# Diversité et écologie des petits mammifères dans les habitats forestiers et anthropiques du District de Moramanga, Centre-est de Madagascar

### Toky M. Randriamoria<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Domaine Sciences et Technologies, Université d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101, Madagascar <sup>2</sup>Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar

E-mail: tokilaci@yahoo.fr

### Résumé

Des captures de petits mammifères non-volants ont été entreprises dans quatre sites forestiers, cinq sites villages et deux sites combinant ces types d'habitats dans le District de Moramanga, Centre-est de Madagascar. Les études ont été menées à partir du mois de juillet 2013 jusqu'en février 2015. Deux techniques d'échantillonnages ont été utilisées : les trous-pièges et les pièges standards. Au total, 25 espèces de petits mammifères ont été répertoriées parmi lesquelles 13 Tenrecidae endémiques, deux Soricidae introduites et dix Rodentia dont sept endémiques (sous-famille des Nesomyinae) et trois introduites (famille des Muridae). Dans les sites forestiers, 22 espèces ont été recensées dont 12 Tenrecidae, une Soricidae, six Nesomyinae et trois Muridae. Dans les sites villages, 12 espèces ont été enregistrées dont six Tenrecidae, deux Soricidae, une Nesomyinae et trois Muridae. Dans les sites combinant forêt et village, 20 espèces sont présentes, à savoir dix espèces de Tenrecidae, deux Soricidae, cinq Nesomyinae et trois Muridae. Cette étude fournit des informations écologiques supplémentaires sur les petits mammifères des sites visités et montre que les villages également abritent des communautés de petits mammifères endémiques, notamment les Tenrecidae. Des données sur la démographie des populations dans les sites étudiés sont aussi exposées.

**Mots-clés :** Tenrecidae, Nesomyinae, Muridae, Soricidae, forêt, village, Région d'Alaotra-Mangoro

### **Extended abstract**

Field inventories of non-flying small mammals were carried out at 11 different sites in the Moramanga District, central eastern Madagascar, which included

four humid forest sites (Antavibe, Avondrona, Lakato, and Sahandambo), five village sites (Antanambao, Antsahatsaka, Antsirinala, Ambalafary, and Maridaza), and two sites combining forest and village (Besakay and Sahavarina). The fieldwork was conducted between July 2013 and February 2015 and the majority of sites were sampled both during the rainy and dry seasons. Two techniques were employed to capture small mammals: pit-fall traps and standard live traps. At each site, three pit-fall trap lines and 120 standard live-traps (distributed into 10 trap lines) were used during five night traps.

In total, 25 small mammal species were recorded, including 13 members of the endemic Family Tenrecidae (Order Afrosoricida), two introduced species of the Family Soricidae (Order Soricomorpha), and 10 rodents (Order Rodentia) species, seven of the endemic Subfamily Nesomyinae and three introduced of the Family Muridae. In forested sites, 22 species were captured (12 Tenrecidae, one Soricidae, six Nesomyinae, and three Muridae). In village sites, 12 species were recorded (six Tenrecidae, two Soricidae, one Nesomyinae, and three Muridae). In sites combining forest-village, 20 species were trapped (10 Tenrecidae, two Soricidae, five Nesomyinae, and three Muridae).

Among the endemic species, six Tenrecidae were present both in forest and village habitats, whereas only one Nesomyinae species (*Brachyuromys betsileoensis*) was trapped in a village setting. Among the Tenrecidae, *Microgale majori* was captured on several occasions in anthropogenic habitats and these records are the first for this species in such settings.

For each of the three types of trapping sites, significant seasonal variation in age structure was present for murid rodents, particularly *Rattus rattus*. For this species, juveniles and subadults were proportionately dominant during the dry season, whereas adults were more common during the rainy season. However, based on data from these field surveys and other studies in the Moramanga area, *R. rattus* can reproduce throughout the year. For endemic species, significant seasonal variation in age structure was found for tenrecids in village

settings, with adults being dominant during the wet season. With respect to sex ratios, significant seasonal variation was detected in R. rattus, with males being more common during the rainy season.

This study provides new information on measures of species richness for numerous sites and insight into seasonal variation of small mammal activity. Contrary to the context presented in the literature, village settings constitute a zone where a few species of endemic Malagasy small mammals species can be found, rather than exclusively in native forests. These records provide some new insights into the ecological requirements and natural history of Malagasy small mammals.

