aval elles se rapprochent de la surface. Des nappes locales existent dans les sables dunaires près du littoral. Les nappes alluviales plus profondes sont tamponnées.

Dans le sédimentaire, les nappes profondes sont connues par sondages, ce sont des nappes karstiques libres associées à la lithologie (grès et calcaires) et à la structure (pendages, failles et fractures) ou des nappes artésiennes donnant des exurgences à gros débit. Des nappes à surface libre existent dans le karst et peuvent être superposées. Des interconnexions existent entre ces nappes et celles de surface ou de sub-surface (des exurgences sont visibles Cf. Google earth). Salomon (1987) note cinq nappes dans la région de Morondava-Mahabo, dont "la nappe libre des grès de l'Isalo-III, grès perméables très favorables à l'emmagasinement de grandes quantités d'eau et constituent un excellent aquifère". Battistini (1964) note que dans une zone plus aride (500 mm) sur le plateau calcaire Mahafaly, il existe des nappes dans le karst.

### Conclusion

Contre toute attente, cette zone semi-aride possède des isolats humides localisés dans le karst (dolines, avens, ...) ceux-ci contiennent de la végétation, et parfois des nappes phréatiques sont à l'affleurement. Le second type de milieu susceptible d'avoir joué un rôle de refuge pour la faune et la flore est localisé à l'amont du bassin versant du Menabe et correspond au dédale de vallées encaissées du Makay.

La disponibilité en eau est le seul élément naturel qui soit à la même échelle spatiale que les espèces animales que nous étudions. Non seulement ces milieux correspondent aux refuges de micro endémisme définis par Wilmé *et al.* (2006), mais avec le bilan hydrique stationnel ils ont acquis une consistance naturaliste.

Un schéma II est proposé Figure 56, il comprend des éléments géomorphologiques, paléo-géomorphologiques et paléo-hydrologiques descriptifs des deux types de refuges envisagés.

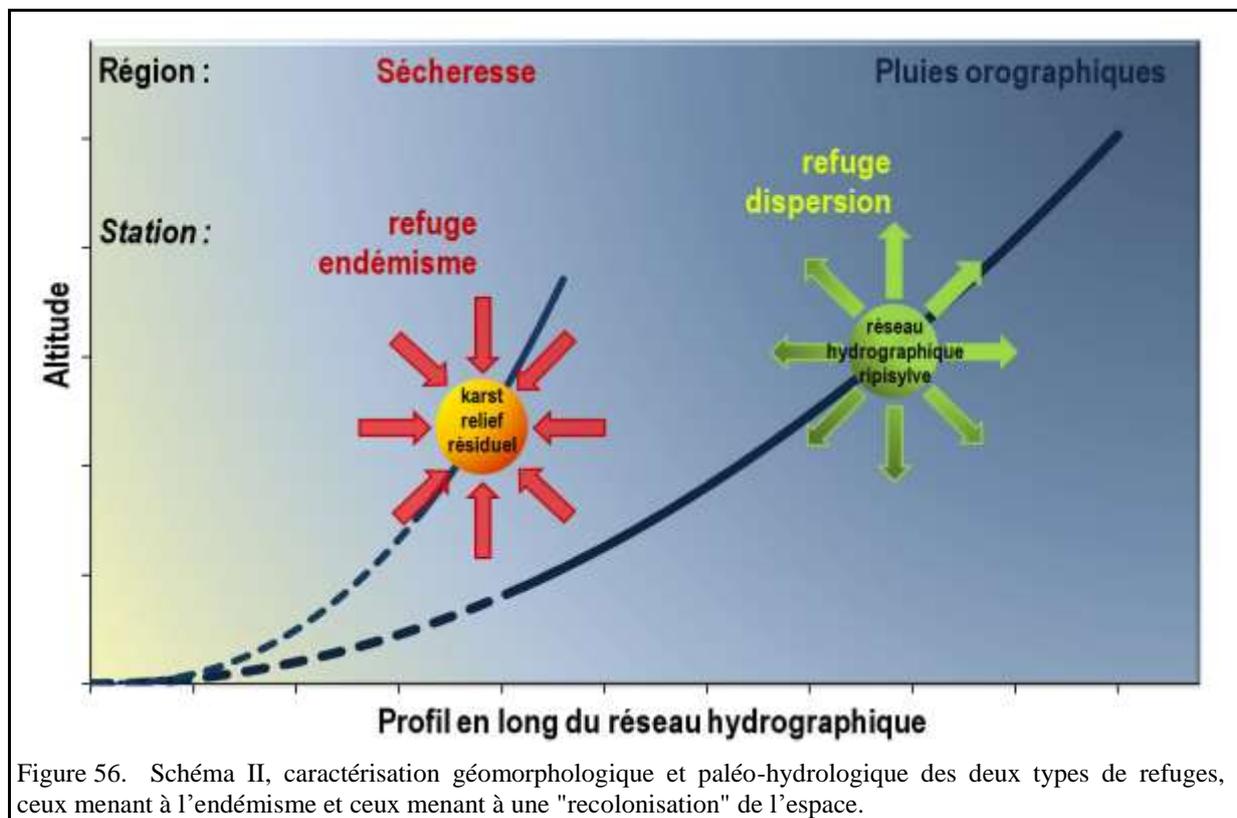


Figure 56. Schéma II, caractérisation géomorphologique et paléo-hydrologique des deux types de refuges, ceux menant à l'endémisme et ceux menant à une "recolonisation" de l'espace.

#### 5.4.5. Extrapolation du modèle à l'échelle de l'île

Bien que le fonctionnement des lémuriens soit au niveau stationnel, l'extension ne peut se faire que par les bassins versants. Nous considérons maintenant que lors des changements paléoclimatiques, les bassins versants de tous les fleuves prenant leurs sources à haute altitude abritaient des zones "refuge-dispersion" car ils maintenaient leurs ripisylves au cours des périodes les plus sèches. Ces mêmes bassins versants produisaient les couloirs de dispersion lorsque le climat redevenait humide. Les petits bassins versants isolés entre ces bassins refuge-dispersion seraient ainsi les centres ou "refuges-épiphanie" dans lesquels certains taxons ont été isolés par le retrait des forêts, des ripisylves et l'assèchement des rivières à l'aval (Figure 56).

Une telle définition identifie 12 régions 'refuge-épiphanie' et 10 BV 'refuge-dispersion'. Trois autres BV peuvent également être des BV 'refuge-dispersion', portant ainsi leur nombre à 13. Dans ce cas, 15 régions 'refuge-dispersion' sont identifiées (Figure 57, Wilmé *et al.* 2012).

### 5.5. Application du concept

#### 5.5.1. L'évolution des Lémuriens

Le concept élaboré ci-dessus doit à présent se confronter à une ou plusieurs réalités 'terrain', avec ce que cela suppose de complexification. Seule certitude : les paléoclimats ont influencé le milieu, la flore et la faune. La question de savoir comment et dans quelle mesure, est plus complexe.

Nous avons vu que le matériel fossile et subfossile portant sur la période qui nous intéresse ici est réduit sur le versant occidental et quasi nul sur le versant oriental. Pour appréhender l'évolution des taxons au cours des paléoclimats, nous faisons appel aux résultats des études moléculaires et plus particulièrement les travaux ayant porté sur des études phylogénétiques globales en incluant plusieurs lignées de taxons. De tels travaux ont été réalisés au cours des dernières décennies sur les Lemuriformes avec des estimations datées pour les divergences phylogénétiques, le tout est compilé et complété dans une publication récente d'Horvath *et al.* (2008).

Ces auteurs confirment la monophylie des lémuriens de Madagascar, ainsi que celle des familles actuelles dont la famille monotypique des Daubentoniidae, les familles des Indriidae, des Lemuridae et les familles frères des Lepilemuridae et des Cheirogaleidae (Figure 58). La divergence précoce des Daubentoniidae et les divergences des autres familles de la fin de l'Éocène jusqu'à l'Oligocène (40 – 23,8 Ma B.P.) sont des résultats conformes à ceux d'autres études similaires (Roos *et al.* 2004). Les lémuriens éteints récemment appartenaient à trois autres clades, familles ou sous-familles selon les auteurs, à savoir les Megaladapidae proches des Lemuridae, et les Archaeolemurinae et les Palaeopropithecinae proches des Indriidae.

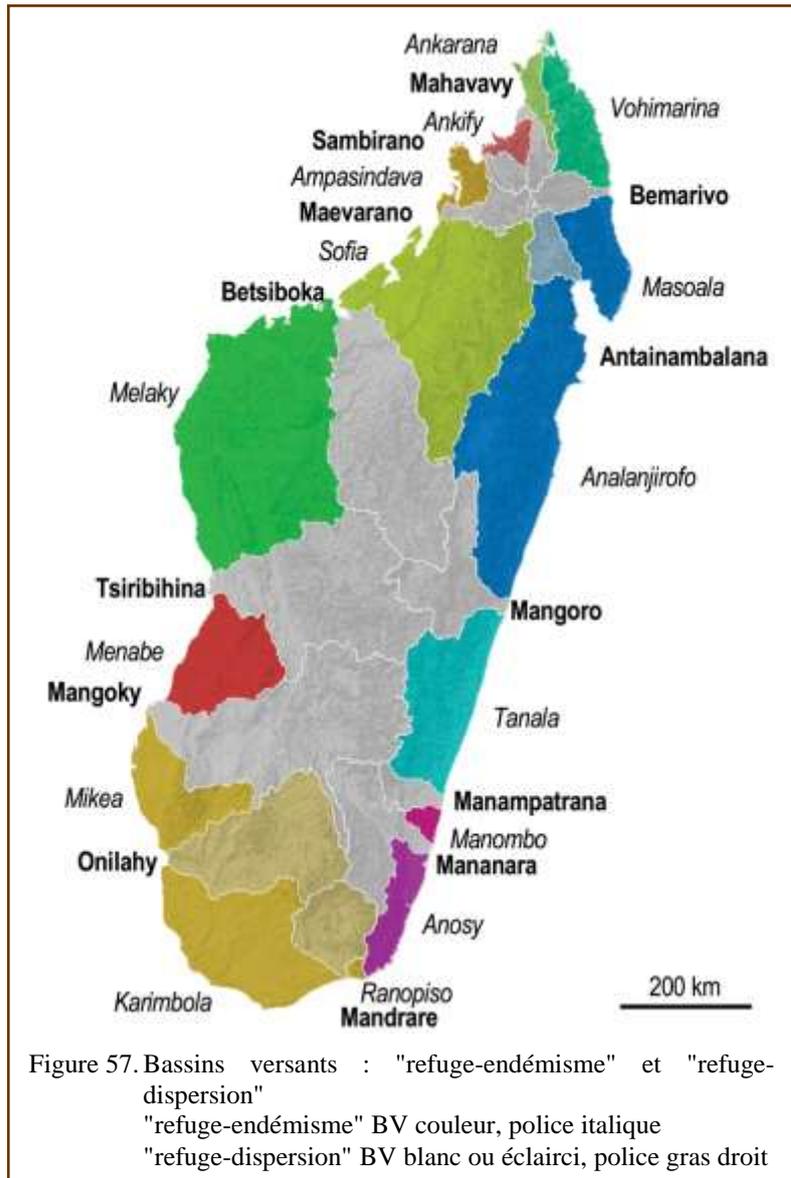
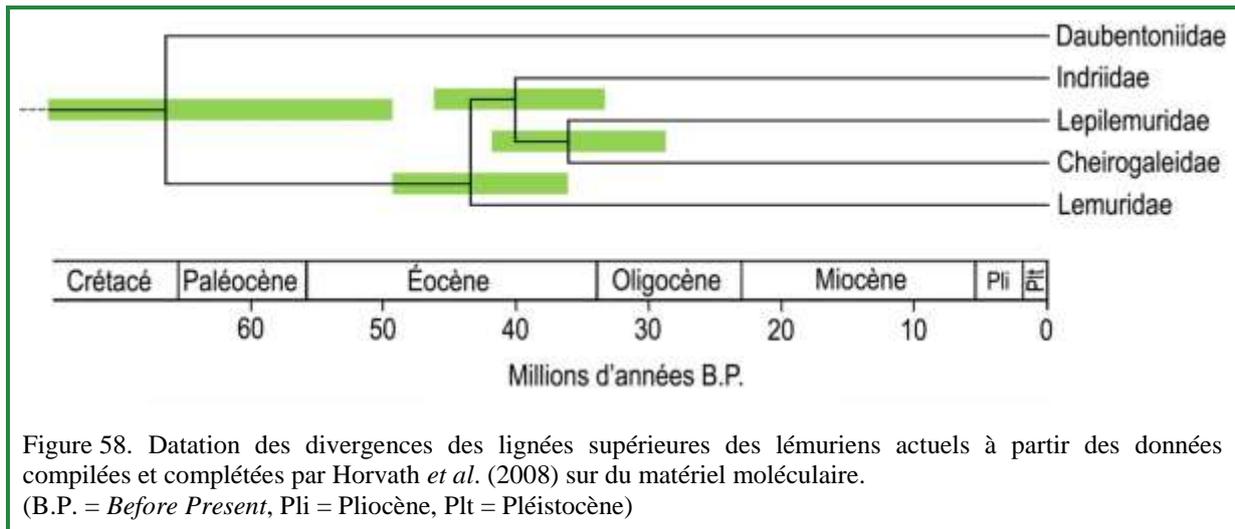


Figure 57. Bassins versants : "refuge-épiphanie" et "refuge-dispersion"  
 "refuge-épiphanie" BV couleur, police italique  
 "refuge-dispersion" BV blanc ou éclairci, police gras droit



Dans un premier temps, nous allons considérer les taxons du Pliocène retenus dans les travaux moléculaires d'Horvath *et al.* (2008) et leur évolution au cours des variations climatiques du Plio-quadernaire. Dans un deuxième temps, nous reprenons les variations climatiques du Plio Quaternaire pour appréhender la mesure dans laquelle elles auraient pu influencer les aires de distribution actuelles des taxons modernes.

#### 5.5.2. La diversité taxinomique actuelle est la résultante des variations climatiques du plio-quadernaire

Les taxons étudiés par Horvath *et al.* (2008) permettent d'appréhender les relations phylogénétiques des familles mais également l'évolution de certaines espèces et sous-espèces récentes. Ces auteurs ont adopté une systématique 'ancienne' en considérant des sous-espèces de lémuriens contrairement aux tendances récentes qui ont élevé la plupart des anciennes sous-espèces au rang d'espèces et reconnaissent également ce que certains appellent les « espèces moléculaires ». Travaillant au niveau mondial, Horvath *et al.* (2008) prennent en compte 29 taxons dont 24 taxons malgaches (18 espèces et 6 sous-espèces) alors qu'il en existe actuellement 100 à Madagascar... Depuis 2008, *Eulemur fulvus rufus* a été scindé en deux taxons en distinguant : *E. fulvus rufus* et *E. f. rufifrons* (Groves 2012 *In litt.*). Le taxon considéré par Horvath *et al.* (2008) correspond actuellement à *E. fulvus rufifrons* en excluant la population du nord-ouest de l'aire précédemment reconnue.

Le dendrogramme des 24 taxons considérés est mis en parallèle avec les changements climatiques depuis le Crétacé sur la Figure 59. Les Lemuriformes malgaches constituent un groupe ancien qui montre une diversification initiale vers 66 Ma (74,7 – 54,9 Ma B.P.), aux alentours de la limite Mésozoïque – Cénozoïque ou du maximum thermique du passage Paléocène – Éocène (PETM, Figure 59).

Pour notre propos, du dendrogramme de la Figure 59, nous retenons les divergences relevées au cours du Plio-Quadernaire, à savoir au cours des 5 derniers millions d'années avec les 17 taxons illustrés dans la Figure 60 mis en parallèle avec les paléoclimats.

Pour ce type d'analyses, l'écart type est encore très élevé. Cela ne nous permet pas d'identifier très précisément les dates des divergences. Ainsi *Microcebus berthae* et *M. murinus* ont pu diverger aussi bien fin Miocène ou début du Pliocène.

##### 5.5.2.1. Les divergences de la fin du Miocène au début du Pliocène

Rappelons que les moussons indiennes n'auraient atteint la pointe septentrionale de Madagascar qu'au Miocène Supérieur, elles ont été alors responsables d'une forte pluviométrie et du développement des forêts humides sempervirentes sur le versant oriental et du Sambirano, avec les précipitations orographiques du Tsaratanana au nord-ouest (Wells 2007).

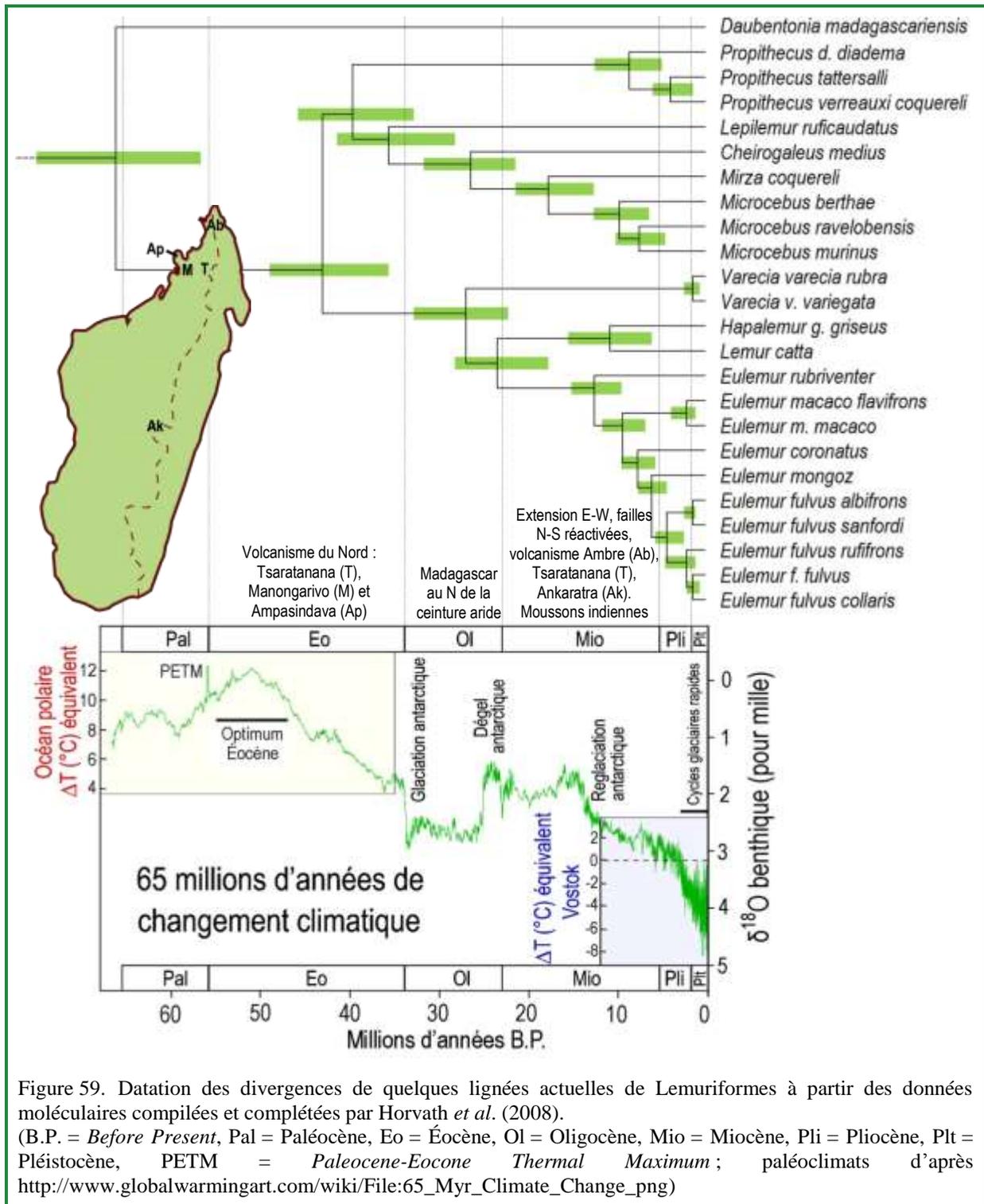
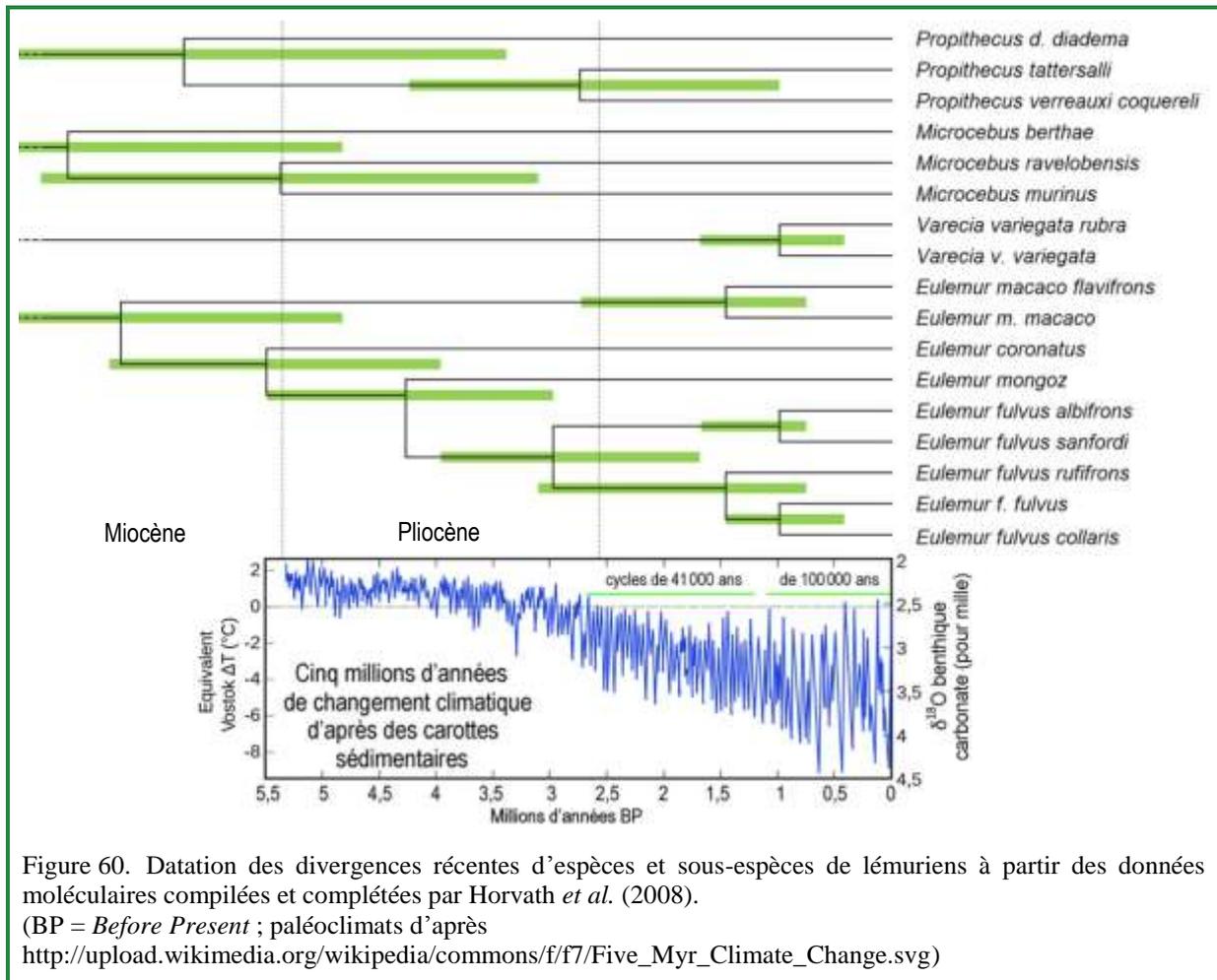


Figure 59. Datation des divergences de quelques lignées actuelles de Lemuriformes à partir des données moléculaires compilées et complétées par Horvath *et al.* (2008). (B.P. = *Before Present*, Pal = Paléocène, Eo = Éocène, Ol = Oligocène, Mio = Miocène, Pli = Pliocène, Plt = Pléistocène, PETM = *Paleocene-Eocene Thermal Maximum*; paléoclimats d'après [http://www.globalwarmingart.com/wiki/File:65\\_Myr\\_Climate\\_Change\\_png](http://www.globalwarmingart.com/wiki/File:65_Myr_Climate_Change_png))

*Les taxons du nord*

Il est intéressant de relever que les divergences du Miocène supérieur portent notamment sur les taxons qui sont actuellement endémiques de la région du Sambirano : à 6,77 Ma B.P. (8,51 – 5,21) pour *Eulemur macaco* ou de l'extrême nord de Madagascar à 5,44 Ma B.P. (6,84 – 4,17) pour *E. coronatus* (Figures 60, 61a,b).



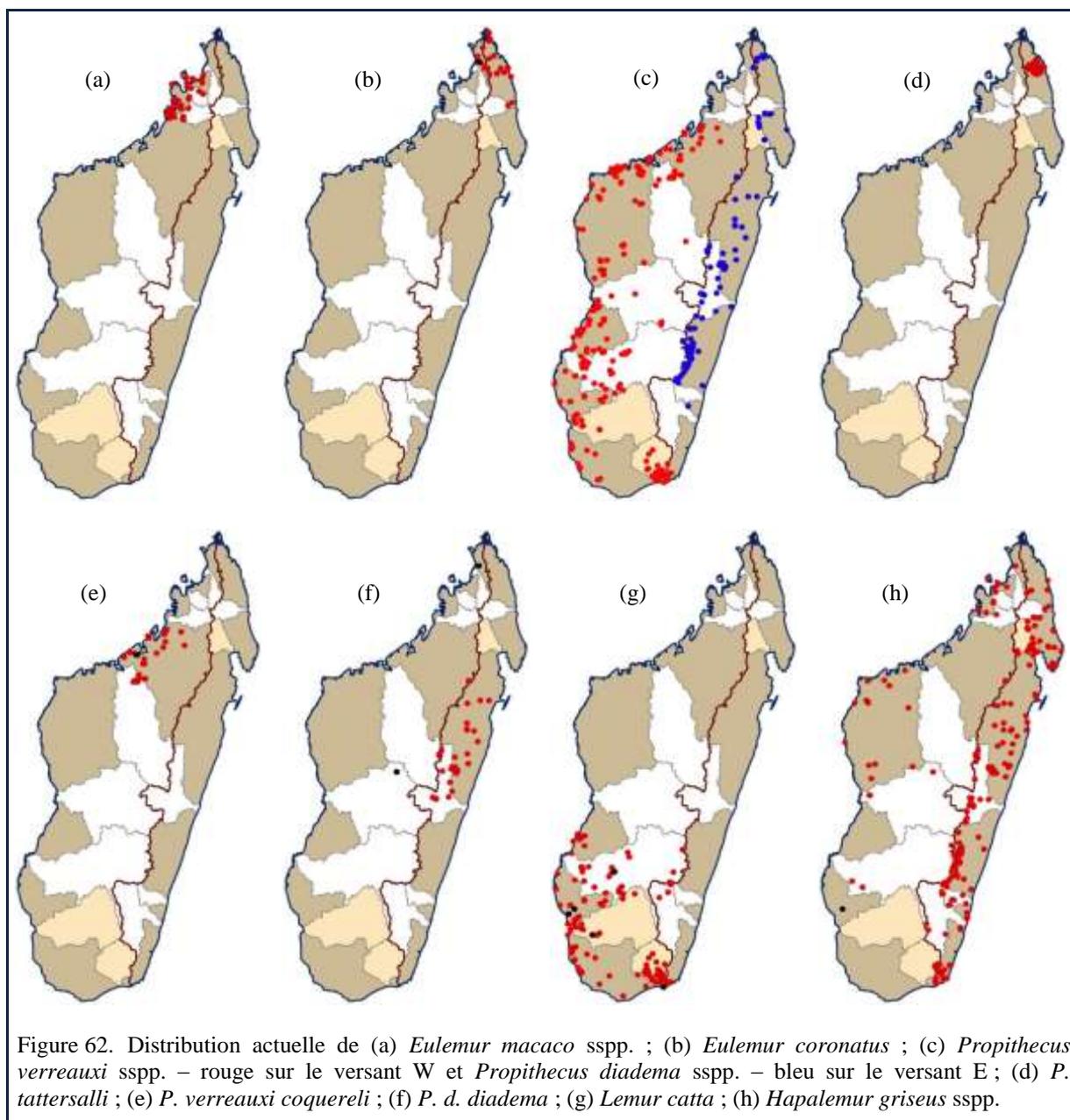
Dans le genre *Propithecus*, nous avons une divergence à 6,2 Ma B.P. (9,12 – 3,78) entre le groupe constitué de *P. verreauxi coquereli* et de *P. tattersalli*, et *P. d. diadema*. *P. tattersalli* est le dernier Propithèque décrit (Simons 1988, Figure 61) ; il appartient nettement au clade occidental des *Propithecus*, aussi bien par ses caractères morphologiques que moléculaires. Les controverses portant sur le rang d'espèces ou de sous-espèces des populations de lémuriens de Madagascar concernent également ces espèces, mais il y a consensus sur les affinités de *P. tattersalli* et *P. verreauxi coquereli*. Les taxons actuels du genre *Propithecus* sont scindés entre un clade occidental distribué dans les forêts épineuses et sèches du sud, de l'ouest et du nord, et un clade oriental principalement distribué dans les forêts humides du versant oriental (Figures 62c,d,e,f).

Une autre divergence relevée sur la Figure 60 qui pourrait remonter au Miocène supérieur est celle de *Lemur catta* et de *Hapalemur g. griseus* à 7,78 Ma B.P. (11,78 – 4,55). Le genre *Lemur* est monotypique pour une espèce qui est actuellement distribuée dans les forêts épineuses du sud, les forêts sèches du sud-ouest et des milieux ouverts humides sur les hautes terres méridionales (Figure 62g). La systématique et les études phylogénétiques des populations d'*Hapalemur* est en cours avec plusieurs espèces et sous-espèces qui ont été décrites ces dernières années à partir de quelques individus (Warter *et al.* 1987,



Figure 61. *Propithecus tattersalli* Simons 1988. (© Jean-Philippe Debleds)

Rabarivola *et al.* 2007). Ici nous avons représenté la distribution actuelle de tous les taxons du genre *Hapalemur*, qui pourraient représenter une 'super-espèce *griseus*' en excluant ainsi *Hapalemur aureus* et *Prolemur* (= *Hapalemur*) *simus* qui sont nettement distincts pour la comparer à la distribution actuelle de *Lemur catta* (Figures 62g,h).



### L'inflation taxinomique

En 1982, 36 espèces de lémuriens étaient reconnues pour Madagascar. Avec l'avènement des techniques moléculaires et un nombre grandissant de primatologues sur le terrain mais aussi dans les collections muséologiques, de nouveaux taxons ont été décrits et plusieurs sous-espèces élevées au rang d'espèces sans justification particulière. La diversité des lémuriens est incontestable et reconnue par tous les auteurs. Par contre certains d'entre eux comme Tattersall (2007) regrettent une inflation taxinomique car les espèces reconnues actuellement, à savoir plus de 100 espèces de lémuriens et des infra taxons, n'ont jamais été justifiées dans les règles traditionnelles et ne peuvent pas toujours être distinguées l'une de l'autre. Rappelons également que les dendrogrammes destinés à illustrer les liens phylogénétiques entre taxons n'ont jamais laissé la place aux hybrides. Or ceux-ci existent mais ont toujours été sous-estimés. La première explosion / inflation de taxons a concerné le genre *Microcebus* qui était représenté en 1982 par une espèce orientale *M. rufus* et une espèce

occidentale *M. murinus*. Le genre regroupe les plus petits lémuriens qui ne pèsent que quelques dizaines de grammes, au pelage terne, généralement roux-gris, et aux mœurs nocturnes. La diversité avait donc pu être occultée avant la vague de description qui a commencé en 1997 (Zimmermann *et al.* 1997) et qui nous a menés à 19 espèces de *Microcebus* fin 2011 (Radespiel *et al.* 2011).

Les descriptions des *Microcebus* (et d'autres lémuriens récents) ont été principalement basées sur des analyses génétiques portant sur l'ADN mitochondrial. Le génome mitochondrial (ADNmt) est distinct de l'ADN contenu dans le noyau. L'ADNmt des diverses espèces décrites est distinct, sachant cependant que le degré de différence pour distinguer une nouvelle espèce n'est pas défini. La transmission de l'ADNmt des primates se fait par la mère. La progéniture reçoit ainsi 100% de l'ADNmt de la mère, mais 50% de l'ADN du noyau de la mère et 50% de l'ADN du père. La sympatrie de plusieurs espèces de *Microcebus* est révélée dans quelques localités et concernent notamment *M. griseorufus*, *M. ravelobensis* et *M. berthae* (Figures 63, 64). Des hybrides existent dans ces localités, mais ceux-ci ne peuvent être révélés par l'analyse de l'ADNmt qui n'est transmis que par la mère (Gligor *et al.* 2009, Jörg Ganzhorn 2012 *In litt.*).



Figure 63. *Microcebus berthae* Rasoloarison, Goodman & Ganzhorn 2000. Le plus petit primate du monde qui ne pèse que 30 g.

#### *Divergence des Microcebus au Miocène supérieur – Pliocène inférieur*

Les analyses effectuées par Horvath *et al.* (2008) ont été principalement basées sur l'ADN du noyau et dans une moindre mesure sur l'ADNmt. Ces auteurs relèvent d'ailleurs que, dans certains cas, l'inclusion de l'ADNmt entravait la résolution de l'arbre phylogénétique. Sur les 19 espèces de *Microcebus* décrites, ces auteurs n'ont traité que trois espèces occidentales, *Microcebus murinus* à large répartition (Figure 64a), *M. berthae*, endémique du Menabe (Figure 64c), et *M. ravelobensis* distribué sur le BV inférieur de la Betsiboka et dans la région de la Sofia (Figure 64b).

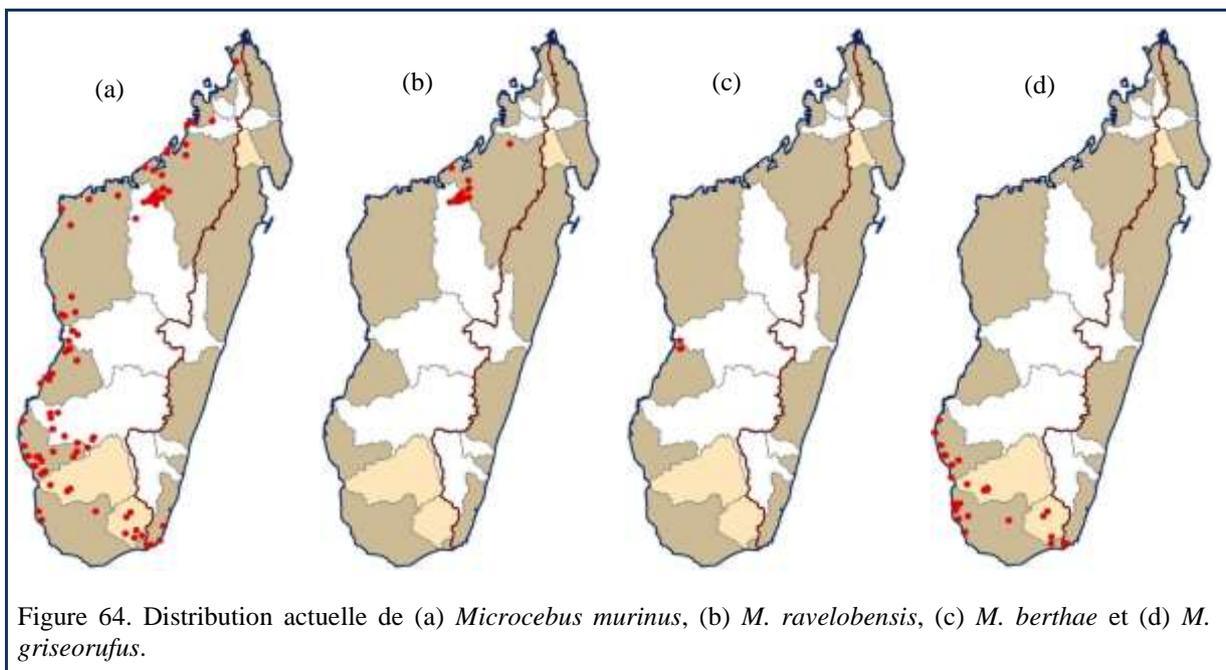


Figure 64. Distribution actuelle de (a) *Microcebus murinus*, (b) *M. ravelobensis*, (c) *M. berthae* et (d) *M. griseorufus*.

Les divergences des espèces de *Microcebus* sont anciennes, estimées à 6,96 Ma B.P. (9,17 – 4,83) pour *M. berthae* et à 5,35 Ma B.P. (7,32 – 3,48) entre *M. ravelobensis* et *M. murinus* (Horvath *et al.* 2008, Figure 60).

Les divergences estimées par Horvath *et al.* (2008) au Miocène supérieur – Pliocène inférieur de quelques lignées de Lemuriformes semblent concerner des séparations Est – Ouest et l'isolement de populations au nord. Ces événements pourraient être contemporains de l'installation du régime de mousson à Madagascar et de la forêt humide sempervirente sur le versant oriental et le Sambirano, avec les précipitations orographiques du Tsaratanana. Le volcanisme du nord et du centre pourrait avoir influencé les divergences du Miocène (Figure 59).

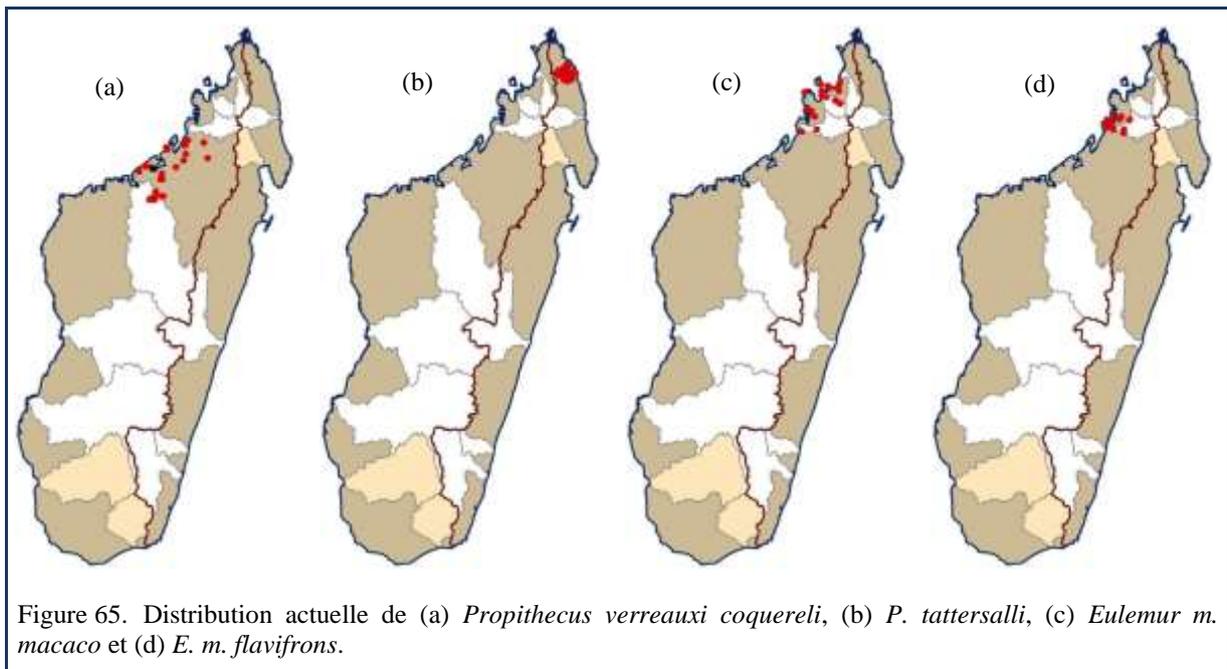
#### 5.5.2.2. Les espèces/sous-espèces du Plio-Quaternaire

Les divergences estimées par Horvath *et al.* (2008) sur cette période ne concernent que deux familles de lémurien :

- les Indriidae avec une divergence entre *Propithecus tattersalli* et *Propithecus verreauxi coquereli* à 2,74 Ma B.P. (4,27 – 1,45) ;
- les Lemuridae avec des divergences sur des sous-espèces de *Varecia variegata*, d'*Eulemur fulvus* et une divergence entre la branche d'*Eulemur mongoz* et les *Eulemur fulvus* sspp. (Figure 60)

*Propithecus tattersalli* et *P. verreauxi coquereli*

Horvath *et al.* (2008) ont estimé la divergence entre ces deux propitèques à 2,74 Ma B.P. (4,27 – 1,45) (Figure 60). *Propithecus tattersalli* est le dernier taxon décrit dans ce genre et son parent le plus proche est *P. verreauxi coquereli* actuellement distribué dans les forêts sèches de la région Sofia (Figure 65a). *P. tattersalli* est endémique des forêts sèches du nord-est. Aucun taxon du genre *Propithecus* n'est actuellement connu de la zone du versant occidental entre ces deux populations (Figures 62c,d, 65b).



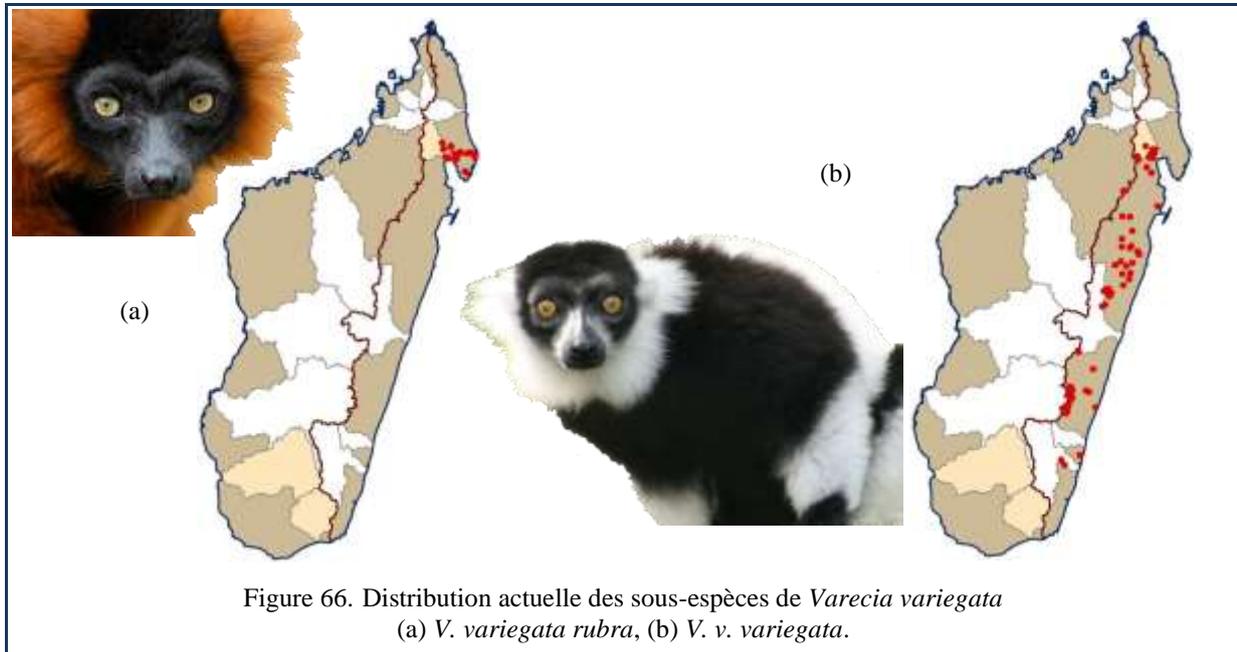
#### Les sous-espèces d'*Eulemur macaco*

La divergence entre les deux sous-espèces de ce lémurien du Sambirano a été estimée à 1,65 Ma (2,73 – 0,75) par Horvath *et al.* (2008). Des hybrides entre ces deux taxons sont rencontrés dans la partie méridionale de leur aire de distribution. *Eulemur m. macaco* est actuellement distribué sur le refuge-endémisme d'Ankify en débordant sur le sud de ce centre (Figure 65c) et *E. m. flavifrons* est actuellement distribué sur le refuge-endémisme d'Amipasindava (Figure 65d).

#### Les sous-espèces de *Varecia variegata*

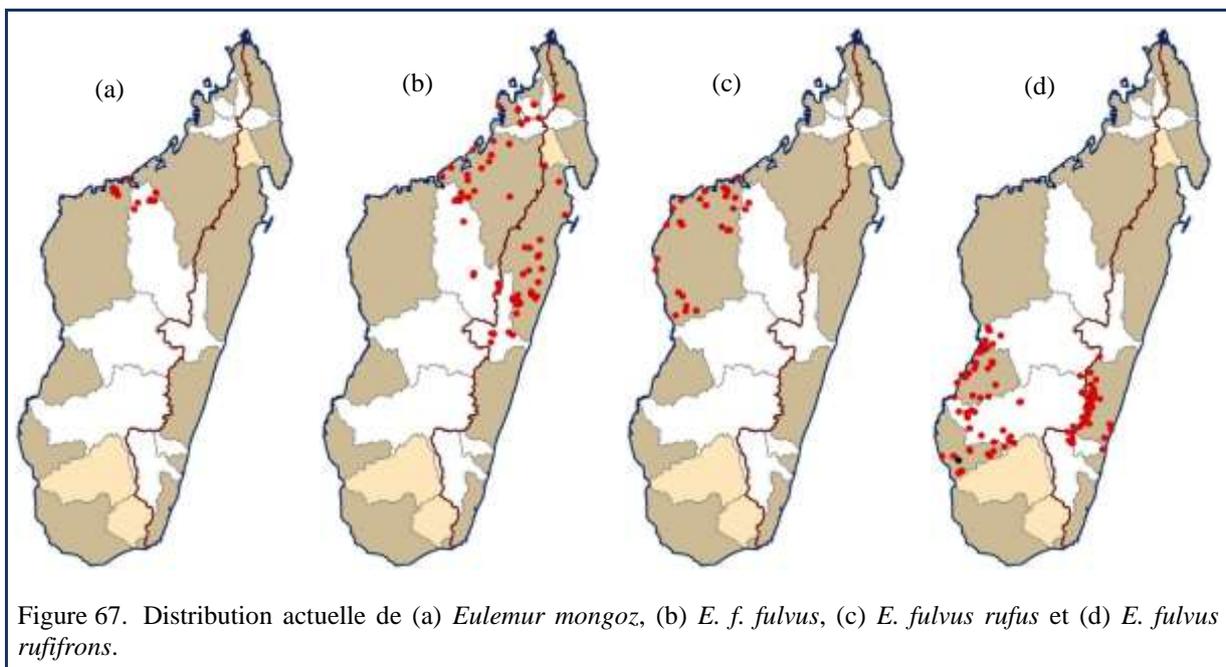
*Varecia variegata* n'est actuellement rencontré que dans les forêts humides du versant oriental. Les deux sous-espèces décrites ont un code de couleur différent et sont parfois reconnues au rang d'espèces à part entière dans la mesure où les hybrides entre les deux populations sont rares (Vasey & Tattersall 2002). La rivière

Antainambalana a été proposée comme barrière de dispersion entre ces deux taxons mais les données de distribution contredisent cette thèse (Figure 66). Si on attribue un rôle de refuge à cette rivière qui prend sa source à près de 2000 m d'altitude, les deux populations de *V. variegata* auraient pu être séparées lors d'une ou plusieurs phase(s) sèche(s) passée(s). D'après Horvath *et al.* (2008, Figure 60), les populations auraient divergé il y a 0,97 Ma (1,66 – 0,42).



*Eulemur mongoz* et *E. fulvus* spp.

Horvath *et al.* (2008) estiment une divergence Pliocène entre *Eulemur mongoz* et *E. fulvus* spp. à 5,44 Ma B.P. (6,84 – 4,17) (Figure 60). La distribution actuelle d'*E. mongoz* est concentrée sur le BV inférieur de la Betsiboka (Figure 67a). *E. mongoz* est sympatrique avec *E. fulvus* sur son aire de distribution qui chevauche celles de deux populations distinctes de cette espèce (Figures 67a,b,c).



*Eulemur fulvus rufus* a été récemment scindé en deux populations par Groves (2012 *In litt.*) qui distingue *E. fulvus rufus* dans le centre d'endémisme du Melaky (Figure 67c) et *E. fulvus rufifrons* pour la population

distribuée du BV de la Tsiribihina jusqu'au BV de l'Onilahy sur le versant occidental et les BV de la Manampatrana ainsi que le centre d'endémisme Tanala sur le versant oriental (Figure 67d). Groves justifie reconnaît à élevé chacun de ces taxons au rang d'espèces *E. rufus* et *E. rufifrons*. Pour notre propos, nous conservons la cohérence du système plus traditionnel suivi par Horvath *et al.* (2008) en attribuant des rangs de sous-espèces à ces deux taxons.