Key words: Tenrecidae, Nesomyinae, Muridae, Soricidae, forest, village, Région d'Alaotra-Mangoro

### Introduction

Madagascar est réputé pour sa biodiversité dont une grande partie est endémique : c'est en particulier le cas des petits mammifères non volants. En effet, parmi les 64 espèces rencontrées dans la Grande île, 59 sont endémiques (Soarimalala & Goodman, 2011). Les espèces endémiques appartiennent à deux groupes monophylétiques que sont les rongeurs de la sous-famille des Nesomyinae (famille des Nesomyidae, ordre des Rodentia) (Musser & Carleton, 2005), et les tenrecs de la famille des Tenrecidae (ordre des Afrosoricida) (Bronner & Jenkins, 2005), qui dans l'Est de Madagascar sont composés de deux sous-familles, les tenrecs épineux (Tenrecinae) et tenrecs à poils doux (Oryzorictinae). D'autre part, trois espèces de rongeurs de la sousfamille des Murinae (famille des Muridae, ordre des Rodentia), à savoir Rattus rattus, R. norvegicus et Mus musculus, et deux espèces de musaraigne de la famille des Soricidae, Suncus etruscus et S. murinus (famille des Soricidae, ordre des Soricomorpha) ont été introduites par l'homme sur la Grande île (Omar et al., 2011; Soarimalala & Goodman, 2011).

Selon les littératures (revue dans Soarimalala & Goodman, 2011), la majorité des petits mammifères endémiques de Madagascar ne sont connues que dans les formations forestières naturelles, incluant le bush épineux. Les forêts humides orientales possèdent en particulier une diversité spécifique de micromammifères plus élevée que celles des autres types de forêt (Soarimalala & Goodman, 2011). Cependant, quelques recherches mentionnent la présence de petits mammifères malgaches endémiques dans des habitats modifiés et ouverts. Par exemple, le rongeur Eliurus webbi (sous-famille des Nesomyinae) a été recensé dans un habitat forestier dégradé et de basse altitude associé avec des plantations exotiques (Rakotondravony et al., 1998). A l'opposé, les espèces introduites sont principalement synanthropiques, vivant à proximité de l'homme et des habitats modifiés par ce dernier. Toutefois, R. rattus est également capable de coloniser différents types d'habitats naturels forestiers non perturbés ou dégradés, alors que la musaraigne S. etruscus est plutôt connue dans la forêt sèche caducifoliée, le bush épineux et rarement dans les forêts humides sempervirentes (Soarimalala & Goodman, 2011).

De nos jours, les forêts humides orientales de Madagascar ne cessent de diminuer en termes de surface à cause des défrichements où d'autres types d'habitats secondaires prennent place. A titre d'illustration, à travers la Région d'Alaotra-Mangoro, c'est le District de Moramanga qui abrite le plus de forêts naturelles avec une surface estimée à plus de 170 000 ha, et un taux de déforestation annuel de l'ordre de 0,5 % entre 2000 et 2005 (MEFT, USAID & CI, 2009). En général, la forêt naturelle est remplacée par des champs de cultures ou des formations végétales secondaires comme les savoka (Humbert, 1965). Ces modifications affecteraient d'avantage les espèces de petits mammifères spécialistes et moins tolérantes que celles qui sont généralistes (Nupp & Swihart, 2000).

Pendant les dernières décennies, la plupart des investigations sur les petits mammifères endémiques ont été menées dans les habitats forestiers mais peu d'études ont été effectuées dans des habitats anthropiques. Cela aurait entraîné un manque d'informations précises sur les habitats ouverts et la tolérance écologique des espèces de petits mammifères endémiques.

Basé sur ces différents contextes, la présente étude vise à documenter la diversité et l'écologie des petits mammifères dans les habitats forestiers et anthropiques du District de Moramanga. Des échantillonnages simultanés des forêts et des villages, et l'utilisation des trous-pièges dans des habitats où cette technique a été rarement utilisée auparavant sont abordés ici. Les objectifs spécifiques consistent ainsi à évaluer la richesse spécifique, l'abondance relative et quelques paramètres démographiques des petits mammifères non-volants dans des sites forêts, des sites villages et des sites combinant forêt-village.