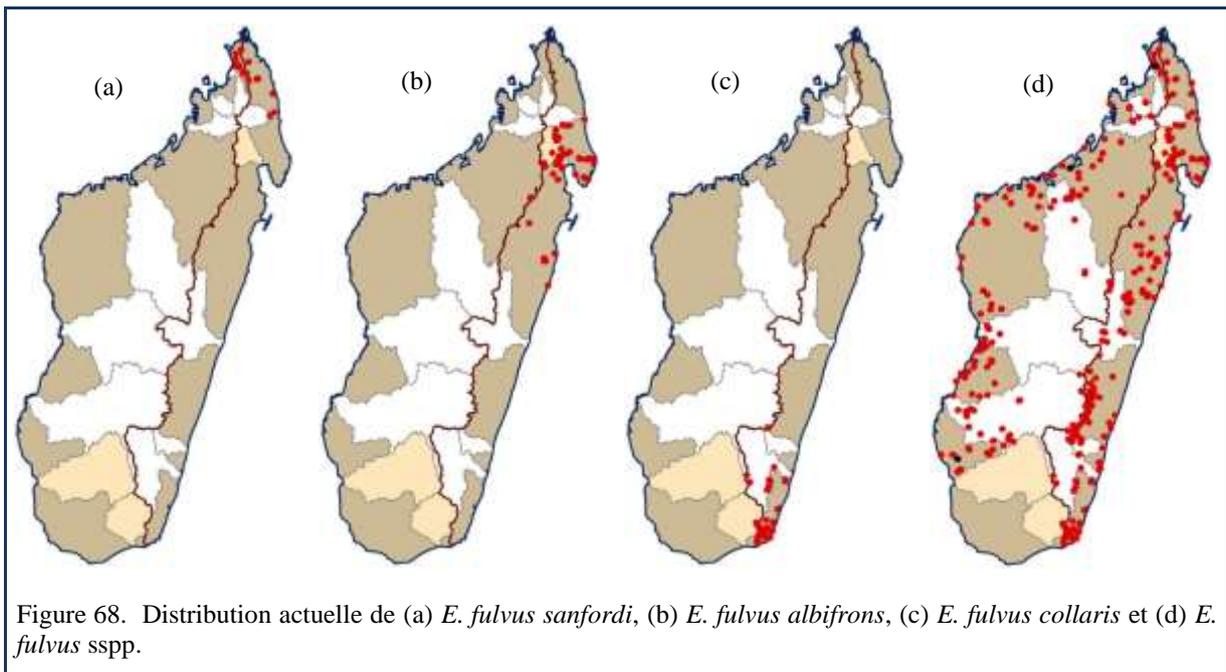
Les distributions actuelles des populations d'*Eulemur mongoz* et *E. fulvus* ssp. dans la partie nord-ouest de Madagascar, du BV de la Tsiribihina jusqu'au BC de la Maevarano, montrent *E. mongoz* localisé dans un BV refuge et deux populations localisés dans les centres d'endémisme adjacents. Le dendrogramme de la Figure 60 indique que la divergence des deux populations des centres d'endémisme ne serait pas contemporaine mais consécutive de celle de la divergence d'*Eulemur mongoz* et d'*Eulemur fulvus*.

Dans les analyses réalisées par Horvath *et al.* (2008), lorsque les branches du dendrogramme résultant sont courtes, en traduisant ainsi une durée évolutive courte, la précision du nœud considéré baisse sensiblement. Cette baisse de précision affecte donc plus particulièrement les filiations au niveau des taxons inférieurs : espèces, sous-espèces et populations (Hudson 1992).

Dans les limites de ces réserves relatives à la précision des filiations des sous-espèces d'*Eulemur fulvus*, en considérant les distributions actuelles de ces taxons (Figures 67, 68), il apparaît :

- une branche septentrionale (*E. fulvus albifrons* & *E. fulvus sanfordi*)
- une branche méridionale (*E. fulvus rufifrons*, *E. fulvus collaris*)

*Eulemur f. fulvus* serait affine avec *E. fulvus collaris* alors que ce dernier taxon est certainement le plus éloigné géographiquement. Sur les limites de son aire de répartition, *E. f. fulvus* est connu pour s'hybrider avec *E. f. albifrons* (spécimens NOE 4D).



Trois des sous-espèces d'*Eulemur fulvus* considérées par Horvath *et al.* (2008) ont une distribution actuelle nettement circonscrite dans des centres d'endémisme alors que deux sous-espèces ont des distributions actuelles englobant les deux versants opposés.

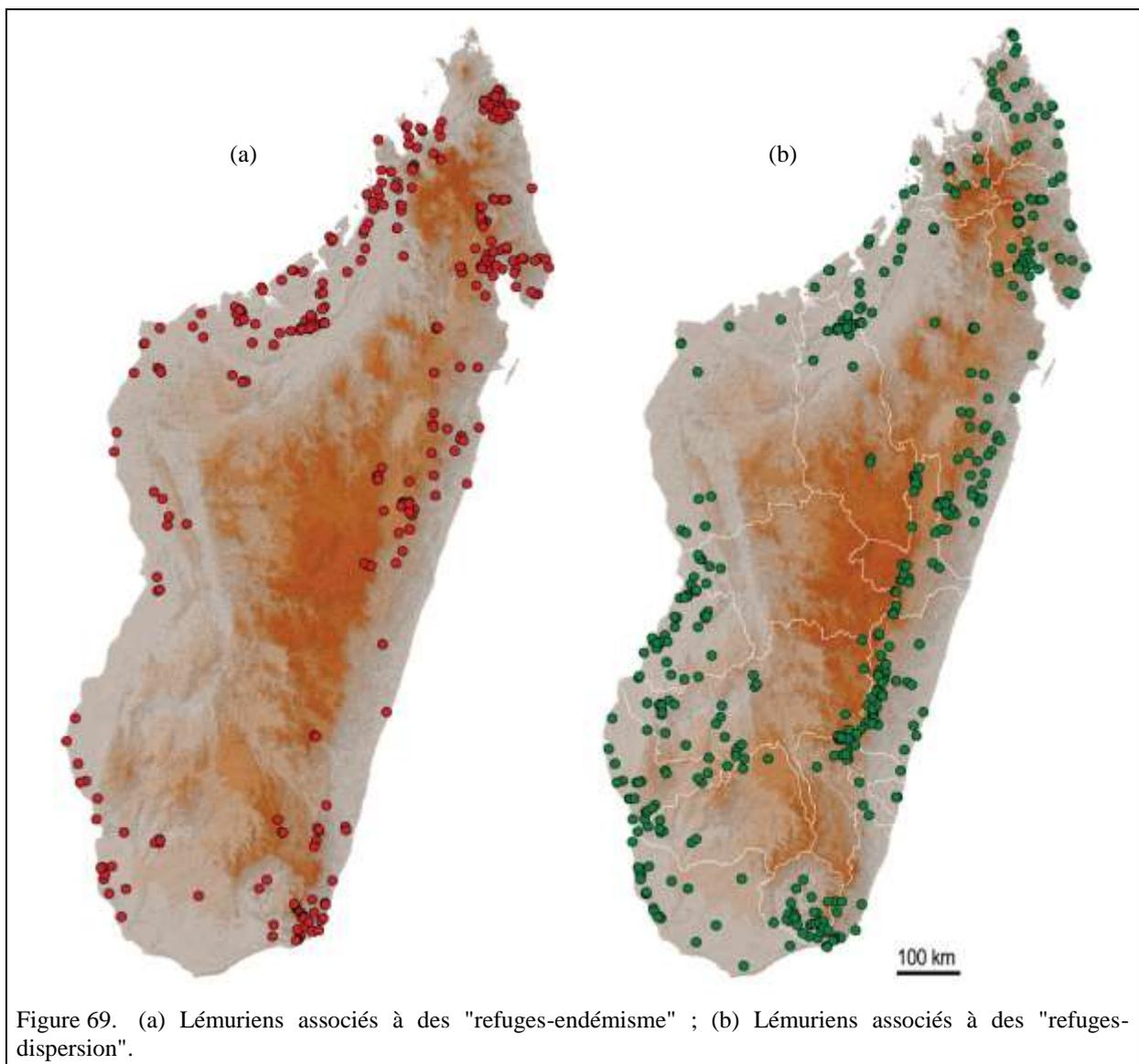
Les analyses moléculaires et le dendrogramme résultant ne permet pas d'éclaircir l'histoire récente de ces deux populations d'*Eulemur fulvus*. Que les populations d'*Eulemur fulvus rufus* soient scindées ou non, à savoir que nous suivons l'ancienne phylogénie ou celle proposée par Groves (2012) ne modifie pas nos conclusions.

### 5.5.3. Taxons étudiés par type de refuge

Après avoir proposé un cadre géomorphologique pour l'évolution des taxons, il est nécessaire de vérifier l'adaptation des lémuriens à ce schéma.

#### 5.5.3.1. Répartition spatiale des lémuriens

Sur l'échantillonnage considéré, il apparait nettement que les espèces associées aux refuges-dispersion ont une large distribution qui couvre également les hautes terres (Figure 69). Les espèces associées aux refuges-endémisme sont confinées à une ceinture côtière, plus particulièrement dans la région méridionale qui est la plus aride. La partie septentrionale de l'île est atypique par rapport à ce schéma de distribution dichotomique. Sur cette portion de l'île qui est la plus étroite et la plus accidentée, il est vraisemblable que les événements récents occultent les schémas partout ailleurs apparents. Ces événements récents concernent aussi bien le régime des moussons qui s'y est mis en place il n'y a que quelques millions d'années que le volcanisme du Quaternaire qui était étendu sur une partie importante de cette région.



### 5.5.3.2. Les lémuriens des 'refuges endémisme'

Les taxons qui ont une distribution actuelle typiquement influencée par un 'refuge endémisme' sont les suivants :

- *Eulemur m. macaco* (Figure 65c) et *E. m. flavifrons* (Figure 65d). La distribution de l'espèce *E. macaco* (Figure 62a) est limitée à la région du Sambirano. Les deux sous-espèces décrites sont facilement identifiées ; la sous-espèce nominative est principalement distribuée entre les BV du Sambirano et de la Mahavavy du Nord alors que la sous-espèce aux yeux bleus *flavifrons* est principalement distribuée plus au sud entre les BV du Sambirano et de la Maevarano. Il existe de nombreux hybrides entre ces deux populations (Meyers *et al.* 1989, spécimens dans NOE 4D).

- *Propithecus tattersalli*, Figure 66b

- *P. d. diadema*, Figure 62f

- *P. verreauxi coquereli*, Figure 66a

- *Microcebus berthae*, Figure 65c

- *M. griseorufus*, Figure 65d

- *Varecia variegata rubra*, Figure 66a

- *Eulemur fulvus rufus*, Figure 67c

- *E. f. albifrons*, Figure 68b

- *E. f. collaris*, Figure 68c

- *Microcebus ravelobensis*, Figure 65b. Il a une aire de répartition étroite sur la basse Betsiboka et le centre d'endémisme de la Sofia. Il est sympatrique avec *M. murinus* sur l'ensemble de son aire de distribution.

- *Eulemur mongoz*, Figure 67a. Ce lémurien est sympatrique avec *E. fulvus rufus* (Figure 67c) mais localisé sur la basse Betsiboka et dans une faible portion du centre d'endémisme du Melaky.

### 5.5.3.3. Les lémuriens des 'refuges dispersion'

Les taxons qui ont une distribution actuelle typiquement influencée par un 'refuge dispersion' sont ceux qui ont une large distribution en incluant également les grands BV. Les candidats sont :

- *Microcebus murinus*, Figure 64a

- *Eulemur fulvus sanfordi*, Figure 68a

- *Eulemur coronatus*, Figure 62b

Ces deux derniers lémuriens sont rencontrés dans l'extrême nord, aussi bien sur le versant oriental qu'occidental. Ils sont rencontrés dans les forêts humides de la Montagne d'Ambre et les forêts sub-humides des karsts de l'Ankarana. *Eulemur coronatus* est également rencontré dans les forêts sèches de la région.

- *Hapalemur griseus*, Figure 62g. Plusieurs infra taxons d'*Hapalemur griseus* ont été décrits au cours des dernières années mais les populations ne sont toujours pas clairement définies. Il est fort probable que l'espèce présente des infra taxons à large répartition et des taxons localisés comme semblent le montrer les dernières descriptions (Rabarivola *et al.* 2007).

- *Lemur catta*, Figure 62h

- *Varecia v. variegata*, Figure 66b. Certains auteurs considèrent plusieurs autres infra taxons de *Varecia variegata* avec le même code de couleur mais du noir et du blanc en proportions variables. Les populations respectives ne sont pas clairement définies.

- *Eulemur f. fulvus* Figure 67b

- *Eulemur fulvus rufifrons*, Figure 67d

### 5.6. Une nouvelle voie de recherche ?

Nous nous félicitons d'avoir été à l'origine des travaux de trois doctorats qui ont procédé à des analyses critiques du schéma initial des BV. En l'appliquant respectivement à un groupe de lémurien (Groeneveld *et al.* 2008), d'amphibiens (Wollenberg *et al.* 2008) et de reptiles (Pearson & Raxworthy 2009). Le schéma a également été considéré dans une analyse de la capacité du réseau des parcs et des réserves à protéger les micro-mammifères forestiers de l'île (Muldoon & Goodman 2010).

Les trois doctorats cités ci-dessus étaient notamment fondés sur des travaux moléculaires pour résoudre la phylogénie des groupes taxinomiques retenus, ainsi que sur des analyses spatiales de la distribution des taxons.

#### 5.6.1. Les lémurien du genre *Cheirogaleus*

Groeneveld *et al.* (2008) ont traité 48 individus dans une étude phylogénétique en procédant à des analyses moléculaires. Cette analyse constituait l'un des chapitre d'un travail de doctorat mis sous la forme d'articles publiés, sous presse ou à soumettre. Ce chapitre devait être soumis à Journal of Biogeography en 2008 mais ne sera finalement jamais publié (Peter Kappeler<sup>22</sup> 2012, *In litt*).

Ce travail inachevé et inédit portait sur 48 individus provenant de 14 localités distribuées sur l'ensemble du territoire. L'auteur n'a retenu que trois des espèces décrites dans ce genre en mettant quatre espèces en synonymie. En considérant cette nouvelle circonscription taxinomique et l'arbre phylogénétique dérivé, ces auteurs n'ont trouvé aucune correspondance entre la distribution actuelle des espèces du genre *Cheirogaleus* et le schéma des BV. Sous cette forme, ce travail est peu utilisable.

#### 5.6.2. Les amphibiens

Wollenberg *et al.* (2008) ont réalisé un échantillonnage de 69 individus appartenant à 22 espèces de Microhylidae dans des analyses spatiales et phylogénétiques. Ils ont pu montrer que le conservatisme des niches était extrêmement présent mais leurs analyses spatiales n'a pas permis de reconnaître le schéma des BV, en mettant par contre l'accent sur les montagnes des hautes terres de Madagascar. Ces auteurs n'ont pas abordé les refuges, ni une possible distribution historique des taxons mais ont recherché des mécanismes de spéciation pour expliquer la richesse des batracien de Madagascar. Les résultats publiés sont cependant assez robustes d'autant que l'échantillonnage était pour le moins réduit. Par contre l'analyse spatiale a été réalisée sur des grilles de grandes tailles de 82\*63 km<sup>2</sup>. Les auteurs justifient cette superficie de plus de 5000 km<sup>2</sup> pour chaque grille par rapport à la taille de l'échantillonnage et une assertion de deux auteurs : *roughly matches ... the scale on which ecological parameters seem to vary (M. Vences and F. Glaw, pers. obs.)*. Les paramètres écologiques peuvent effectivement être considérés à des petites échelles mais cela ne va guère dans le sens des conclusions de ces auteurs qui considèrent les altitudes. Car les altitudes varient considérablement sur des pixels de cette surface.

#### 5.6.3. Les reptiles

Pearson et Raxworthy (2009) ont travaillé sur trois groupes de reptiles avec 15 espèces dans le genre *Phelsuma*, sept espèces dans le genre *Uroplatus* et trois caméléons dans le genre *Furcifer*. Ils ont complété leur échantillonnage avec certaines données publiées dans le matériel supplémentaire de Wilmé *et al.* (2006) sur les lémurien. Ces auteurs ont employé le logiciel Maxent (Phillips *et al.* 2006) pour modéliser les conditions environnementales avec un gradient climatique, identifier un schéma de répartition des espèces considérées et vérifier le schéma initial des BV. Ils ont trouvé que les distributions actuelles des taxons considérés étaient conformes aux hypothèses élaborées dans le scénario des BV ainsi que celui du gradient climatique. Ils invoquent ainsi deux mécanismes de spéciation et d'endémisme (adaptation au climat et à l'altitude).

Il est intéressant ici de revenir sur l'échantillonnage. Ces auteurs ont retenu 16 des taxons de lémurien avec un nombre total de 597 documents. Les reptiles quant à eux étaient représentés par 25 taxons et 336 documents, sachant que 65 documents concernaient une seule espèce de caméléon. Pearson *et al.* (2007) avaient préalablement publié la robustesse des analyses de Maxent, y compris avec un échantillonnage modeste. Ces auteurs montraient alors qu'ils obtenaient d'assez bons résultats pour inférer la répartition actuelle d'un taxon avec cinq documents, à condition toutefois que ces cinq documents ne soient pas répétitifs. Dans l'échantillonnage retenu dans l'analyse des reptiles, Pearson et Raxworthy (2009) ont considéré trois espèces représentées par quatre documents et une espèce représentée par trois documents.

---

<sup>22</sup> Le professeur P. Kappeler du DPZ (Deutsches Primatenzentrum), Göttingen.

#### 5.6.4. L'application du schéma des BV à la protection des micromammifères

Muldoon & Goodman (2010) ont considéré les écorégions retenues par le World Wide Fund for Nature (WWF) à Madagascar pour mettre en œuvre son programme de conservation de la nature. Ils utilisent cette classification à titre de proxy pour définir les facteurs environnementaux de Madagascar. Il est regrettable que ces auteurs oublient de mentionner que les écorégions du WWF (Burgess *et al.* 2004) ne sont en fait qu'une extrême simplification des bioclimats de Cornet (1972) et de la carte phytogéographique d'Humbert (1965). Une analyse détaillée est proposée sur cet environnement qui montre principalement que les micro-mammifères n'ont pas une distribution aléatoire à Madagascar.

#### Conclusion

Ces premiers travaux sont peu convaincants pour plusieurs raisons i) ils sont disparates et reposent sur un échantillonnage modeste. Il est d'ailleurs surprenant que Pearson et Raxworthy (2009) ne tiennent pas compte de la différence de taille de l'échantillonnage dans leurs travaux ; ii) ils font une erreur d'échelle en confondant les besoins en eau d'un animal avec le bilan en eau d'une rivière.

Ces travaux sont cependant intéressants car ils soulignent d'autres caractéristiques du peuplement endémique de Madagascar, et plus particulièrement les montagnes des hautes terres.

Nous comptons poursuivre le travail réalisé lors du schéma initial (Figure 42) et amélioré à l'occasion de la rédaction de ce rapport. Les prolongements porteront sur :

- i) une meilleure caractérisation des milieux de vie,
- ii) la typologie des refuges,
- iii) les migrations,
- iv) il n'est pas exclu de modéliser dans le futur la répartition spatiale de certains taxons ainsi que leurs migrations.

## 6. Conclusion

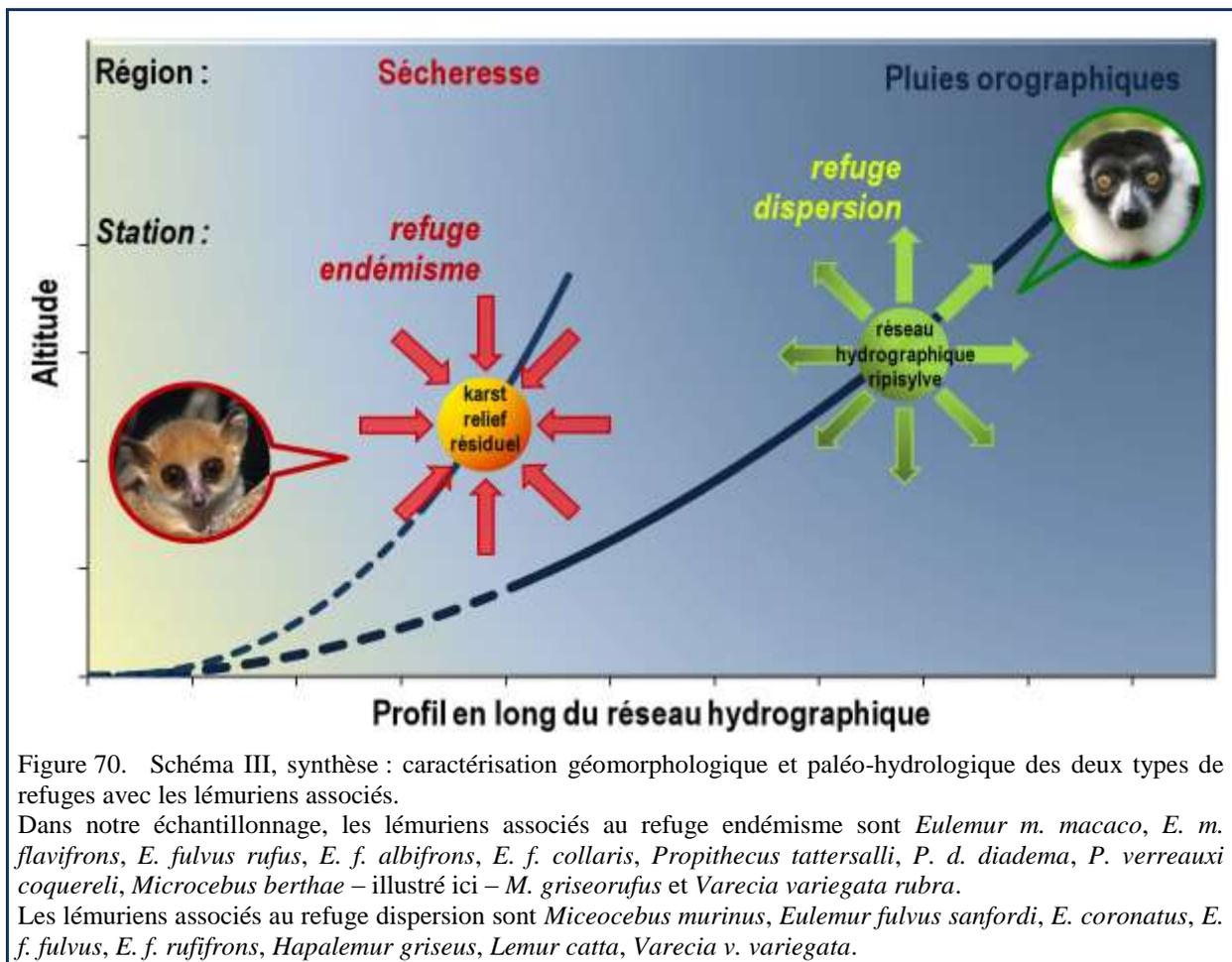
Pertinence du groupe taxinomique. Hormis les Chiroptères, certains lépidoptères procédant à des migrations et quelques autres invertébrés, les lémuriens et les oiseaux sont certainement les animaux les plus mobiles de Madagascar. Si les poissons ou d'autres espèces de la faune et de la flore lotiques auraient vraisemblablement été les groupes privilégiés pour révéler la chorologie présentée ici, l'état actuel des connaissances portant sur ces groupes requiert toujours de nombreux travaux de découvertes et de description qui sont par ailleurs entravés par la destruction des milieux naturels.

Importance de l'échantillonnage. Lorsqu'on considère que la richesse de la flore de Madagascar égale celle de l'Afrique Centrale, on comprend que les schémas biogéographiques anciens ont été élaborés par les botanistes. L'échantillonnage actuel est cependant loin d'être représentatif car les systématiciens estiment que plus de la moitié de la flore doit encore être traitée pour Madagascar, travaux qui devront précéder les analyses chorologiques ou biogéographiques.

Qualité, quantité et diversité des informations sont nécessaires pour élaborer des scénarios biogéographiques afin d'essayer de comprendre tout ou partie de l'histoire évolutive de la vie et plus particulièrement lorsque les artefacts font défaut.

Pour bien comprendre l'écologie, la biogéographie et l'évolution des biotes modernes, il nous faut connaître ce qui s'est passé au cours du Pléistocène qui a encore bien des secrets à révéler dans les zones tropicales, secrets qui sont menacés de disparaître ....

Lorsque ce travail a débuté notre schéma général était celui de Wilmé *et al.* (2006) synthétisé Figure 42, avoir replacé le cadre géographique, paléogéographique, l'échelle commune aux lémuriens et aux bilans hydriques, cela nous a permis d'enrichir le schéma initial et de comprendre la complexité de l'évolution parallèle du paysage et des taxons au cours du temps (Figure 70).



## 7. Références

- Abram, N. J., Gagan, M. K., Liu, Z., Hantoro, W. S., McCulloch, M. T. & Suwargadi, B. W. 2007. Seasonal characteristics of the Indian Ocean Dipole during the Holocene epoch. *Nature* 445: 299–302. doi:10.1038/nature05477
- Ali, J. R. & Huber, M. 2010. Mammalian biodiversity on Madagascar controlled by ocean currents. *Nature* 463: 653–656. doi:10.1038/nature08706
- Andriaholinirina, N., Rabarivola, C., Zaramody, A., Roos, C., Zinner, D., Fausser, J.-L., Hauwy, M. & Rumpler, Y. 2006. Cytogenetic and molecular characterization of the newly described sportive lemur *Lepilemur jamesi* (Louis *et al.*, 2006). *Primate Report* 74: 25–33.
- Andriantompohavana, R., Zaonarivelo, J. R., Engberg, S. E., Randriamampionona, R., McGuire, S. M., Shore, G. D., Rakotonomenjanahary, R., Brenneman, R. A., & Louis, E. E. 2006. Mouse lemurs of northwestern Madagascar with a description of a new species at Lokobe Special Reserve. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 259: 1–23.
- Andriantompohavana, R., Lei, R., Zaonarivelo, J. R., Engberg, S. E., Nalanirina, G., McGuire, S. M., Shore, G. D., Andrianasolo, J., Herrington, K., Brenneman, R. A. & Louis Jr., E. E. 2007. Molecular phylogeny and taxonomic revision of the woolly lemurs, genus *Avahi* (Primates: Lemuriformes). *Special Publications of the Museum of Texas Tech University* 51: 1–59.
- Assi-Kaudjhis, C., Bruno Zéli Digbehi, B. Z., Roche, E. & Lezine, A.-M. 2010. Synthèse sur l'évolution des paléoenvironnements de l'Afrique occidentale atlantique depuis la fin de la dernière période glaciaire. Influences climatiques et anthropiques. *Geo-Eco-Trop* 34: 1–28.
- Bardintzeff, J.-M., Liégeois, J.-P., Bonin, B., Bellon, H. & Rasamimanana, G. 2010. Madagascar volcanic provinces linked to the Gondwana break-up: Geochemical and isotopic evidences for contrasting mantle sources. *Geoforum* 18(2–3): 295–314. doi:10.1016/j.gr.2009.11.010
- Battistini, R. 1959. Le problème de la déviation naturelle des eaux de la Mahajamba vers le Kamoro. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar, Série D, Sciences de la Terre* 9: 239–262.
- Battistini, R. 1964. L'extrême Sud de Madagascar. Étude Géomorphologique. Thèse de doctorat Université de Madagascar 2 vol., 636 p.
- Battistini, R. 1984. Mise au point sur la terminologie du Quaternaire malgache. *Madagascar, Revue de Géographie* 45: 9–25.
- Bennett, K. D. & Provan, J. 2008. What do we mean by 'refugia'? *Quaternary Science Reviews* 27: 2449–2455. doi:10.1016/j.quascirev.2008.08.019
- Besairie, H. 1964. Carte géologique de Madagascar au 1/1.000.000, trois feuilles en couleur. Service géologique, Antananarivo.
- Besairie, H. & Collignon, M. 1971. Géologie de Madagascar. I. Les terrains sédimentaires. Nouvelle carte géologique au 1/500 000e. *Annales Géologiques de Madagascar, Tananarive* 35: 1–463.
- Blackey, R. 2011. <http://cpgeosystems.com/index.html>
- Blunier, T., Chappellaz, J., Schwander, J., Dällenbach, A., Stauffer, B., Stocker, T. F., Raynaud, D., Jouzel, J., Clausen, H. B., Hammer, C. U. & Johnsen, S. J. 1998. Asynchrony of Antarctic and Greenland climate change during the last glacial period. *Nature* 394: 739–743. doi:10.1038/29447
- Bockheim, J. G., Gennadiyev, A. N., Hammer, R. D. & Tandarich, J. P. 2005. Historical development of key concepts in pedology. *Geoderma* 124(1–2): 23–36. doi:10.1016/j.geoderma.2004.03.004
- Bourgeat F. 1972. Contribution à l'étude des sols sur socle ancien à Madagascar. Types de différenciation et interprétation chronologique au cours du Quaternaire. Thèse d'État, Mémoire ORSTOM N°57, 388 p.
- Boyce, C. K., Brodribb, T. J., Feild, T. S. & Zwieniecki, M. A. 2009. Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. *Proceedings of the Royal Society B* 276: 1771–1776. doi: 10.1098/rspb.2008.1919
- Boyce, C. K., Lee, J.-E., Feild, T. S., Brodribb, T. J. & Zwieniecki, M. A. 2010. Angiosperms helped put the rain in the rainforests: The impact of plant physiological evolution on tropical biodiversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 97: 527–540. doi:10.3417/2009143

- Burgess, N. D., D'Amico Hales, J., Underwood, E. C., Dinerstein, E., Olson, D., Itoua, I., Schipper, J., Ricketts, T. H. & Newman, K. 2004. Terrestrial ecoregions of Africa and Madagascar: A conservation assessment. Island press, Washington D.C.
- Burney, D. A. 1996. Climate change and fire ecology as factors in the Quaternary biogeography of Madagascar. pp. 49–58 *In* W. R. Lourenço (Ed.). *Biogéographie de Madagascar*. Éditions de l'ORSTOM, Paris.
- Burney, D. A. 2007. Écosystèmes préhistoriques. Pp. 57–65, 89–94 *In* S.M. Goodman, Ed. *Paysages Naturels et Biodiversité de Madagascar*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Burney, D. A., Pigott Burney, L., Godfrey, L. R., Jungers, W. L., Goodman, S. M., Wright, H. T. & Timothy Jull, A. J. 2004. A chronology for late prehistoric Madagascar. *Journal of Human Evolution* 47: 25–63. doi:10.1016/j.jhevol.2004.05.005
- Carleton, M. D. & Goodman, S. M. 1998. New taxa of Nesomyine rodents (Muroidea: Muridae) from Madagascar's northern highlands, with taxonomic comments on previously described forms. Pp. 163–200 *In* S. M. Goodman (Ed.). *A floral and faunal inventory of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar: with reference to elevational variation*. *Fieldiana: Zoology*, new series 90.
- Carleton, M. D. & Goodman, S. M. 2007. A new species of the *Eliurus majori* complex (Rodentia: Muroidea: Nesomyidae) from south-central Madagascar, with remarks on emergent species groupings in the genus *Eliurus*. *American Museum Novitates* 3547: 1–21.
- Carleton, M. D., Goodman, S. M. & Rakotondravony, D. 2001. A new species of tufted-tailed rat, genus *Eliurus* (Muridae: Nesomyinae), from western Madagascar, with notes on the distribution of *E. myoxinus*. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 114(4): 972–987.
- Chaperon, P., Danloux, J. & Ferry, L. 1993. *Fleuves et Rivières de Madagascar*. Éditions de l'ORSTOM, Paris.
- Chiappe, L. M. & Dyke, G. J. 2002. The Mesozoic radiation of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 91–124. doi:10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150517
- Cibois, A., Slikas, B., Schulenberg, T. S. & Pasquet, E. 2001. An endemic radiation of Malagasy songbirds is revealed by mitochondrial DNA sequence data. *Evolution* 55(6): 1198–1206. doi:10.1111/j.0014-3820.2001.tb00639.x
- Connor, E. F. 1986. The role of Pleistocene forest refugia in the evolution and biogeography of tropical biotas. *Trends in Ecology & Evolution* 1(6) : 165–168.
- Cornet, A. & Guillaumet, J.-L. 1976. Divisions floristiques à étages de végétation à Madagascar. *Cahiers ORSTOM, Série Biologie* 11(1): 35–42.
- Cornet, A. 1972. Carte bioclimatique de Madagascar. Échelle: 1/2 000 000. Service Cartographique de l'ORSTOM.
- Cornet, A. 1974. Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar. Notice explicative N° 55. ORSTOM, Paris 55(6):1–28.
- Craul, M., Zimmermann, E., Rasoloharijaona, S., Randrianambinina, B. & Radespiel, U. 2007. Unexpected species diversity of Malagasy primates (*Lepilemur* spp.) in the same biogeographical zone: a morphological and molecular approach with the description of two new species. *BMC Evolutionary Biology* 7(83): 1–15. doi:10.1186/1471-2148-7-83
- Crowley, B. E. 2010. A refined chronology of prehistoric Madagascar and the demise of the megafauna. *Quaternary Science Reviews* 29: 2591–2603. 10.1016/j.quascirev.2010.06.030
- Currie, D. J. & Kerr, J. 2007. Testing, as opposed to supporting, the Mid-domain Hypothesis: a response to Lees & Colwell (2007). *Ecology Letters* 10(9): E9–E10(1). doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01074.x
- Currie, D. J. & Kerr, J. 2008. Tests of the mid-domain hypothesis: A review of the evidence. *Ecological Monographs* 45(1): 3–18. doi:10.1890/06–1302.1
- Dansgaard, W., White, J. W. C. & Johnsen, S. J. 1989. The abrupt termination of the Younger Dryas climate event. *Nature* 339: 715–717. doi:10.1038/339532a0
- de Wit, M. J. 2003. Madagascar: Heads it's a continent, tail it's an island. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 31: 213–248. doi:10.1146/annurev.earth.31.100901.141337
- Dee, T. J. 1986. *The endemic birds of Madagascar*. ICBP, Cambridge, U.K.

- deMenocal, P. B. 2004. African climate change and faunal evolution during the Pliocene-Pleistocene. *Earth and Planetary Science Letters* 220: 3–24. doi:10.1016/S0012-821X(04)00003-2
- Dewar, B. E. 2007. Pression écologique de l'homme et extinctions de vertébrés. Pp. 81–87 & 89–94 *In* S. M. Goodman (Ed.) *Paysages Naturels et Biodiversité de Madagascar*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Dewar, R. E. & Richard, A. F. 2007. Evolution in the hypervariable environment of Madagascar. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104(34): 13723–13727. doi:10.1073/pnas.0704346104
- Dolch, R., Hilgartner, R. D., Ndriamiary, J.-N. & Randriamahazo, H. 2004. The grandmother of all bamboo lemurs - evidence for the occurrence of *Hapalemur simus* in fragmented rainforest surrounding the Torotofotsy marshes, central eastern Madagascar. *Lemur News* 9: 24–26.
- Donque, G. 1972. The climatology of Madagascar. Pp. 87–144 *In* R. Battistini & G. Richard-Vindard (Eds.) *Biogeography and Ecology in Madagascar*. W. Hung, The Hague.
- Donque, G. 1975. Contribution à l'Étude du Climat de Madagascar. Nouvelle Imprimerie des Arts Graphiques, Tananarive.
- Du Puy, D. J. & Moat, J. 1996. A refined classification of the primary vegetation of Madagascar based on the underlying ecology: using GIS to map its distribution and to assess its conservation status. Pp. 205–218 *In* W. R. Lourenço (Ed.) *Biogéographie de Madagascar*. Éditions de l'ORSTOM, Paris.
- Du Puy, D. J. & Moat, J. 2003. Using geological substrate to identify and map primary vegetation types in Madagascar and the implications for planning biodiversity conservation. Pp. 51–74 *In* S. M. Goodman & J. P. Benstead (Eds.) *The Natural History of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Dufils, J.-M. 2003. Remaining forest cover. Pp. 88–96 *In* S. M. Goodman & J. P. Benstead (Eds.) *The Natural History of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Elouard, J.-M. & Gibon, F.-M. (Eds) 2001. Biodiversité et biotypologie des eaux continentales de Madagascar. Institut de Recherche pour le Développement (IRD) & Centre National de la Recherche pour l'Environnement (CNRE): 1–447.
- Elouard, J.-M., Gibon, F.-M. & Gattolliat, J.-L. 2007. Les invertébrés aquatiques. pp. 213–226, 265–271 *In* S.M. Goodman (Ed.) *Paysages Naturels et Biodiversité de Madagascar*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Emmel, B., Boger, S. D., Jacobs, J. & Daszinnies, M. C. 2012. Maturity of central Madagascar's landscape - low-temperature thermochronological constraints. *Gondwana Research* 21(2–3): 704–713. doi:10.1016/j.gr.2011.05.018
- FAO & UNESCO 2007. Digital Soil Map of the World. <http://www.fao.org/geonetwork/srv/en/metadata.show?id=14116>, téléchargé le 30 mars 2012.
- Fisher, B. L. & Penny, N. D. 2007. Les arthropodes. Pp. 183–212, 265–271 *In* S. M. Goodman (Ed.) *Paysages Naturels et Biodiversité de Madagascar*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Fjeldså, J. & Lovett, J. C. 1997. Geographical patterns of old and young species in African forest biota: The significance of specific montane areas as evolutionary centres. *Biodiversity and Conservation* 6(3): 325–346. doi:10.1023/A:1018356506390
- Flynn, J. J., Parrish, J. M., Rakotosamimanana, B., Simpson, W. F. & Wyss, A. R. 1999. A Middle Jurassic mammal from Madagascar. *Nature* 401: 57–60. doi:10.1038/43420
- Foote, M. & Raup, D. M. 1996. Fossil preservation and the stratigraphic ranges of taxa. *Paleobiology* 22(2): 121–140.
- Forero-Medina, G., Terborgh, J., Socolar, S. J. & Pimm, S. L. 2011. Elevational ranges of birds on a tropical montane gradient lag behind warming temperatures. *PLoS ONE* 6(12): e28535. doi:10.1371/journal.pone.0028535
- Forster, C. A., Chiappe, L. M., Krause, D. W. & Sampson, S. D. 1996. The first Cretaceous bird from Madagascar. *Nature* 382: 532–534. doi:10.1038/382532a0

- Forster, C. A., Sampson, S. D., Chiappe, L. M. & Krause, D. W. 1998. The theropod ancestry of birds: New evidence from the Late Cretaceous of Madagascar. *Science* 279: 1915–1919. doi:10.1126/science.279.5358.1915
- Fournier F. 1960. Climat et érosion. La relation entre l'érosion du sol par l'eau et les précipitations atmosphériques. PUF, Paris 201 p.
- Ganzhorn, J. U. & Kappeler, P. M. 1996. Lemurs of the Kirindy Forest. Pp. 257–274 *In* J.U. Ganzhorn & J.P. Sorg (Eds.) *Ecology and Economy of a Tropical Dry Forest in Madagascar*. Primate Report 46(1).
- Ganzhorn, J. U. & Sorg, J.-P. 1996. (Eds) *Ecology and Economy of a Tropical Dry Forest in Madagascar*. Primate Report 46(1).
- Ganzhorn, J. U., Lowry, P. P., Schatz, G. E. & Sommer, S. 2001. The biodiversity of Madagascar: one of the world's hottest hotspots on its way out. *Oryx* 35(4): 346–348. doi:10.1046/j.1365-3008.2001.00201.x
- Ganzhorn, J. U., Goodman, S.M., Nash, S. & Thalmann, U. 2005. Lemur biogeography. Pp. 223–248 *In* S. Lehman and J. G. Fleagle (Eds.) *Primate biogeography*. Plenum/Kluwer Press: New York.
- Gasse, F. & Van Campo, E. 1998. A 40,000-yr pollen and diatom record from Lake Tritrivakely, Madagascar, in the southern tropics. *Quaternary Research* 49(3): 299–311. doi:10.1006/qres.1998.1967
- Gasse, F. & Van Campo, E. 2001. Late Quaternary environmental changes from a pollen and diatom record in the southern tropics (Lake Tritrivakely, Madagascar). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 167: 287–308. doi:10.1016/S0031-0182(00)00242-X
- Gibon, F.-M. 2001. Cadre théorique de l'étude des biohydrosystèmes malgaches. Pp. 23–35 *In* Elouard, J.-M. & Gibon, F.-M. (Eds) *Biodiversité et biotypologie des eaux continentales de Madagascar*. Institut de Recherche pour le Développement (IRD) & Centre National de la Recherche pour l'Environnement (CNRE).
- Glaw, F. & Vences, M. 2007. Les amphihémiens. Pp. 311–340, 485–511 *In* S. M. Goodman (Ed.) *Paysages Naturels et Biodiversité de Madagascar*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- 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): e31314. doi:10.1371/journal.pone.0031314
- Gligor, M., Ganzhorn, J. U., Rakotondravony, D., Ramilijaona, O. R., Razafimahatratra, E., Zischler, H. & Hapke, A. 2009. Hybridization between mouse lemurs in an ecological transition zone in southern Madagascar. *Molecular Ecology* 18: 520–533. doi: 10.1111/j.1365-294X.2008.04040.x
- Gommery, D., Ramanivosoa, B., Faure, M., Guérin, C., Kerloc'h, P., Sénégas, F. & Randrianantenaina, H. 2011. Les plus anciennes traces d'activités anthropiques de Madagascar sur des ossements d'hippopotames subfossiles d'Anjohibe (Province de Mahajanga). *Comptes Rendus Palevol* 10: 271–278. doi:10.1016/j.crpv.2011.01.006
- Goodman, S. M. 2003. A reconnaissance of Ile Sainte-Marie, Madagascar: the status of the forest, avifauna, lemurs and fruit bats. *Biological Conservation* 65:205–212. doi:10.1016/0006-3207(93)90054-5
- Goodman, S. M & Ganzhorn, J. U. 2004a. Elevational ranges of lemurs in the humid forests of Madagascar. *International Journal of Primatology* 25: 331–350. doi:10.1023/B:IJOP.0000019155.33815.bf
- Goodman, S. M. & Ganzhorn, J. U. 2004b. Biogeography of lemurs in the humid forests of Madagascar: the role of elevational distribution and rivers. *Journal of Biogeography* 31: 47–55. doi:10.1111/j.1365-2699.2004.00953.x
- Goodman, S. M. & Soarimalala, V. 2004. A new species of *Microgale* (Lipotyphla: Tenrecidae: Oryzoricinae) from the Forêt des Mikea of southwestern Madagascar. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 117(3): 250–264.
- Goodman, S. M. & Soarimalala, V. 2005. A new species of *Macrotarsomys* (Rodentia: Muridae: Nesomyinae) from southwestern Madagascar. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 118(2): 450–464.
- Goodman, S. M. & Wilmé, L. (Eds) 2003. Nouveaux Résultats d'Inventaires Biologiques faisant Référence à l'Altitude dans la Région des Massifs Montagneux de Marojejy et d'Anjanaharibe-Sud. *Recherches pour le Développement, Série Sciences Biologiques*, N. 19. Centre d'Information et de Documentation Scientifique et Technique, Antananarivo.

- Goodman, S. M. & Wilmé, L. (Eds) 2008. Les forêts sèches de Madagascar. Malagasy Nature 1.
- Goodman, S. M., Andrianarimisa, A., Olson, L.E. & Soarimalala, V. 1996a. Patterns of elevational distribution of birds and small mammals in the humid forests of Montagne d'Ambre, Madagascar. *Ecotropica* 2: 87–98.
- Goodman, S. M., Rakotondravony, D., Schatz, G. & Wilmé, L. 1996b. Species richness of forest-dwelling birds, rodents and insectivores in a planted forest of native trees: a test case from the Ankaratra, Madagascar. *Ecotropica* 2:109–120.
- Goodman, S. M., Ganzhorn, J. & Wilmé, L. 1997. Observations at a Ficus tree in Malagasy humid forest. *Biotropica* 29(4): 480–488. doi:10.1111/j.1744-7429.1997.tb00042.x
- Goodman, S. M., Rakotoarisoa, S. V. & Wilmé, L. 2006. The distribution and biogeography of the Ring-tailed Lemur (*Lemur catta*). pp. 3–15 In A. Jolly, N. Koyama, H. Rasamimanana & R. W. Sussman (Eds.) Ringtailed lemur Biology. Kluwer Academic/Plenum, New York.
- Goodman, S. M., Raselimanana, A. P. & Wilmé, L. (Eds) 2007. Inventaires de la faune et de la flore du couloir forestier d'Anjozorobe - Angavo. Recherches pour le Développement. Série Sciences Biologiques. Centre d'Information et de Documentation Scientifique et Technique, Antananarivo 24: 1–217.
- Goodman, S. M., Ganzhorn, J. U. & Rakotondravony, D. 2007. Les mammifères. Pp. 435–484, 485–511 In S. M. Goodman (Ed.) Paysages Naturels et Biodiversité de Madagascar. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Goodman, S. M., Raheriarisena, M. & Jansa, S. A. 2009. A new species of *Eliurus* Milne Edwards, 1885 (Rodentia: Nesomyinae) from the Réserve Spéciale d'Ankarana, northern Madagascar. *Bonner Zoologische Beiträge* 56 (3): 133–149.
- Griveaud, P. 1981. Les invertébrés : un univers prodigieux. Pp. 49–56, planches 25–28 In P. Oberlé (Ed.) Madagascar, un Sanctuaire de la Nature. Lechevalier SARL, Paris.
- Groeneveld, L. F., Rasoloarison, R., Weisrock, D. & Kappeler, P. M. 2008. Dwarf lemurs in space and time: Phylogeography of the genus *Cheirogaleus*. Pp. 46–69 In L. F. Groeneveld. Species delimitation, phylogeography and population genetics of the endemic Malagasy dwarf lemurs (genus *Cheirogaleus*). PhD thesis, Goettingen.
- Groves, C. P. 2000. The genus *Cheirogaleus*: unrecognized biodiversity in Dwarf lemurs. *International Journal of Primatology* 21: 943–962.
- Guilcher, A. 1954. Madagascar, Géographie régionale. Cours polycopié, CDU Paris, 133 p.
- Haddah, Z. S., Wilmé, L., Li, L. & Sorooshian, S. 2010. Remote-sensing characterization of lower-elevation watersheds in Madagascar as Centers of Microendemism. Proposal for funding by the NASA "Science Terra/Aqua" program, 20 p.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165(3889): 131–137. doi:10.1126/science
- Hawkins, A. F. A. & Wilmé, L. 1996. Effects of logging on forest birds. Pp. 203–213 In J. U. Ganzhorn & J.-P. Sorg (Eds.) Ecology and Economy of a Tropical Dry Forest in Madagascar. Primate Report 46(1).
- Hawkins, C. E. & Racey, P. A. 2005. Low population density of a tropical forest carnivore, *Cryptoprocta ferox*: implications for protected area management. *Oryx* 39(1): 35–43.
- Hays, J. D., Imbrie, J. & Shackleton, N. J. 1976. Variations in the Earth's orbit: Pacemaker of the ice ages. *Science* 194: 1121–1132. doi:10.1126/science.194.4270.1121
- Hervieu, J. 1968. Contribution à l'étude de l'alluvionnement en milieu tropical. Les facteurs de la sédimentation continentale. Les produits de l'érosion. Les sols alluviaux. Thèse de doctorat d'État, Paris (1966). Mémoire ORSTOM N. 24.
- Hervieu, J. 1975. Évolution du milieu naturel en Afrique et à Madagascar. ORSTOM, documents techniques N° 26.
- Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907–913. doi:10.1038/35016000
- Hingston, M., Goodman, S. M., Ganzhorn, J. U. & Sommer, S. 2005. Reconstruction of the colonization of southern Madagascar by introduced *Rattus rattus*. *Journal of Biogeography* 32: 1549–1559. doi:10.1111/j.1365-2699.2005.01311.x