## Méthodologie

### Sites et périodes d'études

Les études ont été menées dans 11 sites du District de Moramanga, Région d'Alaotra-Mangoro, situé dans la partie Centre-est de Madagascar (Figure 1). Afin de répondre aux objectifs fixés, les sites ont été répartis en trois catégories : les forêts naturelles, les villages et les combinaisons entre les forêts naturelles et les villages. Les échantillonnages ont été effectués du mois de juillet 2013 au mois de février 2015 en tenant compte des variations saisonnières (Tableau 1). La saison sèche s'étend de juillet à octobre et la saison humide de décembre à avril. Chaque site a été exploré pendant les deux saisons, à l'exception de la forêt de Sahandambo, des villages d'Antsirinala et de Maridaza.

### Méthodes de piégeage des petits mammifères

Deux méthodes de piégeage utilisées par plusieurs chercheurs à Madagascar depuis presque trente années, ont été appliquées : les trous-pièges et les pièges standards (Soarimalala & Goodman, 2011). Dans chaque type d'habitat, les deux techniques de piégeage ont été simultanément adoptées pendant cinq nuits consécutives afin d'évaluer au mieux la richesse spécifique.

### Trous-pièges ou « pit-fall »

La description détaillée de la méthode est donnée dans Soarimalala & Goodman (2011). Chaque ligne comporte 11 seaux. Une ligne de trous-pièges a été installée dans chaque type d'habitat. Chaque ligne est contrôlée deux fois par jour : le matin avant 6 heures et dans l'après-midi vers 16 heures. Une nuit-trou-piège correspond à un seau fonctionnel pendant 24 heures de piégeage.

### Pièges standards

Les pièges standards comprennent : des pièges grillagés du type « BTS » (de dimension 30,0 x 10,0 x 10,0 cm), du type « National » (de dimension 39,2 x 12,3 x 12,3 cm) et des pièges en

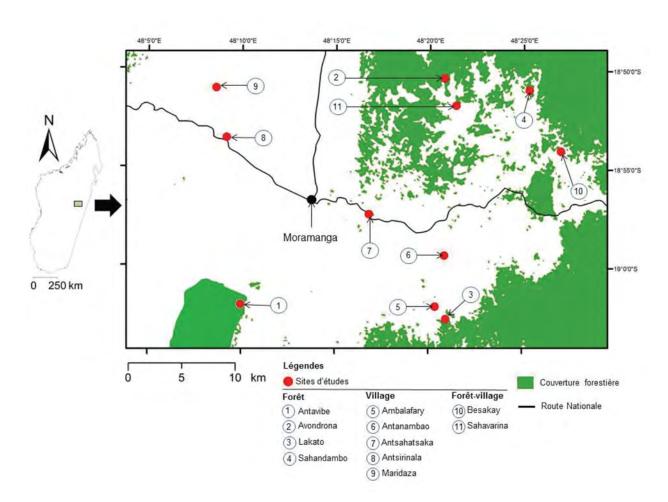


Figure 1. Carte de localisation des 11 sites d'étude dans le District de Moramanga (Source : BD 500 FTM et Royal Botanical Gardens, Kew ; modifiée par Randriamoria, 2016).

Tableau 1. Liste des sites, des périodes d'étude et de la distance des sites par rapport à la forêt la plus proche.