- Hoeblich-Stoehr, J. 2001. Des Hautes Terres centrales au littoral oriental malgache : dynamique des paysages. Thèse Université Lyon 3 ; II Tomes 607 p.
- Horvath, J. E., Weisrock, D. W., Embry, S. L., Fiorentino, I., Balhoff, J. P., Kappeler, P., Wray, G. A., Willard, H. F. & Yoder, A. D. 2008. Development and application of a phylogenomic toolkit: Resolving the evolutionary history of Madagascar's lemurs. *Genome Research* 18: 489–499. doi:10.1101/gr.7265208
- Hudson, R. R. 1992. Gene trees, species trees and the segregation of ancestral alleles. *Genetics* 131: 509–513.
- Humbert, H. 1927. La destruction d'une flore insulaire par le feu. Principaux aspects de la végétation à Madagascar. *Mémoires de l'Académie Malgache* 5: 1–80.
- Humbert, H. 1955. Les territoires phytogéographiques de Madagascar. In *Les divisions écologiques du monde, moyen d'expression, nomenclature, cartographie. Année Biologique, série 3* 31: 439–448.
- Humbert, H. 1965. Description des types de végétation. Pp. 46–78 In *Notice de la carte de Madagascar*. H. Humbert & G. Cours Darne (Eds) *Travaux de la Section Scientifique et Technique de l'Institut Français de Pondichéry Hors-série 6*.
- Humbert, H. & Cours Darne, G. 1965. Notice de la carte de Madagascar. *Travaux de la Section Scientifique et Technique de l'Institut Français de Pondichéry Hors-série 6*.
- Jenkins, P. D. & Goodman, S. M. 1999. A new species of *Microgale* (Lipotyphla, Tenrecidae) from isolated forest in southwestern Madagascar. *Zoology Bulletin (The Natural History Museum)* 65 (2): 155–164.
- Jolly, A., Koyama, N., Rasamimanana, H., Crowley, H. & Williams, G. 2006. Berenty reserve: A research site in southern Madagascar. Pp. 32–42 In A. Jolly, N. Koyama, H. Rasamimanana & R. W. Sussman (Eds.) *Ringtailed lemur Biology*. Kluwer Academic/Plenum, New York.
- Jöns, N., Emmel, B., Schenk, V. & Razakamanana, T. 2009. From orogenesis to passive margin—the cooling history of the Bemarivo belt (N Madagascar), a multi-thermochronometer approach. *Gondwana Research* 16(1): 72–81. doi:10.1016/j.gr.2009.02.006
- Jury, M. R. 2003. The climate of Madagascar. pp. 75–87 In S. M. Goodman & J. P. Benstead (Eds.) *The Natural History of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Kappeler, P. M., Rasoloarison, R. M., Razafimanantsoa, L., Walter, L. & Roos, C. 2005. Morphology, behaviour and molecular evolution of giant mouse lemurs (*Mirza* spp.) Gray, 1870, with description of a new species. *Primate Report* 71: 3–26.
- Keller, G. 2003. Biotic effects of impacts and volcanism. *Earth and Planetary Science Letters* 215: 249–264. doi:10.1016/S0012-821X(03)00390-X
- Keller, G. 2005. Biotic effects of late Maastrichtian mantle plume volcanism: implications for impacts and mass extinctions. *Lithos* 79: 317–341. doi:10.1016/j.lithos.2004.09.005
- Kerr, J. T., Perring, M. & Currie, D. J. 2006. The missing Madagascan mid-domain effect. *Ecology Letters* 9: 149–159. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00860.x
- Kirchman, J. J., Hackett, S. J., Goodman, S. M. & Bates, J. M. 2001. Phylogeny and systematics of ground rollers (Brachypteraciidae) of Madagascar. *The Auk* 118(4): 849–863. doi:10.1642/0004-8038(2001)118 [0849:PASOGR]2.0.CO;2
- Köppen W. & Wegener A. 1924. *Die Klimate der Geologischen Vorzeit*. Gebrüder BornTraeger Berlin.
- Krause, D. W. 2003. Late Cretaceous vertebrates of Madagascar: A window into Gondwanan biogeography at the end of the age of dinosaurs. Pp. 40–47 In S. M. Goodman & J. P. Benstead (Eds.) *The Natural History of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Krause, D. W. 2010. Washed up in Madagascar. *Nature* 463: 613–614. doi:10.1038/463613a
- Krause, D. W., Hartmann, J. H. & Wells, N. A. 1997. Late Cretaceous vertebrates from Madagascar: implications for biotic change in deep time. Pp. 3–43 In S. M. Goodman & B. D. Patterson (Eds.) *Natural Change and Human Impact in Madagascar*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Krause, D. W., Rogers, R. R., Forster, C. A., Hartman, J. H., Buckley, G. A. & Sampson, S. D. 1999. The Late Cretaceous vertebrate fauna of Madagascar: Implications for Gondwanan paleobiogeography. *GSA Today* 9(8): 1–7.

- Krause, D. W., Evans, S. E. & Gao, K.-Q. 2003. First definitive record of Mesozoic lizards from Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23(4): 842–856. doi:10.1671/9
- Langrand, O. 1990. Guide to the birds of Madagascar. Yale University Press, New Haven.
- Langrand, O. & Wilmé, L. 1993. Protection des zones humides et conservation des espèces d'oiseaux endémiques de Madagascar. Pp. 201–208 *In* R. T. Wilson (Ed.) *Birds and the African environment: Proceedings of the 8th Pan-African Ornithological Congress*. Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale (Zoologie) 268.
- Langrand, O. & Wilmé, L. 1997. Effects of forest fragmentation on extinction patterns of the endemic avifauna on the Central High Plateau of Madagascar. Pp. 280–305 *In* S. M. Goodman & B. D. Patterson (Eds.) *Natural Change and Human Impact in Madagascar*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Langrand, O. & Wilmé, L. 2000. Rôles de la fragmentation de la forêt sur les schémas d'extinction de l'avifaune endémique des Hauts Plateaux. Pp. 87–106 *In* J. Ratsirarson & S. M. Goodman (Eds.) *Monographie de la Forêt d'Ambohitantely.. Recherches pour le Développement, Série Sciences Biologiques*, N. 16. World Wide Fund for Nature – Centre d'Information et de Documentation Scientifique et Technique, Antananarivo.
- Lees, D. C. 1996. The Périnet effect? Diversity gradients in an adaptive radiation of Madagascan butterfly (Satyrinae: Muycaliesina) contrasted with other species-rich rainforest taxa. Pp. 479–490 *In* W. R. Lourenço (Ed.) *Biogéographie de Madagascar*. Editions de l'ORSTOM, Paris.
- Lees, D. C. & Colwell, R. K. 2007. A strong Madagascan rainforest MDE and no equatorward increase in species richness: re-analysis of 'The missing Madagascan mid-domain effect', by Kerr J.T., Perring M. & Currie D.J. (*Ecology Letters* 9: 149–159, 2006). *Ecology Letters* 10(9): E4–E8(1). doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01040.x
- Lei, R., Engberg, S. E., Andriantompohavana, R., McGuire, S.M., Mittermeier, R. A., Zaonarivelo, J. R., Brenneman, R. A. & Louis Jr., E. E. 2008. Nocturnal lemur diversity at Masoala National Park. *Special Publications of the Museum of Texas Tech University* 53: 1–41
- Leigh Mascarelli, A. 2009. Quaternary geologists win timescale vote. *Nature* 459: 624. doi:10.1038/459624a
- Loarie, S. R., Duffy, P. B., Hamilton, H., Asner, G. P., Field, C. B. & Ackerly, D. D. 2009. The velocity of climate change. *Nature* 462: 1052–1054. doi:10.1038/nature08649
- Louis Jr, E. E., Coles, M. S., Andriantompohavana, R., Sommer, J. A., Engberg, S. E., Zaonarivelo, J. R., Mayor, M. I. & Brenneman, R. A. 2006. Revision of the mouse lemurs (Primates, *Microcebus*) in eastern Madagascar. *International Journal of Primatology* 27: 347–389. doi:10.1007/s10764-006-9036-1
- Louis Jr, E. E., Engberg, S. E., McGuire, S. M., McCormick, M. J., Randriamampionona, R., Ranaivoarisoa, J. F., Bailey, C. A., Mittermeier, R. A. & Lei, R. 2008. Revision of the mouse lemurs, *Microcebus* (Primates, Lemuriformes), of Northern and Northwestern Madagascar with descriptions of two new species at Montagne d'Ambre National Park and Antafondro Classified Forest. *Primate Conservation* 23: 19–38.
- Lowry, P. P., Schatz, G. E. & Phillipson, P. B. 1997. The classification of natural and anthropogenic vegetation in Madagascar. Pp. 93–123 *In* S. M. Goodman & B. D. Patterson (Eds.) *Natural Change and Human Impact in Madagascar*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Lühns, M.-L., Dammhahn, M. 2010. An unusual case of cooperative hunting in a solitary carnivore. *Journal of Ethology* 28: 379–383.
- Lutjeharms, J. R. E. Bornman, T. G. 2010. The importance of the greater Agulhas Current is increasingly being recognised. *South African Journal of Science* 106(3/4): #160, 4 pp. (doi: 10.4102/sajs.v106i3 /4.160): 624. doi:10.1038/459624a
- Lynch-Stieglitz J., 2004. Hemispheric asynchrony of abrupt climate change. *Science* 304: 1919–1920. doi:10.1126/science.1100374
- McLachlan, J.S., Clark, J. S. & Manos, P. S. 2005. Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology* 86(8): 2088–2098. doi:10.1890/04-1036
- Marchant, R., Mumbi, C., Behera, S., & Yamagata, T. 2006. The Indian Ocean dipole - the unsung driver of climatic variability in East Africa. *African Journal of Ecology* 45: 4–16. doi:10.1111/j.1365-2028.2006 .00707.x

- Margerie de, E. 1907. La Géologie de Madagascar. *Annales de Géographie* 16(8): 245–253.
- Mayewski, P. A., Rohling, E. E., Stager, J. C., Karlénd, W., Maasch, K. A., Meeker, L. D., Meyerson, E. A., Gasse, F., van Kreveld, S., Holmgren, K., Lee-Thorp, J., Rosqvist, G., Rack, F., Staubwasser, M., Schneider, R. R. & Steig, E. J. 2004. Holocene climate variability. *Quaternary Research* 62: 243–255. doi:10.1016/j.yqres.2004.07.001
- Martin, R. D. 1972. Review lecture: Adaptive radiation and behaviour of the Malagasy lemurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 264(862): 295–352. doi:10.1098/rstb.1972.0013
- McGlone, M. 2012. The hunters did it. *Science* 335: 1452–1453. doi:10.1126/science.1220176
- Melluso, L., Morra, V., Riziky, H., Veloson, J., Lustrino, M., Del Gatto, L. & Modeste, V. 2007. Petrogenesis of a basanite–tephrite–phonolite volcanic suite in the Bobaomby (Cap d’Ambre) peninsula, northern Madagascar. *Journal of African Earth Sciences* 49: 29–42. doi:10.1016/j.jafrearsci.2007.06.002
- Mercier, J.-L. 1980. Statistiques, systèmes et modèles en géomorphologie. *Bulletin de l’Association des Géographes Français* 468: 113–118.
- Meyers, D. M., Rabarivola, C. & Rumpler, Y. 1989. Distribution and conservation of Sclater's lemur. Implications of a morphological cline. *Primate Conservation* 10: 77–81.
- Milankovitch, M. 1920. *Théorie mathématique des phénomènes thermiques produits par la radiation solaire*. Gauthier-Villars, Paris
- Milankovitch, M. 1941. *Kanon der Erdbestrahlung und seine Anwendung auf das Eiszeitenproblem*. Royal Serbian Academy, Special Publication 133, Belgrade.
- Milne Edwards, A. & Grandidier, A. 1885. *Histoire Physique, Naturelle et Politique de Madagascar, Volume XII: Histoire Naturelle des Oiseaux. Tome I. Texte*. Imprimerie Nationale, Paris.
- Milon, P., Randrianasolo, G. & Petter, J.-J. 1973. *Oiseaux. Volume 35. Faune de Madagascar*. ORSTOM et CNRS, Tananarive et Paris.
- Moat, J. & Smith, P. 2007. *Atlas of the Vegetation of Madagascar*. Kew Publishing, Royal Botanic Gardens, Kew.
- Muldoon, K. M. & Goodman, S. M. 2010. Ecological biogeography of Malagasy non-volant mammals: community structure is correlated with habitat. *Journal of Biogeography* 37(6): 1144–1159. doi:10.1111/j.1365-2699.2010.02276.x
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, A. B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858. doi:10.1038/35002501
- Oberlé, P. 1981. *Madagascar, un sanctuaire de la Nature*. Lechevalier SARL Paris. 120 p.
- O'Connor, P. M., Forster, C. A. 2010. A Late Cretaceous (Maastrichtian) avifauna from the Maevarano Formation, Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(4): 1178–1201. doi: 10.1080/02724634.2010.483544
- Olivieri, G., Zimmermann, E., Randrianambinina, B., Rasoloharijaona, S., Rakotondravony, D., Guschanski, K. & Radespiel, U. 2007. The ever-increasing diversity in mouse lemurs: three new species in north and northwestern Madagascar. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43: 309–327.
- 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.
- Parmesan, C., 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 637–669. doi:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100
- Pastorini, J., Thalmann, U. & Martin, R. D. 2003. A molecular approach to comparative phylogeography of extant Malagasy lemurs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 5879–5884. doi:10.1073/pnas.1031673100
- Patel, E. R. 2005. Silky Sifaka predation (*Propithecus candidus*) by a Fossa (*Cryptoprocta ferox*). *Lemur News, The Newsletter of the Madagascar Section of the I.U.C.N./S.S.C. Primate Specialist Group* 10: 25–27.

- Pearson, R. G. 2006. Climate change and the migration capacity of species. *Trends in Ecology & Evolution* 21(3): 111–113. doi:10.1016/j.tree.2005.11.022
- Pearson, R. G. & Raxworthy, C. J. 2009. The evolution of local endemism in Madagascar: watershed VS. climatic gradient hypotheses evaluated by null biogeographic models. *Evolution* 63(4): 959–967. doi:10.1111/j.1558-5646.2008.00596.x
- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M. & Peterson, A. T. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34: 102–117. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x
- Pennisi, E. 2010. On rarity and richness. *Science* 327: 1318–1319. 10.1126/science.327.5971.1318
- Perez, V. R., Godfrey, L. R., Nowak-Kemp, M., Burney, D. A., Ratsimbazafy, J. & Vasey, N. 2005. Evidence of early butchery of giant lemurs in Madagascar. *Journal of Human Evolution* 49(6): 722–742. doi:10.1016/j.jhevol.2005.08.004
- Petit, M. 1970. Contribution à l'étude morphologique des reliefs granitiques à Madagascar. Tananarive 307 p.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P. & Schapire, R. E. 2006. Maximum entropy modelling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231–259.
- Phillipson, P. B., Schatz, G. E., Lowry II, P. P. & Labat, J.-N. 2006. A catalogue of the vascular plants of Madagascar. Pp. 613–627 *In* S. A. Ghazanfar & H. J. Beentje (Eds.) *Taxonomy and Ecology of African Plants: Their Conservation and Sustainable Use*. Proceedings XVIIth AETFAT Congress. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Pidgeon, M. 1996. An ecological survey on Lake Alaotra and selected wetlands of central and eastern Madagascar in analysing the demise of Madagascar Pochard *Aythya innotata*. L. Wilmé (Ed.) Missouri Botanical Garden & World Wide Fund for Nature, Antananarivo.
- Prescott, G. W., Williams, D. R., Balmford, A., Green, R. E. & Manica, A. 2012. Quantitative global analysis of the role of climate and people in explaining late Quaternary megafaunal extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109(12): 4527–4531. doi:10.1073/pnas.1113875109
- Projet Zicoma 1999. Les zones d'importance pour la conservation des oiseaux à Madagascar. Projet ZICOMA, Antananarivo.
- Rabarivola, C., Zaramody, A., Fausser, J.-L., Andriaholinirina, N., Roos, C., Zinner, D., Marcel, H. & Rumpler, Y. 2006. Cytogenetic and molecular characteristics of a new species of sportive lemur from northern Madagascar. *Lemur News* 11: 45–49.
- Rabarivola, C., Prosper, P., Zaramody, A., Andriaholinirina, N. & Hauwy, M. 2007. Cytogenetics and taxonomy of the genus *Hapalemur*. *Lemur News* 12: 46–49
- Rabearivony, J., Thorstrom, R., Rene de Roland, L.-A., Rakotondratsima, M., Andriamalala, T. R. A., Sam, T. ., Razafimanjato, G., Rakotondravony, D., Raselimanana, A. P. & Rakotoson, M. 2010. Protected area surface extension in Madagascar: Do endemism and threatened species remain useful criteria for site selection? *Madagascar Conservation & Development* 5(1): 35–47.
- Radespiel, U., Olivieri, G., Rasolofoson, D. W., Rakotondratsimba, G., Rakotonirainy, O., Rasoloharijaona, S., Randrianambinina, B., Ratsimbazafy, J. H., Ratelolahy, F., Randriamboavonjy, T., Rasolofoharivelo, T., Craul, M., Rakotozafy, L. & Randrianarison, R. M. 2008. Exceptional diversity of mouse lemurs (*Microcebus* spp.) in the Makira region with the description of one new species. *American Journal of Primatology* 70(11): 1033–1046.
- Radespiel, U., Ratsimbazafy, J. H., Rasoloharijaona, S., Raveloson, H., Andriaholinirina, N., Rakotondravony, R., Randrianarison, R. M. & Randrianambinina, B. 2011. First indications of a highland specialist among mouse lemurs (*Microcebus* spp.) and evidence for a new mouse lemur species from eastern Madagascar. *Primates* 53(2): 157–170. doi:10.1007/s10329-011-0290-2
- Raherilalao, M. J. & Wilmé, L. 2008. L'avifaune des forêts sèches malgaches. pp. 76–105 *In* S. M. Goodman & L. Wilmé (Eds.) *Les forêts sèches de Madagascar*. Malagasy Nature 1.
- Ramaromilanto, B., Lei, L., Engberg, S.E., Johnson, S. E., Sitzmann, B. D. & Louis Jr., E. E. 2009. Sportive lemur diversity at Mananara-Nord Biosphere Reserve, Madagascar. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 286: 1–22.

- Rand, A. L. 1936. The distribution and habits of Madagascar birds. A summary of the field notes of the Mission Zoologique Franco-Anglo-Américaine à Madagascar. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 72: 143–499.
- Rasoloarison, R. M., Goodman, S. M. & Ganzhorn, J. U. 2000. Taxonomic revision of mouse lemurs (*Microcebus*) in the western portions of Madagascar. *International Journal of Primatology* 21(6): 963–1019. doi:10.1023/A:1005511129475
- Reddy, S., Driskell, A., Rabosky, D. L., Hackett, S. J. & Schulenberg, T. S. 2012 (In press). Diversification and the adaptive radiation of the vangas of Madagascar. *Proceedings of the Royal Society B*. doi:10.1098/rspb.2011.2380
- Roche, E. 1991. Évolution des paléo environnements en Afrique centrale et orientale au Pléistocène supérieur et à l'Holocène : influences climatiques et anthropiques. *Bulletin de la Société géographique de Liège* 27: 187–208.
- Roos, C., Schmitz, J. & Zischler, H. 2004. Primate jumping genes elucidate strepsirrhine phylogeny. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 10650–10654. doi:10.1073/pnas.0403852101
- Rossi, G. 1977. L'extrême Nord de Madagascar. Thèse de doctorat, Université de Madagascar, 1121 p.
- Rule, S., Brook, B. W., Haberle, S. G., Turney, C. S. M., Kershaw, A. P. & Johnson, C. N. 2012. The aftermath of megafaunal extinction: Ecosystem transformation in Pleistocene Australia. *Science* 335: 1483–1486. doi:10.1126/science.1214261
- Rumpler, Y., Ravoarimanana, B., Hauwy, M. & Warter, S. 2001. Cytogenetic arguments in favour of taxonomic revision of *Lepilemur septentrionalis* species. *Folia Primatologica* 72: 308–315.
- Rylands, A. B. 2007. Lemur diversity: A recent efflorescence of species. *Lemur News* 12: 12–17.
- Saboureau, P. 1962. Note sur quelques températures relevées dans les réserves naturelles. *Bulletin de l'Académie Malgache N<sup>lle</sup> sér.* 40: 12–22.
- Salomon, J. N. 1987. Le Sud-Ouest de Madagascar: Étude de Géographie Physique, 2 tomes. Université d'Aix Marseille.
- Schatz, G. E. 2001. Flore Générique des Arbres de Madagascar. Royal Botanic Gardens, Kew and Missouri Botanical Garden.
- Schettino, A. Scotese, C. R. 2005. Apparent polar wander paths for the major continents (200 Ma to the present day): a palaeomagnetic reference frame for global plate tectonic reconstructions. *Geophysical Journal International* 163(2): 727–759. doi:10.1111/j.1365-246X.2005.02638.x
- Seddon, N. Tobias, J. A. 2007. Population size and habitat associations of the Long-tailed Ground-roller *Uratelornis chimaera*. *Bird Conservation International* 17: 1–13. doi:10.1017/S095927090600058X
- Sganzin, V. 1840. Notes sur les mammifères et sur l'ornithologie de l'île de Madagascar (1831 et 1832). *Mémoires de la Société du Muséum d'Histoire Naturelle de Strasbourg* 3 (1), art. 3, 49 pp.
- Simons, E. L. 1988. A new species of *Propithecus* (Primates) from northeast Madagascar. *Folia Primatologica* 50(1–2): 143–151. doi:10.1159/000156340
- Soarimalala, V. 2008. Les petits mammifères non-volants des forêts sèches malgaches. Pp. 106–134 *In* S. M. Goodman & L. Wilmé (Eds.) *Les forêts sèches de Madagascar*. Malagasy Nature 1.
- Sommer, S. 2003. *Hypogeomys antimena*, Malagasy Giant Jumping Rat. Pp. 1383–1385 *In* S. M. Goodman & J. P. Benstead (Eds.) *The Natural History of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Sorg, J.-P., Ganzhorn, J. U. & Kappeler, P. M. 2007. Recherche forestière et faunique dans la forêt de Kirindy, Centre de Formation professionnelle forestière de Morondava. Pp. 595–626 & 637–654 *In* S. M. Goodman (Ed.) *Paysages Naturels et Biodiversité de Madagascar*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Sourdat, M. 1972. Schéma de réflexion sur la dégradation des paysages naturels dans le Sud-Ouest de Madagascar. Pp. 128–131 *In* UICN, Union Internationale pour la Conservation de la Nature et de ses Ressources, Morges, CH (Ed.) *La Conservation de la Nature et de ses Ressources à Madagascar*.

- Conférence Internationale, 7–11 octobre 1970, Tananarive. Publications UICN, nouvelle série, document supplémentaire 36.
- Sussman, R. W. Ratsirarson, J. 2006. Beza Mahafaly Special Reserve: A research site in southwestern Madagascar. Pp. 43–51 *In* A. Jolly, N. Koyama, H. Rasamimanana & R. W. Sussman (Eds.) Ringtailed lemur Biology. Kluwer Academic/Plenum, New York.
- Tattersall, I. 1973. A note on the age of the subfossil site of Ampasambazimba, Miarinarivo Province, Malagasy Republic. *American Museum Novitates* 2520: 1–6.
- Tattersall, I. 2007. Madagascar's lemurs: Cryptic diversity or taxonomic inflation? *Evolutionary Anthropology* 16(1): 12–23. doi:10.1002/evan.20126
- Thalmann, U. & Geissmann, T. 2000. Distribution and geographic variation in the western woolly lemur (*Avahi occidentalis*) with description of a new species (*A. unicolor*). *International Journal of Primatology* 21(6): 915–941.
- Thalmann, U. & Geissmann, T. 2005. New species of Woolly Lemur *Avahi* (Primates: Lemuriformes) in Bemaraha (Central Western Madagascar). *American Journal of Primatology* 67: 371–376. doi:10.1002/ajp.20191
- Thomas, M. F. 2008. Understanding the impacts of Late Quaternary climate change in tropical and sub-tropical regions. *Geomorphology* 101(1–2): 146–158. doi:10.1016/j.geomorph.2008.05.026
- Thorstrom, R. & Rene de Roland, L.-A. 2003. *Eutriorchis astur*, Madagascar Serpent-eagle. Pp. 1088–1091 *In* S. M. Goodman & J. P. Benstead (Eds.) *The Natural History of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Thorstrom, R., Watson, R. T., Damary, B., Toto, F., Baba, M. & Baba, V. 1995. Repeated sightings and first capture of a live Madagascar Serpent-eagle *Eutriorchis astur*. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 115(1): 40–45.
- Tofanelli, S., Bertocini, S., Castrì, L., Luiselli, D., Calafell, F., Donati, G. & Paoli, G. 2009. On the origins and admixture of Malagasy: New evidence from high-resolution analyses of paternal and maternal lineages. *Molecular Biology and Evolution* 26(9): 2109–2124. doi:10.1093/molbev/msp120
- Tricart, J. & Cailleux, A. 1965a. *Traité de Géomorphologie. Tome I : Introduction à la Géomorphologie Climatique*. Société d'Édition d'Enseignement Supérieur, Paris.
- Tricart, J. & Cailleux, A. 1965b. *Traité de Géomorphologie. Tome V : Le Modelé des Régions chaudes. Forêts et Savanes*. Société d'Édition d'Enseignement Supérieur, Paris.
- Turner, A. H. 2006. Osteology and phylogeny of a new species of *Araripesuchus* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Historical Biology* 18(3): 255–369.
- Vallet-Coulomb, C., Gasse, F., Chalié, F., Robison, L. & Ferry, L. 2006. Sensitivity of Lake Ihotry (SW Madagascar) to climate change: hydrological modeling and diatom-inferred long-term evolution. *Geophysical Research Abstracts* 8: 04602.
- Vallet-Coulomb, C., Gasse, F., Robison, L., Ferry, L., Van Campo, E. & Chalié, F. 2006. Hydrological modeling of tropical closed Lake Ihotry (SW Madagascar): Sensitivity analysis and implications for paleohydrological reconstructions over the past 4000 years. *Journal of Hydrology* 331(1–2): 257–271. doi:10.1016/j.jhydrol.2006.05.026
- Vences, M., Wollenberg, K. C., Vieites, D. R. & Lees, D. C. 2009. Madagascar as a model region of species diversification. *Trends in Ecology & Evolution* 24(8): 456–465. doi:10.1016/j.tree.2009.03.011
- Warter, S., Randrianasolo, G., Dutrillaux, B. & Rumpler, Y. 1987. Cytogenetic study of a new subspecies of *Haplemur griseus*. *Folia Primatologica* 48: 50–55. doi:10.1159/000156284
- Wells, N. A. 2003. Some hypotheses on the Mesozoic and Cenozoic paleoenvironmental history of Madagascar. Pp. 16–34 *In* S. M. Goodman & J. P. Benstead (Eds.) *The Natural History of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Wells, N. A. 2007. Approches paléoenvironnementales du Mésozoïque et du Cénozoïque. Pp. 23–56 & 89–94 *In* S. M. Goodman, Ed. *Paysages Naturels et Biodiversité de Madagascar*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

- Werding, L. 1971. Capture fluviale dans le bassin versant de la Morondava. Madagascar, Revue de Géographie 18: 41–48.
- Wesener, T. & Schütte, K. 2010. Swarming behaviour and mass occurrences in the world's largest giant pill-millipede species, *Zoosphaerium neptunus*, on Madagascar and its implication for conservation efforts (Diplopoda: Sphaerotheriida). Madagascar Conservation & Development 5(2): 89–94.
- White, F. 1983. Madagascar and other offshore islands. Pp. 233–243 In The vegetation of Africa, a descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT UNSO vegetation map of Africa. UNESCO, Natural Resources Research 20: 1–356.
- Whittaker, R. J. & Fernández-Palacios, J. M. 2010. Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation; Second Edition. Oxford University Press, New York.
- Wiens, J. A. 1989a. The Ecology of Bird Communities. Vol. 1: Foundations and Patterns. Cambridge University Press, Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne & Sydney. (ISBN 0 521 26030 2)
- Wiens, J. A. 1989b. The Ecology of Bird Communities. Vol. 2: Processes and variations. Cambridge University Press, Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne & Sydney. (ISBN 0 521 36558 9)
- Wiens, J. J. & Graham, C. H. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 36: 519–539. doi:10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Davies, T. J., Grytnes, J.-A., Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M. & Stephens, P. R. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. Ecology Letters 13(10): 1310–1324. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x
- Willis, K. J. & Whittaker, R. J. 2000. The refugial debate. Science 287: 1406–1407. doi:10.1126/science.287.5457.1406
- Wilmé, L. 1991. Capture d'un individu vivant de Fuligule de Madagascar, *Aythya innotata*. Working Group on Birds in the Madagascar Region Newsletter 1(1): 5–6.
- Wilmé, L. 1993. A recent record of the Madagascar Pochard *Aythya innotata* on Lake Alaotra, Madagascar. Bulletin of the British Ornithologists' Club 113: 188–189. (<http://www.boc-online.org/bulletins/bulletin113.htm>)
- Wilmé, L. 1994. Status, distribution and conservation of two Madagascar bird species endemic to Lake Alaotra: Delacour's Grebe *Tachybaptus rufolavatus* and Madagascar Pochard *Aythya innotata*. Biological Conservation 69: 15–21. doi:10.1016/0006-3207(94)90324-7
- Wilmé, L. 1996. Composition and characteristics of bird communities in Madagascar. Pp. 349–362 In W. R. Lourenço (Ed.) Biogéographie de Madagascar. ORSTOM, Paris.
- Wilmé, L. & Goodman, S. M. 2003. Biogeography, guild structure, and elevational variation of Madagascar forest birds. Pp.1045–1058 In S. M. Goodman & J. P. Benstead (Eds.) The Natural History of Madagascar. The University of Chicago Press, Chicago.
- Wilmé, L. & Langrand, O. 1990. Rediscovery of Slender-billed Flufftail *Sarothrura watersi* (Bartlett, 1879), and notes on the genus *Sarothrura* in Madagascar. Biological Conservation 51: 211–223. doi:10.1016/0006-3207(90)90152-F.
- Wilmé, L., Goodman, S. M. & Ganzhorn, J. U. 2006. Biogeographic evolution of Madagascar's micro-endemic biota. Science 312: 1063–1065. doi:10.1126/science.1122806
- Wilmé, L., Birkinshaw, C., Camara, C., Goodman, S. M., Lowry II, P. P., Phillipson, P. B. & Schatz, G. E. 2010. A paleohistory made of mountains, rivers and forests: A test with a sample of plants. XIXth AETFAT Congress, Antananarivo 26–30 April.
- Wilmé, L., Ravokatra, S. M. S., Dolch, R., Schurmann, D., Mathieu, E., Schutz, H. & Waeber, P. 2012 In press. Toponyms for centers of endemism. Madagascar Conservation & Development 7(1). doi:10.4314/mcd.v7i1.7
- Wollenberg, K. C., Vieites, D. R., van der Meijden, A., Glaw, F., Cannatella, D. C. & Vences, M. 2008. Patterns of endemism and species richness in Malagasy Cophyline frogs support a key role of mountainous areas for speciation. Evolution 62(8): 1890–1907. doi:10.1111/j.1558-5646.2008.00420.x

- Wright, P. C., Heckscher, S. K., & Dunham, A. E. 1997. Predation on Milne-Edward's sifaka (*Propithecus diadema edwardsi*) by the fossa (*Cryptoprocta ferax*) in the rain forest of southeastern Madagascar. *Folia Primatologica* 68: 34–43.
- Wu, Y. & Cosgrove, D. J. 2000. Adaptation of roots to low water potentials by changes in cell wall extensibility and cell wall proteins. *Journal of Experimental Botany* 51(350): 1543–1553. doi:10.1093/jexbot/51.350.1543
- Yamagishi, S., Honda, M., Eguchi, K. & Thorstrom, R. 2001. Extreme endemic radiation of the Malagasy vangas (Aves: Passeriformes). *Journal of Molecular Evolution* 53: 39–46. doi:10.1007/s002390010190
- Yoder, A. D. & Nowak, M. D. 2006. Has vicariance or dispersal been the predominant biogeographic force in Madagascar? Only time will tell. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 405–431. doi:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110239
- Zachos, J. C., Dickens, G. R. & Zeebe, R. E. 2008. An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature* 451: 279–283. doi:10.1038/nature06588
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. & Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686–693. doi:10.1126/science.1059412
- Zaramody, A., Fausser, J.-L., Roos, C., Zinner, D., Andriaholinirina, N., Rabarivola, C., Norscia, I., Tattersall, I. & Rumpler, Y. 2006. Molecular phylogeny and taxonomic revision of the Eastern Woolly Lemurs (*Avahi laniger*). *Primate Report* 74: 9–23.
- Zimmermann, E., Ehresmann, P., Zietemann, V., Radespiel, U., Randrianambinina, B. & Rakotoarison, N. 1997. A new primate species in north-western Madagascar: the golden-brown mouse lemur (*Microcebus ravelobensis*). *Primate Eye* 63: 26.

## Liste des Tableaux

Tableau 1. Unités pédologiques reconnues à Madagascar (FAO & UNESCO, 2007) complétés d'une indication sur la perméabilité et leur répartition sur les versants oriental et occidental. ....	12
Tableau 2. Superficie des types de forêts d'après les travaux de Moat & Smith (2007).....	31
Tableau 3. Composition taxinomique et principaux habitats fréquentés par les 279 espèces de l'avifaune malgache. ....	34
Tableau 4. Détermination de guildes écologiques pour l'avifaune forestière endémique (Wilmé 1996, Wilmé & Goodman 2003).....	36
Tableau 5. Composition de la faune mammalienne terrestre endémique. ....	44
Tableau 6. Richesse spécifique en oiseaux et mammifères actuels, endémiques et forestiers dans la région du versant occidentale entre les BV du Mangoky et de la Tsiribihina. ....	55

## Liste des Figures

Figure 1. Reconstruction de la dérive des continents proposée par Schettino & Scotese en 2005. ....	7
Figure 2. Carte géologique de Besairie (1964) simplifiée par DuPuy & Moat (1996, 2003). ....	8
Figure 3. (a) Lithologie et extension des bassins sédimentaires sur le versant occidental, étroitesse sur le versant oriental (d'après Besairie 1964). (b) Le plateau continental simule l'extension de l'île lors du dernier maximum glaciaire $\approx$ - 100 m. ....	9
Figure 4. Volcanisme de Madagascar (âge en millions d'années). ....	10
Figure 5. Localisation de Madagascar dans le Sud-ouest de l'océan Indien. (les Hautes Terres du Nord et du Centre sont séparées par le seuil de Mandritsara ; les Hautes Terres du sud sont distribuées au sud de l'Andringitra et du seuil de Soakibany) ....	10
Figure 6. Répartitions des étages d'altitude sur les deux versants opposés. ....	11
Figure 7. Répartition des unités pédologiques (gauche) et esquisse des zones de perméabilité variable. ....	13
Figure 8. Équilibre morphoclimatique sous influence des précipitations et de l'insolation. L'intensité des précipitations détermine l'instabilité du versant qui est accentuée par le ruissellement et la pente mais ralentie directement ou indirectement par l'infiltration dans le sol et la densité de la végétation. ....	14
Figure 9. Fonctionnement schématique d'un géosystème stationnel simplifié d'après Mercier (1980). ....	15
Figure 10. Circulation océanique dans le Sud-ouest de l'océan Indien (d'après Donque 1972, Lutjeharms & Bomman 2010). ....	18
Figure 11. Représentation schématique des anomalies des températures de surface de l'océan au cours d'un événement IOD positif (a) et négatif (b). Les zones rouges indiquent le réchauffement, les zones bleues indiquent le refroidissement ; les zones blanches indiquent une activité convective et les flèches jaunes indiquent la direction du vent. (d'après A. Suyachandra Rao <i>In</i> Marchant <i>et al.</i> 2006) ....	19
Figure 12. Humidité du sol (sécheresse) les 11 et 24 février 2003 par l'instrument AMSR-E du satellite AQUA et l'algorithme standard de la NASA. ....	21
Figure 13. Carte de l'humidité des sols obtenue par le satellite WindSat durant 4 semaines (4, 11, 17, 22) février 2003. ....	21
Figure 14. Carte du contenu en eau (kg/m <sup>2</sup> ) de la végétation, données du satellite WindSat durant 4 semaines (4, 11, 17, 22) février 2003. ....	22
Figure 15. Carte de l'indice de végétation NDVI (MODIS). ....	22
Figure 16. (a) Bioclimats par Cornet. (b) Zones d'égale durée de saison sèche. (c) Bioclimats par Cornet simplifiés à 14 catégories, et (d) carte simplifiée à 4 étages. ....	23
Figure 17. Divisions naturelles du réseau hydrographique d'après Chaperon <i>et al.</i> (1993). ....	24
Figure 18. Sorte de "cône-delta" intérieur de l'Andranomena (10 * 5 km <sup>2</sup> ) (vue verticale Est en haut, le littoral en bas). ....	25
Figure 19. Oscillations paléoclimatiques du Cénozoïque. ....	26
Figure 20. Vents et courants actuels dans l'océan Indien. ....	26
Figure 21. Analyse isotopique des carottes glaciaires et océaniques au cours des cinq derniers millions d'années. ....	27
Figure 22. Couloir d'Itambono vue vers l'Est. Paléo-vallée non datée largeur 2 km, longueur visible 50 km. ....	29
Figure 23. Schéma théorique des séquences climatiques et de leurs conséquences en milieu littoral appliqué au versant Ouest de Madagascar (Salomon 1987, p. 860). ....	29
Figure 24. Répartition des types de forêts. ....	30
Figure 25. (a) <i>Chryridia rhipheus</i> , le plus bel Hétérocère, groupe de papillons nocturnes mais qui vit le jour. Lorsque ce lépidoptère est posé, il ne replie pas ses ailes au-dessus du corps. (b) <i>Aphistogoniulus</i> sp. (Spirobolida) des forêts humides. ....	32
Figure 26. Localisation des stations paléontologiques et archéologiques. ....	33

Figure 27. <i>Brookesia micra</i> , le plus petit vertébré connu, endémique du Nord (Glaw <i>et al.</i> 2012). .....	33
Figure 28. (a) Marécage d'altitude de la région de Ranomafana-Ifanadiana dans lequel le Râle de Waters a été redécouvert en 1988, (b) individu mâle capturé. ....	35
Figure 29. Fuligule de Madagascar <i>Aythya innotata</i> . ....	35
Figure 30. <i>Brachypteracias leptosomus</i> , un représentant d'une des familles endémiques de l'île. ....	36
Figure 31. Distribution altitudinale de la richesse taxinomique avienne sur 44 stations de forêts humides. ....	38
Figure 32. Localisation des stations d'inventaire 2004-2007 et stations documentant les oiseaux dans NOE 4D. ....	39
Figure 33. (a) Couverture forestière sur le versant occidental d'après Moat & Smith (2007) ; (b) répartition des forêts par Bassin Versant, et distribution des oiseaux forestiers dans ces Bassins et groupes de Bassins ; (c) principales stations considérées dans les analyses portant sur les forêts sèches de l'Ouest et du Sud. ....	40
Figure 34. Distribution des taxons de la sous-famille endémique des Couinae. ....	41
Figure 35. Distribution des espèces de la famille endémique des Mesitornithidae. ....	42
Figure 36. Les cinq ordres de mammifères terrestres actuels (la plupart des espèces autochtones sont endémiques). ....	43
Figure 37. Description des taxons endémiques de la faune mammalienne terrestre de Madagascar. ....	43
Figure 38. Distribution des informations portant sur les mammifères de Madagascar et traitées dans NOE 4D. ....	45
Figure 39. (a) Régions zoogéographiques pour expliquer la distribution des lémuriens ; carte extraite de Martin 1972). (b) Localisation des barrières fluviales de dispersion ; carte extraite de Pastorini <i>et al.</i> 2003. (c) Les <i>Inter River Systems IRS</i> pour adapter le schéma de Martin (1972) aux nouvelles espèces 'moléculaires' du Nord-ouest ; carte extraite d'Olivieri <i>et al.</i> 2007. ....	46
Figure 40. Philépitte veloutée <i>Philepitta castanea</i> , l'un des rares frugivores des forêts humides du versant oriental. ....	50
Figure 41. Fleuves prenant leurs sources sur les plus hauts sommets de Madagascar et localisation des réserves citées. ....	51
Figure 42. Représentation schématique du modèle initial proposé par Wilmé <i>et al.</i> (2006). ....	52
Figure 43. Toponymie et superficie des Bassins Versants (BV). ....	54
Figure 44. Distribution des oiseaux (a) et des mammifères (b) actuels, endémiques et forestiers dans le Menabe et les BV du Mangoky et de la Tsiribihina. ....	55
Figure 45. Relation entre richesse spécifique et superficie des régions. ....	56
Figure 46. Le Menabe central est constitué de bassins versants de fleuves prenant leurs sources à basses et moyennes altitudes (BV 91-97), situés entre les bassins versants des fleuves Tsiribihina et Mangoky dont les plus hautes sources sont à plus de 2600 m d'altitude. ....	57
Figure 47. Évolution des fleuves, des ripisylves, des nappes phréatiques de versant et des aires de répartition de deux espèces sylvoicoles pendant une période de dessiccation. ....	59
Figure 48. Alternance de phases sèches et humides des paléoclimats et évolution des débits fluviaux, des ripisylves, des nappes phréatiques de versant et des aires de répartition d'espèces sylvoicoles. ....	60
Figure 49. Stations actuelles et subfossiles des espèces du genre <i>Hypogeomys</i> . ....	61
Figure 50. Localisation des stations subfossiles des mammifères. ....	61
Figure 51. Évolution des ripisylves vers des couloirs de dispersion au cours d'une phase d'humidification du climat. ....	61
Figure 52. Percée consécutive de la Morondava (E-W) dans la cuesta des grès de l'Isalo_III (vue vers le Nord). ....	62
Figure 53. Lithologie des terrains sédimentaires du Menabe (d'après Besairie 1964). ....	63
Figure 54. Massif du Makay (3*7) km. ....	64
Figure 55. Massif du Makay (1,2*2,2) km. ....	64

Figure 56. Schéma II, caractérisation géomorphologique et paléo-hydrologique des deux types de refuges, ceux menant à l'endémisme et ceux menant à une "recolonisation" de l'espace. ....	65
Figure 57. Bassins versants : "refuge-endémisme" et "refuge-dispersion" .....	66
Figure 58. Datation des divergences des lignées supérieures des lémuriens actuels à partir des données compilées et complétées par Horvath <i>et al.</i> (2008) sur du matériel moléculaire.....	67
Figure 59. Datation des divergences de quelques lignées actuelles de Lemuriformes à partir des données moléculaires compilées et complétées par Horvath <i>et al.</i> (2008).....	68
Figure 60. Datation des divergences récentes d'espèces et sous-espèces de lémuriens à partir des données moléculaires compilées et complétées par Horvath <i>et al.</i> (2008).....	69
Figure 61. <i>Propithecus tattersalli</i> Simons 1988.....	69
Figure 62. Distribution actuelle de (a) <i>Eulemur macaco</i> spp. ; (b) <i>Eulemur coronatus</i> ; (c) <i>Propithecus verreauxi</i> spp. – rouge sur le versant W et <i>Propithecus diadema</i> spp. – bleu sur le versant E ; (d) <i>P. tattersalli</i> ; (e) <i>P. verreauxi coquereli</i> ; (f) <i>P. d. diadema</i> ; (g) <i>Lemur catta</i> ; (h) <i>Hapalemur griseus</i> spp. ....	70
Figure 63. <i>Microcebus berthae</i> Rasoloarison, Goodman & Ganzhorn 2000. Le plus petit primate du monde qui ne pèse que 30 g. ....	71
Figure 64. Distribution actuelle de (a) <i>Microcebus murinus</i> , (b) <i>M. ravelobensis</i> , (c) <i>M. berthae</i> et (d) <i>M. griseorufus</i> . ....	71
Figure 65. Distribution actuelle de (a) <i>Propithecus verreauxi coquereli</i> , (b) <i>P. tattersalli</i> , (c) <i>Eulemur m. macaco</i> et (d) <i>E. m. flavifrons</i> . ....	72
Figure 66. Distribution actuelle des sous-espèces de <i>Varecia variegata</i> .....	73
Figure 67. Distribution actuelle de (a) <i>Eulemur mongoz</i> , (b) <i>E. f. fulvus</i> , (c) <i>E. fulvus rufus</i> et (d) <i>E. fulvus rufifrons</i> .....	73
Figure 68. Distribution actuelle de (a) <i>E. fulvus sanfordi</i> , (b) <i>E. fulvus albifrons</i> , (c) <i>E. fulvus collaris</i> et (d) <i>E. fulvus</i> spp.....	74
Figure 69. (a) Lémuriens associés à des "refuges-endémisme" ; (b) Lémuriens associés à des "refuges-dispersion".....	75
Figure 70. Schéma III, synthèse : caractérisation géomorphologique et paléo-hydrologique des deux types de refuges avec les lémuriens associés. ....	79

## Glossaire

### **Conservatisme de niche**

Conservation des caractéristiques écologiques et des distributions environnementales par les plantes et les animaux au cours de l'évolution. Les études récentes montrent que très peu d'espèces sont capables de s'adapter à un nouveau biome, donc à un changement écologique (Whittaker & Fernández-Palacios 2010)

### **Cuesta**

"Forme de relief dissymétrique constituée d'un côté par un talus à profil concave, en pente raide, et de l'autre, par un plateau doucement incliné en sens inverse" A. Cholley (cours de J.-L. Mercier)

### **Dispersion**

Événement exceptionnel dans le temps de mouvement d'une population et de son installation dans une nouvelle aire. Exemple : la plupart des espèces de Madagascar sont les descendants d'une souche ancestrale en provenance d'Afrique par dispersion.

### **Endémique**

Qui n'existe et ne se reproduit spontanément que dans un endroit donné. C'est la conséquence de la dispersion et de la vicariance.

### **Foraminifères planctoniques**

Espèces unicellulaires qui vivent dans les colonnes d'eau supérieures et sont extrêmement sensibles aux changements environnementaux. Ils ont subi les plus grosses pertes au cours de l'extinction de masse du K-T et sont ainsi de bons indicateurs pour évaluer les effets biotiques des catastrophes, qu'il s'agisse d'impacts de météorites ou de volcanisme

### **Karst**

Plateaux calcaires nus peu ou non coupés de vallées, mais parsemés de dépressions fermées. Caractérise un relief qui semble être érodé de l'intérieur sans érosion fluviale de surface. Les plus grands karsts malgaches sont connus sous le terme malgache de 'tsingy' comme les Tsingy de l'Ankarana ou du Bemaraha (cours de J.-L. Mercier).

### **Lentique**

Pour se référer à un milieu d'eaux calmes à renouvellement lent comme les lacs ou les marais.

### **Lotique**

Pour se référer à un milieu d'eaux courantes continentales comme les rivières et les fleuves.

### **Niche écologique**

Décrit un ensemble de conditions biotiques et abiotiques avec lesquelles une espèce est capable de persister et de maintenir des tailles de population stables. En dehors de la niche, on estime que les individus ne laissent pas de descendants, que les populations ne se maintiennent pas et que les clades ne peuvent durer et proliférer.

### **Phylogéographie**

Intégration de la phylogénétique et de la génétique des populations pour appréhender la connexion entre les phénomènes micro et macro évolutionnaires.

### **Refuge**

Bennet & Provan (2008) présentent une diversité de refuges dans leur revue. Ici nous retenons qu'un refuge de régions tempérées est généralement assimilé à une aire dans laquelle les plantes et les animaux ont survécu pendant les périodes glaciaires.

#### **Refuge tropical**

Haffer (1969) montrait que lors des périodes glaciaires, la forêt amazonienne devait être divisée en fragments isolés qui servaient de refuges à la faune et la flore. Les refuges tropicaux sont généralement considérés comme des sources d'espèces « species pumps ».

#### **Refuge-endémisme**

Proposition : Refuge qui reste longuement isolé au cours des périodes sèches des oscillations paléoclimatiques et dans lesquels les populations évoluent par vicariance. Un refuge-endémisme est typiquement localisé dans sites isolés et résiduels de basse altitude localement alimenté en eau.

**Refuge-dispersion**

Proposition : Refuge localisé sur un réseau hydrographique qui n'est isolé que lors des épisodes extrêmes des périodes sèches durant les oscillations paléoclimatiques. Un refuge-dispersion est typiquement localisé dans les ripisylves des fleuves qui ont des sources à haute altitude.

**Ripisylve**

Peuplement arboré qui se développe long des cours d'eau ou sur les rives d'un lac.

**Rivière conséquente**

Qualifie une rivière majeure dont l'orientation suit le pendage des couches géologiques et va les recouper (cours de J.-L. Mercier)

**Rivière subséquente**

Qualifie une rivière secondaire qui s'écoule dans des roches tendres perpendiculairement aux couches géologiques (cours de J.-L. Mercier).

**Spéciation**

Processus de l'évolution par laquelle de nouvelles espèces apparaissent. La spéciation est allopatrique lorsque des populations d'une même espèce sont géographiquement séparées et évoluent indépendamment. Elle est la plus fréquente.

**Sympatrique**

Qualifie deux populations qui vivent dans une même aire mais ne s'hybrident pas et ne se concurrencent pas.

**Vicariance**

Processus permettant la formation de taxons distincts lorsqu'une population est séparée entre deux ou plusieurs sous-populations indépendantes au cours du temps. Les populations sont séparées par une barrière entravant le flux génétique.

## Annexes

Tableau A1. Avifaune actuelle de Madagascar conformément à la systématique adoptée dans NOE 4D. (F. = Famille ; les espèces ou sous-espèces autochtones sont celles qui se reproduisent et survivent à Madagascar mais qui n'ont pas été introduites par l'Homme ; les espèces endémiques sont distribuées exclusivement à Madagascar)

Taxons	Espèce			Taxon (espèce et sous-espèce)		
	total	autochtone	endémique	total	autochtone	endémique
<b>Ordre Struthioniformes</b>						
<b>F. Struthionidae</b>						
<i>Struthio camelus</i>	1			1		
<b>Ordre Procellariiformes</b>						
<b>F. Diomedidae</b>						
<i>Diomedea melanophrys</i>	1			1		
<i>Diomedea cauta</i>	1			1		
<i>Diomedea chlororhynchos</i>	1			1		
<i>Diomedea exulans</i>	1			1		
<b>F. Procellariidae</b>						
<i>Macronectes giganteus</i>	1			1		
<i>Daption capense</i>	1			1		
<i>Pterodroma barau</i>	1			1		
<i>Pterodroma macroptera</i>	1			1		
<i>Pterodroma mollis</i>	1			1		
<i>Pachyptila salvini</i>	1			1		
<i>Pachyptila desolata</i>	1					
<i>Pachyptila d. desolata</i>				1		
<i>Pachyptila belcheri</i>	1			1		
<i>Bulweria fallax</i>	1			1		
<i>Calonectris diomedea</i>	1			1		
<i>Calonectris leucomelas</i>	1			1		
<i>Puffinus pacificus</i>	1	1				1
<i>Puffinus carneipes</i>	1			1		
<i>Puffinus lherminieri</i>	1			1		
<b>F. Hydrobatidae</b>						
<i>Oceanites oceanicus</i>	1			1		
<i>Pelagodroma marina</i>	1			1		
<i>Fregetta tropica</i>	1			1		
<i>Fregetta grallaria</i>	1			1		
<b>Ordre Podicipediformes</b>						
<b>F. Podicipedidae</b>						
<i>Tachybaptus ruficollis</i>	1	1				
<i>Tachybaptus r. capensis</i>				1	1	
<i>Tachybaptus rufolavatus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Tachybaptus pelzelni</i>	1	1	1	1	1	1
<b>Ordre Pelecaniformes</b>						
<b>F. Phaethontidae</b>						
<i>Phaethon aethereus</i>	1			1		
<i>Phaethon rubricauda</i>	1	1		1	1	
<i>Phaethon lepturus</i>	1	1				
<i>Phaethon l. lepturus</i>				1	1	

Taxons	Espèce			Taxon (espèce et sous-espèce)		
	total	autochtone	endémique	total	autochtone	endémique
<b>F. Sulidae</b>						
<i>Sula dactylatra</i>	1			1		
<i>Sula sula</i>	1			1		
<i>Sula leucogaster</i>	1	1		1	1	
<b>F. Phalacrocoracidae</b>						
<i>Phalacrocorax africanus</i>	1	1				
<i>Phalacrocorax a. pictilis</i>				1	1	1
<b>F. Anhingidae</b>						
<i>Anhinga melanogaster</i>	1	1				
<i>Anhinga m. vulsini</i>				1	1	1
<b>F. Pelecanidae</b>						
<i>Pelecanus rufescens</i>	1	1		1	1	
<b>F. Fregatidae</b>						
<i>Fregata minor</i>	1					
<i>Fregata m. aldabrensis</i>				1		
<i>Fregata ariel</i>	1					
<i>Fregata a. iredalei</i>				1		
<b>Ordre Ciconiiformes</b>						
<b>F. Ardeidae</b>						
<i>Ixobrychus minutus</i>	1	1				
<i>Ixobrychus m. podiceps</i>				1	1	
<i>Nycticorax nycticorax</i>	1	1				
<i>Nycticorax n. nycticorax</i>				1	1	
<i>Ardeola ralloides</i>	1	1		1	1	
<i>Ardeola idae</i>	1	1		1	1	
<i>Bubulcus ibis</i>	1	1				
<i>Bubulcus i. ibis</i>				1	1	
<i>Butorides striatus</i>	1	1				
<i>Butorides s. rutenbergi</i>				1	1	
<i>Egretta ardesiaca</i>	1	1		1	1	
<i>Egretta dimorpha</i>	1	1		1	1	
<i>Egretta albus</i>	1	1				
<i>Egretta a. melanorhynchos</i>				1	1	
<i>Ardea purpurea</i>	1	1				
<i>Ardea p. madagascariensis</i>				1	1	
<i>Ardea cinerea</i>	1	1				
<i>Ardea c. firasa</i>				1	1	
<i>Ardea melanocephala</i>	1			1		
<i>Ardea humbloti</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Ardea goliath</i>	1			1		
<b>F. Scopidae</b>						
<i>Scopus umbretta</i>	1	1				
<i>Scopus u. bannermanni</i>				1	1	
<b>F. Ciconiidae</b>						
<i>Mycteria ibis</i>	1	1		1	1	
<i>Anastomus lamelligerus</i>	1	1				
<i>Anastomus l. madagascariensis</i>				1	1	

Taxons	Espèce			Taxon (espèce et sous-espèce)		
	total	autochtone	endémique	total	autochtone	endémique
<b>F. Threskiornithidae</b>						
<i>Threskiornis aethiopicus</i>	1	1				
<i>Threskiornis a. bernieri</i>				1	1	
<i>Plegadis falcinellus</i>	1	1		1	1	
<i>Lophotibis cristata</i>	1	1	1			
<i>Lophotibis c. cristata</i>				1	1	1
<i>Lophotibis c. urschi</i>				1	1	1
<i>Platalea alba</i>	1	1		1	1	
<b>F. Phoenicopteridae</b>						
<i>Phoenicopus ruber</i>	1	1				
<i>Phoenicopus r. roseus</i>				1	1	
<i>Phoeniconaias minor</i>	1			1		
<b>Ordre Anseriformes</b>						
<b>F. Anatidae</b>						
<i>Dendrocygna bicolor</i>	1	1		1	1	
<i>Dendrocygna viduata</i>	1	1		1	1	
<i>Thalassornis leuconotus</i>	1	1				
<i>Thalassornis l. insularis</i>				1	1	1
<i>Anser anser</i>	1			1		
<i>Cairina moschata</i>	1			1		
<i>Sarkidiornis melanotos</i>	1	1		1	1	
<i>Nettapus auritus</i>	1	1		1	1	
<i>Anas melleri</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Anas bernieri</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Anas erythrorhyncha</i>	1	1		1	1	
<i>Anas hottentota</i>	1	1		1	1	
<i>Aythya innotata</i>	1	1	1	1	1	1
<b>Ordre Falconiformes</b>						
<b>F. Accipitridae</b>						
<i>Aviceda madagascariensis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Machaerhamphus alcinus</i>	1	1				
<i>Machaerhamphus a. anderssoni</i>				1	1	
<i>Elanus caeruleus</i>	1					
<i>Milvus aegyptius</i>	1	1				
<i>Haliaeetus vociferoides</i>	1	1	1			
<i>Eutriorchis astur</i>	1	1	1			
<i>Polyboroides radiatus</i>	1	1	1			
<i>Circus macroscelus</i>	1	1	1			
<i>Accipiter henstii</i>	1	1	1			
<i>Accipiter madagascariensis</i>	1	1	1			
<i>Accipiter francesii</i>	1	1				
<i>Accipiter f. francesii</i>				1	1	
<i>Buteo brachypterus</i>	1	1	1			
<i>Lophaetus occipitalis</i>	1					
<i>Pandion haliaetus</i>	1					
<b>F. Falconidae</b>						
<i>Falco newtoni</i>	1	1				

Taxons	Espèce			Taxon (espèce et sous-espèce)		
	total	autochtone	endémique	total	autochtone	endémique
<i>Falco n. newtoni</i>				1	1	
<i>Falco zoniventris</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Falco eleonora</i>	1			1		
<i>Falco concolor</i>	1			1		
<i>Falco peregrinus</i>	1	1				
<i>Falco p. radama</i>				1	1	
<b>Ordre Galliformes</b>						
<b>F. Phasianidae</b>						
<i>Meleagris gallopavo</i>	1			1		
<i>Gallus gallus</i>	1			1		
<i>Francolinus pictus</i>	1			1		
<i>Margaroperdix madagarensis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Coturnix coturnix</i>	1	1				
<i>Coturnix c. africana</i>				1	1	
<i>Coturnix delegorguei</i>	1	1				
<i>Coturnix d. delegorguei</i>				1	1	
<b>F. Numididae</b>						
<i>Numida meleagris</i>	1	1				
<i>Numida m. mitrata</i>				1	1	
<b>Ordre Gruiformes</b>						
<b>F. Mesitornithidae</b>						
<i>Mesitornis variegata</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Mesitornis unicolor</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Monias benschi</i>	1	1	1	1	1	1
<b>F. Turnicidae</b>						
<i>Turnix nigricollis</i>	1	1	1	1	1	1
<b>F. Rallidae</b>						
<i>Daseioura insularis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Lemurolimnas watersi</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Canirallus kiolooides</i>	1	1	1			
<i>Canirallus k. kiolooides</i>				1	1	1
<i>Canirallus k. berliozii</i>				1	1	1
<i>Canirallus k. beankaensis</i>				1	1	1
<i>Rallus madagascariensis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Dryolimnas cuvieri</i>	1	1				
<i>Dryolimnas c. cuvieri</i>				1	1	1
<i>Amaurornis olivieri</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Porzana pusilla</i>	1	1				
<i>Porzana p. obscura</i>				1	1	
<i>Porphyrio porphyrio</i>	1	1				
<i>Porphyrio p. madagascariensis</i>				1	1	
<i>Porphyryula alleni</i>	1	1		1	1	
<i>Gallinula chloropus</i>	1	1				
<i>Gallinula c. pyrrhorhoa</i>				1	1	
<i>Fulica cristata</i>	1	1		1	1	

Taxons	Espèce			Taxon (espèce et sous-espèce)		
	total	autochtone	endémique	total	autochtone	endémique
<b>Ordre Charadriiformes</b>						
<b>F. Jacanidae</b>						
<i>Actophilornis albinucha</i>	1	1	1	1	1	1
<b>F. Rostratulidae</b>						
<i>Rostratula benghalensis</i>	1	1				
<i>Rostratula b. benghalensis</i>				1	1	
<b>F. Recurvirostridae</b>						
<i>Himantopus himantopus</i>	1	1				
<i>Himantopus h. himantopus</i>				1	1	
<i>Recurvirostra avosetta</i>	1			1		
<b>F. Dromadidae</b>						
<i>Dromas ardeola</i>	1			1		
<b>F. Glareolidae</b>						
<i>Glareola ocularis</i>	1	1	1	1	1	1
<b>F. Charadriidae</b>						
<i>Charadrius hiaticula</i>	1					
<i>Charadrius h. tundrae</i>				1		
<i>Charadrius pecuarius</i>	1	1		1	1	
<i>Charadrius thoracicus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Charadrius tricollaris</i>	1	1				
<i>Charadrius t. bifrontatus</i>				1	1	
<i>Charadrius marginatus</i>	1	1				
<i>Charadrius m. tenellus</i>				1	1	
<i>Charadrius mongolus</i>	1			1		
<i>Charadrius leschenaultii</i>	1			1		
<i>Pluvialis fulva</i>	1			1		
<i>Pluvialis squatarola</i>	1			1		
<b>F. Scolopacidae</b>						
<i>Gallinago macrodactyla</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Limosa limosa</i>	1			1		
<i>Limosa lapponica</i>	1			1		
<i>Numenius phaeopus</i>	1			1		
<i>Numenius arquata</i>	1			1		
<i>Tringa stagnatilis</i>	1			1		
<i>Tringa nebularia</i>	1			1		
<i>Tringa ocropus</i>	1			1		
<i>Tringa glareola</i>	1			1		
<i>Xenus cinereus</i>	1			1		
<i>Actitis hypoleucos</i>	1			1		
<i>Arenaria interpres</i>	1			1		
<i>Calidris canutus</i>	1			1		
<i>Calidris alba</i>	1			1		
<i>Calidris minuta</i>	1			1		
<i>Calidris ferruginea</i>	1			1		
<i>Calidris acuminata</i>	1			1		
<i>Philomachus pugnax</i>	1			1		

Taxons	Espèce			Taxon (espèce et sous-espèce)		
	total	autochtone	endémique	total	autochtone	endémique
<b>F. Stercorariidae</b>						
<i>Catharacta antarctica</i>	1					
<i>Catharacta a. intercedens</i>				1		
<i>Stercorarius parasiticus</i>	1			1		
<i>Stercorarius longicaudus</i>	1			1		
<b>F. Laridae</b>						
<i>Larus hemprichii</i>	1			1		
<i>Larus dominicanus</i>	1	1				
<i>Larus d. melisandae</i>				1	1	
<i>Larus cirrocephalus</i>	1	1				
<i>Larus c. poiocephalus</i>				1	1	
<b>F. Sternidae</b>						
<i>Sterna nilotica</i>	1			1		
<i>Sterna caspia</i>	1	1		1	1	
<i>Sterna bergii</i>	1	1		1	1	
<i>Sterna bengalensis</i>	1	1		1	1	
<i>Sterna sandvicensis</i>	1			1		
<i>Sterna sumatrana</i>	1			1		
<i>Sterna dougallii</i>	1	1		1	1	
<i>Sterna hirundo</i>	1			1		
<i>Sterna anaethetus</i>	1	1				
<i>Sterna a. antarctica</i>				1	1	
<i>Sterna fuscata</i>	1	1				
<i>Sterna f. nubilosa</i>				1	1	
<i>Sterna saundersi</i>	1			1		
<i>Chlidonias hybridus</i>	1	1				
<i>Chlidonias h. sclateri</i>				1	1	
<i>Chlidonias niger</i>	1			1		
<i>Chlidonias leucopterus</i>	1			1		
<i>Anoïus stolidus</i>	1	1				
<i>Anoïus s. pileatus</i>				1	1	
<i>Anoïus tenuirostris</i>	1			1		
<i>Gygis alba</i>	1			1		
<b>Ordre Columbiformes</b>						
<b>F. Pteroclididae</b>						
<i>Pterocles personatus</i>	1	1	1	1	1	1
<b>F. Columbidae</b>						
<i>Columba livia</i>	1			1		
<i>Geopelia striata</i>	1			1		
<i>Streptopelia picturata</i>	1	1				
<i>Streptopelia p. picturata</i>				1	1	1
<i>Oena capensis</i>	1	1				
<i>Oena c. aliena</i>				1	1	1
<i>Treron australis</i>	1	1				
<i>Treron a. australis</i>				1	1	1
<i>Treron a. xenia</i>				1	1	1
<i>Alectroenas madagascariensis</i>	1	1	1	1	1	1

Taxons	Espèce			Taxon (espèce et sous-espèce)		
	total	autochtone	endémique	total	autochtone	endémique
<b>Ordre Psittaciformes</b>						
<b>F. Psittacidae</b>						
<i>Coracopsis vasa</i>	1	1				
<i>Coracopsis v. vasa</i>				1	1	1
<i>Coracopsis v. drouhardi</i>				1	1	1
<i>Coracopsis nigra</i>	1	1				
<i>Coracopsis n. nigra</i>				1	1	1
<i>Coracopsis n. libs</i>				1	1	1
<i>Agapornis cana</i>	1	1	1			
<i>Agapornis c. cana</i>				1	1	1
<i>Agapornis c. ablectanea</i>				1	1	1
<b>Ordre Cuculiformes</b>						
<b>F. Cuculidae</b>						
<i>Cuculus audeberti</i>	1	1				
<i>Cuculus a. audeberti</i>				1	1	1
<i>Cuculus rochii</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Coua delalandei</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Coua gigas</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Coua coquereli</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Coua serriana</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Coua reynaudii</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Coua cursor</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Coua ruficeps</i>	1	1	1			
<i>Coua r. ruficeps</i>				1	1	1
<i>Coua r. olivaceiceps</i>				1	1	1
<i>Coua cristata</i>	1	1	1			
<i>Coua c. cristata</i>				1	1	1
<i>Coua c. dumonti</i>				1	1	1
<i>Coua c. pyropyga</i>				1	1	1
<i>Coua c. maxima</i>				1	1	1
<i>Coua verreauxi</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Coua caerulea</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Centropus toulou</i>	1	1				
<i>Centropus t. toulou</i>				1	1	1
<b>Ordre Strigiformes</b>						
<b>F. Tytonidae</b>						
<i>Tyto soumagnei</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Tyto alba</i>	1	1				
<i>Tyto a. affinis</i>				1	1	
<b>F. Strigidae</b>						
<i>Otus rutilus</i>	1	1				
<i>Otus r. rutilus</i>				1	1	1
<i>Ninox superciliaris</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Asio madagascariensis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Asio capensis</i>	1	1				
<i>Asio c. hova</i>				1	1	1

Taxons	Espèce			Taxon (espèce et sous-espèce)		
	total	autochtone	endémique	total	autochtone	endémique
<b>Ordre Caprimulgiformes</b>						
<b>F. Caprimulgidae</b>						
<i>Caprimulgus enarratus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Caprimulgus madagascariensis</i>	1	1				
<i>Caprimulgus m. madagascariensis</i>				1	1	1
<b>Ordre Apodiformes</b>						
<b>F. Apodidae</b>						
<i>Zoonavena grandidieri</i>	1	1				
<i>Zoonavena g. grandidieri</i>				1	1	1
<i>Cypsiurus parvus</i>	1	1				
<i>Cypsiurus p. gracilis</i>				1	1	1
<i>Apus melba</i>	1	1				
<i>Apus m. willsi</i>				1	1	1
<i>Apus barbatus</i>	1	1				
<i>Apus b. balstoni</i>				1	1	1
<i>Apus affinis</i>	1	1		1	1	
<b>Ordre Leptosomiformes</b>						
<b>F. Leptosomidae</b>						
<i>Leptosomus discolor</i>	1	1				
<i>Leptosomus d. discolor</i>				1	1	
<b>Ordre Coraciiformes</b>						
<b>F. Alcedinidae</b>						
<i>Alcedo vintsioides</i>	1	1				
<i>Alcedo v. vintsioides</i>				1	1	1
<i>Corythornis madagascariensis</i>	1	1	1	1	1	1
<b>F. Meropidae</b>						
<i>Merops apiaster</i>	1					
<i>Merops superciliosus</i>	1	1				
<i>Merops s. superciliosus</i>				1	1	
<b>F. Coraciidae</b>						
<i>Eurystomus glaucurus</i>	1	1				
<i>Eurystomus g. glaucurus</i>				1	1	1
<b>F. Brachypteraciidae</b>						
<i>Brachypteracias leptosomus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Geobiastes squamigera</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Atelornis pittoides</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Atelornis crossleyi</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Uratelornis chimaera</i>	1	1	1	1	1	1
<b>F. Upupidae</b>						
<i>Upupa marginatus</i>	1	1	1	1	1	1
<b>Ordre Passeriformes</b>						
<b>F. Eurylaimidae</b>						
<i>Philepitta castanea</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Philepitta schlegeli</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Neodrepanis coruscans</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Neodrepanis hypoxantha</i>	1	1	1	1	1	1

Taxons	Espèce			Taxon (espèce et sous-espèce)		
	total	autochtone	endémique	total	autochtone	endémique
<b>F. Alaudidae</b>						
<i>Mirafra hova</i>	1	1	1	1	1	1
<b>F. Hirundinidae</b>						
<i>Phedina borbonica</i>	1	1				
<i>Phedina b. madagascariensis</i>				1	1	1
<i>Riparia riparia</i>	1			1		
<i>Riparia paludicola</i>	1	1				
<i>Riparia p. cowani</i>				1	1	1
<i>Hirundo abyssinica</i>	1			1		
<i>Hirundo rustica</i>	1			1		
<b>F. Motacillidae</b>						
<i>Motacilla flaviventris</i>	1	1	1	1	1	1
<b>F. Campephagidae</b>						
<i>Coracina cinerea</i>	1	1				
<i>Coracina c. cinerea</i>				1	1	1
<i>Coracina c. pallida</i>				1	1	1
<b>F. Pycnonotidae</b>						
<i>Hypsipetes madagascariensis</i>	1	1				
<i>Hypsipetes m. madagascariensis</i>				1	1	1
<b>F. Muscicapidae</b>						
<i>Copsychus albospectularis</i>	1	1	1			
<i>Copsychus a. albospectularis</i>				1	1	1
<i>Copsychus a. pica</i>				1	1	1
<i>Copsychus a. inexpectatus</i>				1	1	1
<i>Monticola imerinus</i>	1	1	1			
<i>Monticola sharpei</i>	1	1	1			
<i>Monticola s. salomonseni</i>				1	1	1
<i>Monticola s. sharpei</i>				1	1	1
<i>Monticola s. erythronotus</i>				1	1	1
<i>Saxicola torquatus</i>	1	1				
<i>Saxicola t. sibilla</i>				1	1	1
<i>Saxicola t. ankaratrae</i>				1	1	1
<i>Saxicola t. tsaratananae</i>				1	1	1
<b>F. Sylviidae</b>						
<i>Dromaeocercus brunneus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Amphilais seebohmi</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Nesillas typica</i>	1	1				
<i>Nesillas t. typica</i>				1	1	1
<i>Nesillas t. obscura</i>				1	1	1
<i>Nesillas t. lantzii</i>				1	1	1
<i>Acrocephalus newtoni</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Randia pseudozosterops</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Neomixis tenella</i>	1	1	1			
<i>Neomixis t. tenella</i>				1	1	1
<i>Neomixis t. orientalis</i>				1	1	1
<i>Neomixis t. debilis</i>				1	1	1
<i>Neomixis t. decaryi</i>				1	1	1

Taxons	Espèce			Taxon (espèce et sous-espèce)		
	total	autochtone	endémique	total	autochtone	endémique
<i>Neomixis viridis</i>	1	1	1			
<i>Neomixis v. viridis</i>				1	1	1
<i>Neomixis v. delacouri</i>				1	1	1
<i>Neomixis striatigula</i>	1	1	1			
<i>Neomixis s. striatigula</i>				1	1	1
<i>Neomixis s. sclateri</i>				1	1	1
<i>Neomixis s. pallidior</i>				1	1	1
<i>Cisticola cherina</i>	1	1	1	1	1	1
<b>F. Bernieridae</b>						
<i>Cryptosylvicola randrianasoloi</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Hartertula flavoviridis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Oxylabes madagascariensis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Thamnornis chloropetoides</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Crossleyia xanthophrys</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Bernieria madagascariensis</i>	1	1	1			
<i>Bernieria m. madagascariensis</i>				1	1	1
<i>Bernieria m. inceleber</i>				1	1	1
<i>Xanthomixis zosterops</i>	1	1	1			
<i>Xanthomixis z. zosterops</i>				1	1	1
<i>Xanthomixis z. fulvescens</i>				1	1	1
<i>Xanthomixis z. maroantsetrae</i>				1	1	1
<i>Xanthomixis z. andapae</i>				1	1	1
<i>Xanthomixis z. ankafanae</i>				1	1	1
<i>Xanthomixis apperti</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Xanthomixis tenebrosa</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Xanthomixis cinereiceps</i>	1	1	1	1	1	1
<b>F. Monarchidae</b>						
<i>Terpsiphone mutata</i>	1	1				
<i>Terpsiphone m. mutata</i>				1	1	1
<b>F. Nectariniidae</b>						
<i>Nectarinia souimanga</i>	1	1				
<i>Nectarinia s. souimanga</i>				1	1	1
<i>Nectarinia s. apolis</i>				1	1	1
<i>Nectarinia notata</i>	1	1				
<i>Nectarinia n. notata</i>				1	1	1
<b>F. Zosteropidae</b>						
<i>Zosterops maderaspatana</i>	1	1				
<i>Zosterops m. maderaspatana</i>				1	1	
<i>Zosterops borbonicus</i>	1			1		
<b>F. Oriolidae</b>						
<i>Oriolus oriolus</i>	1			1		
<b>F. Vangidae</b>						
<i>Calicalicus madagascariensis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Calicalicus rufocarpalis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Schetba rufa</i>	1	1	1			
<i>Schetba r. rufa</i>				1	1	1
<i>Schetba r. occidentalis</i>				1	1	1

Taxons	Espèce			Taxon (espèce et sous-espèce)		
	total	autochtone	endémique	total	autochtone	endémique
<i>Vanga curvirostris</i>	1	1	1			
<i>Vanga c. curvirostris</i>				1	1	1
<i>Vanga c. cetera</i>				1	1	1
<i>Xenopirostris xenopirostris</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Xenopirostris damii</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Xenopirostris polleni</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Falcula palliata</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Artamella viridis</i>	1	1	1			
<i>Artamella v. viridis</i>				1	1	1
<i>Artamella v. annae</i>				1	1	1
<i>Leptopterus chabert</i>	1	1	1			
<i>Leptopterus c. chabert</i>				1	1	1
<i>Leptopterus c. schistocercus</i>				1	1	1
<i>Cyanolanius madagascarinus</i>	1	1				
<i>Cyanolanius m. madagascarinus</i>				1	1	1
<i>Oriolia bernieri</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Euryceros prevostii</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Hypositta corallirostris</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Tylas eduardi</i>	1	1	1			
<i>Tylas e. eduardi</i>				1	1	1
<i>Tylas e. albigularis</i>				1	1	1
<i>Pseudobias wardi</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Mystacornis crossleyi</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Newtonia brunneicauda</i>	1	1	1			
<i>Newtonia b. brunneicauda</i>				1	1	1
<i>Newtonia b. monticola</i>				1	1	1
<i>Newtonia amphichroa</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Newtonia archboldi</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Newtonia fanovanae</i>	1	1	1	1	1	1
<b>F. Dicruridae</b>						
<i>Dicrurus forficatus</i>	1	1				
<i>Dicrurus f. forficatus</i>				1	1	1
<b>F. Corvidae</b>						
<i>Corvus albus</i>	1	1		1	1	
<b>F. Sturnidae</b>						
<i>Creatophora cinerea</i>	1			1		
<i>Acridotheres tristis</i>	1					
<i>Acridotheres t. tristis</i>				1		
<i>Hartlaubius auratus</i>	1	1	1	1	1	1
<b>F. Passeridae</b>						
<i>Passer domesticus</i>	1			1		
<b>F. Ploceidae</b>						
<i>Ploceus nelicourvi</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Ploceus sakalava</i>	1	1	1			
<i>Ploceus s. sakalava</i>				1	1	1
<i>Ploceus s. minor</i>				1	1	1
<i>Foudia madagascariensis</i>	1	1	1	1	1	1

Taxons	Espèce			Taxon (espèce et sous-espèce)		
	total	autochtone	endémique	total	autochtone	endémique
<i>Foudia omissa</i>	1	1	1	1	1	1
<b>F. Estrildidae</b>						
<i>Estrilda astrild</i>	1			1		
<i>Lonchura nana</i>	1	1	1	1	1	1
<b>Total Aves .....</b>	<b>292</b>	<b>203</b>	<b>108</b>	<b>317</b>	<b>233</b>	<b>170</b>

Tableau A2. Faune mammalienne terrestre actuelle de Madagascar conformément à la systématique adoptée dans NOE 4D.

(F. = Famille ; les espèces ou sous-espèces autochtones sont celles qui se reproduisent et survivent à Madagascar mais qui n'ont pas été introduites par l'Homme ; les espèces endémiques sont distribuées exclusivement à Madagascar)

Taxons	Espèce			Taxon (espèce et sous-espèce)		
	total	autochtone	endémique	total	autochtone	endémique
<b>Ordre Afrosoricida</b>						
F. Tenrecidae						
<i>Geogale aurita</i>	1	1	1			
<i>Geogale a. aurita</i>				1	1	1
<i>Geogale aurita orientalis</i>				1	1	1
<i>Limnogale mergulus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microgale brevicaudata</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microgale grandidieri</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microgale cowani</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microgale jobihely</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microgale dobsoni</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microgale drouhardi</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microgale dryas</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microgale fotsifotsy</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microgale gracilis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microgale gymnorhyncha</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microgale jenkinsae</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microgale longicaudata</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microgale majori</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microgale principula</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microgale monticola</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microgale nasoloi</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microgale parvula</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microgale pusilla</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microgale soricoides</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microgale taiva</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microgale talazaci</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microgale thomasi</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Oryzorictes hova</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Oryzorictes tetradactylus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Echinops telfairi</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Hemicentetes semispinosus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Hemicentetes nigriceps</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Setifer setosus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Tenrec ecaudatus</i>	1	1	1	1	1	1
<b>Sous total Afrosoricida .....</b>	<b>31</b>	<b>31</b>	<b>31</b>	<b>32</b>	<b>32</b>	<b>32</b>
<b>Ordre Primata</b>						
<b>Infra Ordre Lemuriformes</b>						
F. Cheirogaleidae						
<i>Allocebus trichotis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Cheirogaleus adipicaudatus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Cheirogaleus crossleyi</i>	1	1	1	1	1	1

Taxons	Espèce			Taxon (espèce et sous-espèce)		
	total	autochtone	endémique	total	autochtone	endémique
<i>Cheirogaleus major</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Cheirogaleus medius</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Cheirogaleus minusculus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Cheirogaleus ravus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Cheirogaleus sibreei</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microcebus berthae</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microcebus lehilahytsara</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microcebus griseorufus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microcebus murinus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microcebus myoxinus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microcebus macarthurii</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microcebus ravelobensis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microcebus bongolavensis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microcebus danfossi</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microcebus rufus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microcebus mittermeieri</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microcebus jollyae</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microcebus gerpi</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microcebus sambiranensis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microcebus arnholdi</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microcebus simmonsii</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microcebus mamiatra</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microcebus margotmarshae</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Microcebus tavaratra</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Mirza coquereli</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Mirza zaza</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Phaner furcifer</i>	1	1	1			
<i>Phaner f. furcifer</i>				1	1	1
<i>Phaner furcifer parienti</i>				1	1	1
<i>Phaner furcifer electromontis</i>				1	1	1
<i>Phaner furcifer pallescens</i>				1	1	1
F. Lemuridae						
<i>Eulemur coronatus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Eulemur fulvus</i>	1	1	1			
<i>Eulemur fulvus cinereiceps</i>				1	1	1
<i>Eulemur fulvus fulvus</i>				1	1	1
<i>Eulemur fulvus rufus</i>				1	1	1
<i>Eulemur fulvus rufifrons</i>				1	1	1
<i>Eulemur fulvus albifrons</i>				1	1	1
<i>Eulemur fulvus sanfordi</i>				1	1	1
<i>Eulemur fulvus collaris</i>				1	1	1
<i>Eulemur macaco</i>	1	1	1			
<i>Eulemur m. macaco</i>				1	1	1
<i>Eulemur macaco flavifrons</i>				1	1	1
<i>Eulemur mongoz</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Eulemur rubriventer</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Hapalemur aureus</i>	1	1	1	1	1	1

Taxons	Espèce			Taxon (espèce et sous-espèce)		
	total	autochtone	endémique	total	autochtone	endémique
<i>Hapalemur griseus</i>	1	1	1			
<i>Hapalemur g. griseus</i>				1	1	1
<i>Hapalemur g. occidentalis</i>				1	1	1
<i>Hapalemur g. gilberti</i>				1	1	1
<i>Hapalemur g. ranomafanensis</i>				1	1	1
<i>Hapalemur g. alaotrensis</i>				1	1	1
<i>Hapalemur g. meridionalis</i>				1	1	1
<i>Prolemur simus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Lemur catta</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Varecia variegata</i>	1	1	1			
<i>Varecia v. variegata</i>				1	1	1
<i>Varecia variegata rubra</i>				1	1	1
F. Lepilemuridae						
<i>Lepilemur dorsalis</i>	1	1	1			
<i>Lepilemur d. dorsalis</i>				1	1	1
<i>Lepilemur d. septentrionalis</i>				1	1	1
<i>Lepilemur d. sahamalazensis</i>				1	1	1
<i>Lepilemur d. mittermeieri</i>				1	1	1
<i>Lepilemur d. ahmansonorum</i>				1	1	1
<i>Lepilemur d. tymerlachsoni</i>				1	1	1
<i>Lepilemur d. ankaranensis</i>				1	1	1
<i>Lepilemur d. milanoii</i>				1	1	1
<i>Lepilemur edwardsi</i>	1	1	1			
<i>Lepilemur e. edwardsi</i>				1	1	1
<i>Lepilemur e. grewcockorum</i>				1	1	1
<i>Lepilemur e. otto</i>				1	1	1
<i>Lepilemur leucopus</i>	1	1	1			
<i>Lepilemur l. leucopus</i>				1	1	1
<i>Lepilemur l. petteri</i>				1	1	1
<i>Lepilemur microdon</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Lepilemur seali</i>	1	1	1			
<i>Lepilemur s. seali</i>				1	1	1
<i>Lepilemur s. scottorum</i>				1	1	1
<i>Lepilemur s. hollandorum</i>				1	1	1
<i>Lepilemur mustelinus</i>	1	1	1			
<i>Lepilemur m. mustelinus</i>				1	1	1
<i>Lepilemur m. betsileo</i>				1	1	1
<i>Lepilemur m. jamesorum</i>				1	1	1
<i>Lepilemur m. fleuretae</i>				1	1	1
<i>Lepilemur wrightae</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Lepilemur ruficaudatus</i>	1	1	1			
<i>Lepilemur r. ruficaudatus</i>				1	1	1
<i>Lepilemur r. hubbardorum</i>				1	1	1
<i>Lepilemur r. randrianasoli</i>				1	1	1
<i>Lepilemur r. aeeclis</i>				1	1	1
F. Indriidae						
<i>Avahi laniger</i>	1	1	1			

Taxons	Espèce			Taxon (espèce et sous-espèce)		
	total	autochtone	endémique	total	autochtone	endémique
<i>Avahi l. laniger</i>				1	1	1
<i>Avahi l. mooreorum</i>				1	1	1
<i>Avahi peyrierasi</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Avahi peyrierasi betsileo</i>				1	1	1
<i>Avahi meridionalis</i>	1	1	1			
<i>Avahi m. meridionalis</i>				1	1	1
<i>Avahi m. ramanantsoavana</i>				1	1	1
<i>Avahi occidentalis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Avahi unicolor</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Avahi cleesei</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Indri indri</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Propithecus diadema</i>	1	1	1			
<i>Propithecus d. diadema</i>				1	1	1
<i>Propithecus d. edwardsi</i>				1	1	1
<i>Propithecus d. perrieri</i>				1	1	1
<i>Propithecus d. candidus</i>				1	1	1
<i>Propithecus tattersalli</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Propithecus verreauxi</i>	1	1	1			
<i>Propithecus v. verreauxi</i>				1	1	1
<i>Propithecus v. deckeni</i>				1	1	1
<i>Propithecus v. coronatus</i>				1	1	1
<i>Propithecus v. coquereli</i>				1	1	1
<b>F. Daubentoniidae</b>						
<i>Daubentonia madagascariensis</i>	1	1	1	1	1	1
<b>Sous-ordre Catarrhini</b>						
<b>F. Hominidae</b>						
<i>Homo sapiens</i>	1	1				
<i>Homo s. sapiens</i>				1	1	
<b>Sous total Primata .....</b>	<b>60</b>	<b>60</b>	<b>59</b>	<b>103</b>	<b>103</b>	<b>102</b>
<b>Ordre Lagomorpha</b>						
<b>F. Leporidae</b>						
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	1			1		
<b>Ordre Soricomorpha</b>						
<b>F. Soricidae</b>						
<i>Suncus madagascariensis</i>	1	1		1	1	
<i>Suncus murinus</i>	1			1		
<b>Ordre Chiroptera</b>						
<b>Sous-ordre Yinpterochiroptera</b>						
<b>F. Pteropodidae</b>						
<i>Pteropus rufus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Eidolon dupreanum</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Rousettus madagascariensis</i>	1	1	1	1	1	1
<b>F. Hipposideridae</b>						
<i>Hipposideros commersoni</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Triaenops menamena</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Paratriaenops furculus</i>	1	1		1	1	

Taxons	Espèce			Taxon (espèce et sous-espèce)		
	total	autochtone	endémique	total	autochtone	endémique
<i>Paratriaenops auritus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Paratriaenops pauliani</i>	1	1		1	1	
<b>Sous-ordre Yangochiroptera</b>						
F. Emballonuridae						
<i>Emballonura atrata</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Emballonura tiavato</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Coleura afra</i>	1	1		1	1	
<i>Taphozous mauritanus</i>	1	1	1	1	1	1
F. Nycteridae						
<i>Nycteris madagascariensis</i>	1	1	1	1	1	1
F. Molossidae						
<i>Mormopterus jugularis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Tadarida fulminans</i>	1	1				
<i>Tadarida f. fulminans</i>				1	1	1
<i>Mops leucostigma</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Mops midas</i>	1	1				
<i>Mops midas miarensis</i>				1	1	1
<i>Mops condylurus</i>	1	1		1	1	
<i>Chaerephon pusilla</i>	1	1		1	1	
<i>Chaerephon pumilus</i>	1	1		1	1	
<i>Chaerephon atsinanana</i>	1	1		1	1	
<i>Chaerephon leucogaster</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Chaerephon jobimena</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Otomops madagascariensis</i>	1	1	1	1	1	1
F. Vespertilionidae						
<i>Myotis goudoti</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Pipistrellus hesperidus</i>	1	1		1	1	
<i>Pipistrellus raceyi</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Neoromicia matroka</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Neoromicia malagasyensis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Neoromicia nanus</i>	1	1		1	1	
<i>Neoromicia melckorum</i>	1	1		1	1	
<i>Scotophilus robustus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Scotophilus borbonicus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Scotophilus tandrefana</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Scotophilus marovaza</i>	1	1	1	1	1	1
F. Miniopteridae						
<i>Miniopterus aelleni</i>	1	1		1	1	
<i>Miniopterus manavi</i>	1	1		1	1	
<i>Miniopterus brachytragos</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Miniopterus mahafaliensis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Miniopterus majori</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Miniopterus gleni</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Miniopterus griffithsi</i>	1	1	1	1	1	1

Taxons	Espèce			Taxon (espèce et sous-espèce)		
	total	autochtone	endémique	total	autochtone	endémique
F. Myzopodidae						
<i>Myzopoda aurita</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Myzopoda schliemanni</i>	1	1	1	1	1	1
<b>Sous total Chiroptera .....</b>	<b>44</b>	<b>44</b>	<b>30</b>	<b>44</b>	<b>44</b>	<b>32</b>
<b>Ordre Carnivora</b>						
F. Eupleridae						
<i>Galidia elegans</i>	1	1	1			
<i>Galidia e. elegans</i>				1	1	1
<i>Galidia elegans occidentalis</i>				1	1	1
<i>Galidia elegans dambrensis</i>				1	1	1
<i>Galidictis fasciata</i>	1	1	1			
<i>Galidictis f. fasciata</i>				1	1	1
<i>Galidictis fasciata striata</i>				1	1	1
<i>Galidictis grandidieri</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Mungotictis decemlineata</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Salanoia concolor</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Salanoia durrelli</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Cryptoprocta ferox</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Eupleres goudotii</i>	1	1	1			
<i>Eupleres g. goudotii</i>				1	1	1
<i>Eupleres goudotii major</i>				1	1	1
<i>Fossa fossana</i>	1	1	1	1	1	1
F. Viverridae						
<i>Viverricula indica</i>	1			1		
F. Felidae						
<i>Felis catus</i>	1			1		
<i>Felis silvestris</i>	1			1		
F. Canidae						
<i>Canis lupus</i>	1					
<i>Canis lupus familiaris</i>				1		
<b>Sous total Carnivora .....</b>	<b>13</b>	<b>9</b>	<b>9</b>	<b>17</b>	<b>13</b>	<b>13</b>
<b>Ordre Artiodactyla</b>						
F. Suidae						
<i>Potamochoerus larvatus</i>	1			1		
<i>Sus scrofa</i>	1					
<i>Sus scrofa domesticus</i>				1		
F. Cervidae						
<i>Rusa timorensis</i>	1			1		
<i>Dama dama</i>	1			1		
F. Bovidae						
<i>Bos taurus</i>	1			1		
<i>Capra hircus</i>	1			1		
<i>Ovis aries</i>	1			1		
<b>Ordre Perissodactyla</b>						
F. Equidae						
<i>Equus asinus</i>	1			1		

Taxons	Espèce			Taxon (espèce et sous-espèce)		
	total	autochtone	endémique	total	autochtone	endémique
<i>Equus caballus</i>	1			1		
<b>Ordre Rodentia</b>						
F. Nesomyidae						
<i>Brachytarsomys albicauda</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Brachytarsomys villosa</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Brachyuromys betsileoensis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Brachyuromys ramirohitra</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Eliurus antsingy</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Eliurus ellermani</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Eliurus grandidieri</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Eliurus majori</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Eliurus danieli</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Eliurus minor</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Eliurus myoxinus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Eliurus penicillatus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Eliurus petteri</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Eliurus tanala</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Eliurus webbi</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Eliurus carletoni</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Gymnuromys roberti</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Hypogeomys antimena</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Macrotarsomys bastardi</i>	1	1	1			
<i>Macrotarsomys b. bastardi</i>				1	1	1
<i>Macrotarsomys b. occidentalis</i>				1	1	1
<i>Macrotarsomys ingens</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Macrotarsomys petteri</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Monticolomys koopmani</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Nesomys audeberti</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Nesomys lambertoni</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Nesomys rufus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Voalavo antsahabensis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Voalavo gymnocaudus</i>	1	1	1	1	1	1
F. Muridae						
<i>Mus musculus gentilulus</i>	1			1		
<i>Rattus norvegicus</i>	1			1		
<i>Rattus rattus</i>	1			1		
F. Caviidae						
<i>Cavia porcellus</i>	1			1		
Sous total Rodentia .....	31	27	27	32	28	28
<b>Total Mammalia.....</b>	<b>191</b>	<b>172</b>	<b>156</b>	<b>240</b>	<b>221</b>	<b>207</b>

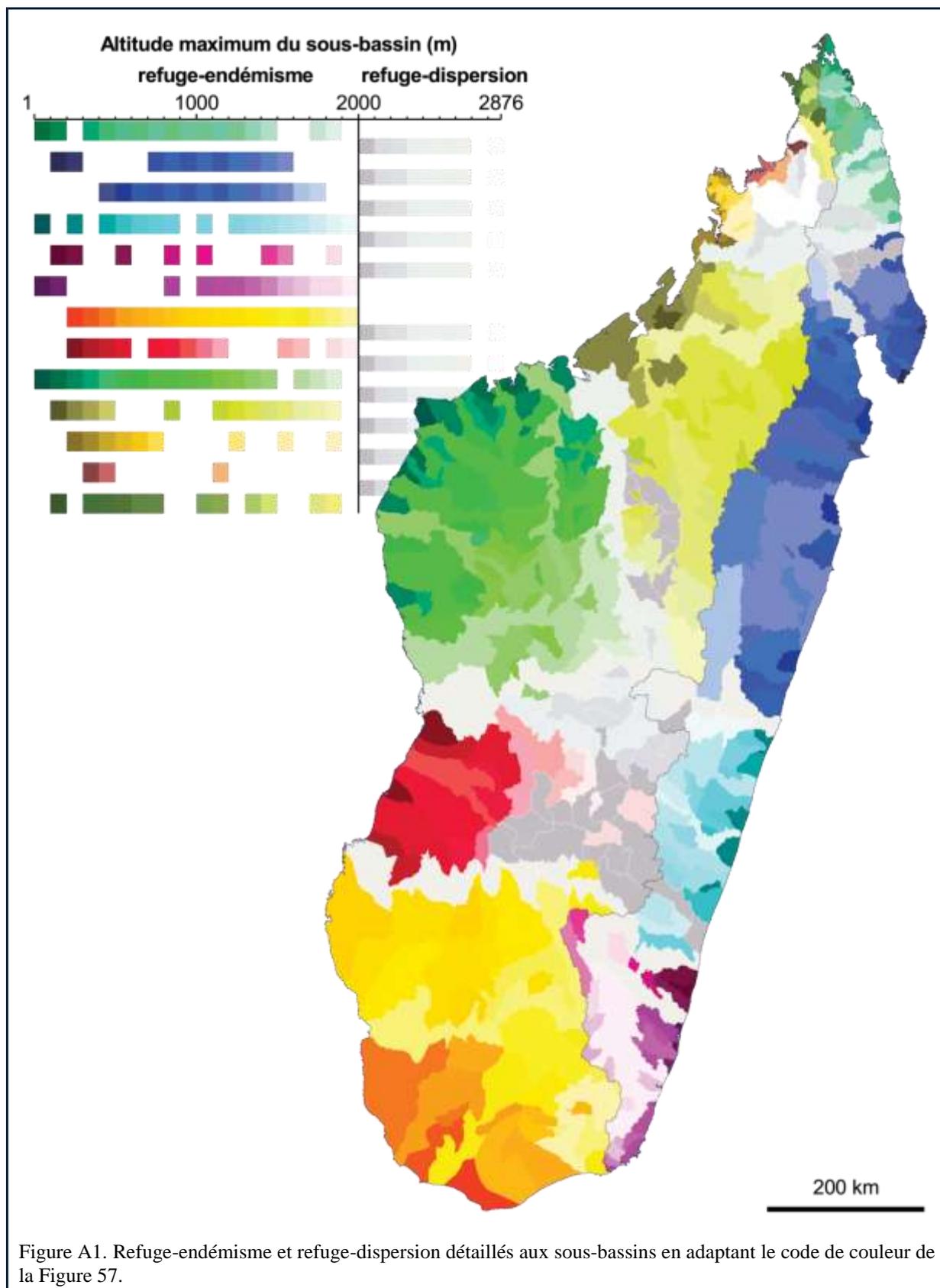


Figure A1. Refuge-endémisme et refuge-dispersion détaillés aux sous-bassins en adaptant le code de couleur de la Figure 57.

# 'BIOGEOGRAPHIC EVOLUTION OF MADAGASCAR'S MICROENDEMIC BIOTA'. ANALYSE ET DECONSTRUCTION

## Résumé

Les oscillations paléoclimatiques au cours du Pléistocène et leur influence sur les bilans hydriques stationnels ont été considérées à Madagascar. La disponibilité en eau est l'élément majeur de la vie végétale et animale. À partir de travaux publiés en 2006, un modèle intégrant des aspects écologiques et géomorphologiques dans un contexte de changement climatique est considéré pour identifier les régions qui pouvaient présenter un bilan hydrique stationnel positif, indispensable à la survie de la faune et de la flore sylvoles au cours des périodes les plus sèches, et l'évolution de ce bilan lorsque le climat redevenait chaud et humide. Le modèle a été appliqué à la biogéographie des lémuriers de Madagascar, et plus particulièrement à une région sédimentaire du versant occidental de l'île, pour expliquer le centre d'endémisme du Menabe Central, entre les bassins versants des fleuves Tsiribihina et Mangoky.

Mots clefs : bilan hydrique stationnel ; oscillations paléoclimatiques ; Pléistocène ; bassins versants ; terrains sédimentaires ; géomorphologie ; biogéographie ; chorologie

## Abstract

Pleistocene paleoclimatic oscillations have had a major influence on the hydrological balance in Madagascar, from the scale of individual sites to watersheds. Water availability is one of the major component for the life of plants and animals life. Based on previous research published in 2006, a model is considered which has been enriched, and encompasses ecological and geomorphological features in the context of changing climate to identify areas where water remained available during the driest periods, but also how availability increased again when climatic conditions become warmer and wetter. This model is applied to a portion of Western Madagascar encompassing the Tsiribihina and Mangoky watersheds and the Central Menabe center of endemism to describe the mechanism leading to landscape-level evolution and especially the distribution patterns observed today of some of the island's endemic animal species, comparing narrowly vs. broadly endemic taxa.

Key words: hydrological balance; paleoclimatic oscillations; Pleistocene; watersheds; sedimentary; geomorphology; biogeography; chorology