| Type de site               | Nom du site  | Période de visite                              | Commune<br>Rurale    | Fokontany      | Latitude<br>Sud | Longitude<br>Est | Altitude<br>(m) | Distance à la forêt (m) |
|----------------------------|--------------|--|----------------------|----------------|-----------------|------------------|-----------------|-------------------------|
| Forêt naturelle            | Antavibe     | 26-30/09/2014<br>12-16/02/ 2015                | Ambohibary           | Antsily        | 19,03269°       | 48,166°          | 900             | 0                       |
|                            | Avondrona    | 21-25/02/ 2014<br>02-06/08/2014                | Andasibe             | Menalamba      | 18,84042°       | 48,34631°        | 975             | 0                       |
|                            | Lakato       | 31/07-04/08/2013<br>21-25/03/2014              | Ampasimpotsy<br>Gara | Ambodiriana    | 19,04389°       | 48,34861°        | 1010            | 0                       |
|                            | Sahandambo   | 14-18/12/2014                                  | Andasibe             | Mahatsara      | 18,84967°       | 48,47156°        | 1070            | 0                       |
| Village                    | Ambalafary   | 05-09/11/2013<br>12-16/04/2014                 | Ampasimpotsy<br>Gara | Ambodiriana    | 19,03344°       | 48,33897°        | 980             | 2500 à<br>4500          |
|                            | Antanambao   | 25-29/01/2015                                  | Ampasimpotsy<br>Gara | Ambodiriana    | 18,99019°       | 48,347°          | 950             | 2500 à<br>4500          |
|                            | Antsahatsaka | 24-28/08/2013<br>25-29/01/2014                 | Ampasimpotsy<br>Gara | Tsiazompody    | 18,95572°       | 48,7981°         | 940             | 2500 à<br>4500          |
|                            | Antsirinala  | 13-17/09/2013                                  | Ambohibary           | Antsirinala    | 18,89142°       | 48,15278°        | 920             | 8500 à<br>12500         |
|                            | Maridaza     | 06-10/09/2014<br>07-11/01/2015                 | Ambohibary           | Ankarahara     | 18,84964°       | 48,14333°        | 910             | 8500 à<br>12500         |
| Forêt naturelle et village | Besakay      | 6-10/07/2013<br>12-16/01/2014<br>21-25/08/2014 | Andasibe             | Andasifahatelo | 18,90117°       | 48,45°           | 985             | 0 à 500                 |
|                            | Sahavarina   | 07-11/03/2014<br>17-21/07/2014                 | Andasibe             | Menalamba      | 18,86342°       | 48,35664°        | 925             | 0 à 500                 |

tôle d'aluminium du type « Sherman » (de dimension 22,5 x 8,6 x 7,4 cm). Dans chaque site étudié, 120 pièges répartis dans dix lignes ont été mis en place. Chaque ligne est ainsi composée de 12 pièges (quatre de chaque type) dont l'alternance se fait comme suit : BTS-National-Sherman, etc. La distance entre deux pièges successifs est de 8 à 12 m environ. Deux lignes adjacentes sont distantes d'une soixantaine de mètres en moyenne afin d'échantillonner les différents types d'habitats existants. Dans les forêts naturelles, deux pièges Sherman par ligne ont été placés au-dessus du sol (par exemple sur un tronc d'arbre incliné ou sur une liane) afin d'augmenter les probabilités de capturer les espèces à mœurs arboricoles ou semi-arboricoles. Les autres types de pièges ont été installés au niveau du sol près des microhabitats potentiels pour les micromammifères (par exemple, le long d'un tronc d'arbre tombé, au pied d'un arbre devant des terriers récents, dans une touffe de graminées). Par ailleurs, dans les villages, tous les pièges sont placés à même le sol.

Chaque piège est installé à un endroit fixe et marqué à l'aide de ruban fluorescent à numéro unique et séquentiel. Les pièges sont appâtés avec un mélange de beurre de cacahuète et du manioc frais. Le contrôle des pièges est effectué le matin à l'aube et dans l'après-midi durant lequel les appâts sont renouvelés. Une nuit-piège correspond à un piège ouvert pendant 24 h.

#### Habitats échantillonnés

Basé sur des photos satellitaires, chaque site a été d'abord cartographié dans un carré de 700 x 700 m de côtés, dans lequel les lignes de piégeage ont été localisées à l'aide d'un GPS et repositionnées au même endroit à chaque saison. Pour les sites forestiers, l'habitat est la forêt humide sempervirente de moyenne altitude (800-1800 m) (Du Puy & Moat, 1996). Dans les villages, les habitats suivants ont été échantillonnés:

- les champs.
- les tavy : terme malgache désignant les cultures sur brûlis (Humbert, 1965), en général, destinées à la riziculture non irriguée.
- les savoka : terme malgache désignant les formations végétales secondaires au stade de régénération avancée, après la pratique du tavy (Humbert, 1965). Il s'agit de peuplements de plantes endémiques pionnières et héliophiles, entre autres Aframomum angustifolium (Zingiberaceae), Erica sp. (Ericaceae) et Harungana madagascarensis (Hypericaceae), mélangés à des plantes introduites envahissantes comme Clidemia hirta (Melastomataceae) et Lantana camara (Verbenaceae). C'est une végétation généralement dense et basse, à croissance rapide.
- des savanes : dues à des défrichements abandonnés et composées essentiellement par

des espèces d'herbes rudérales et introduites comme Eulalia villosa, Heteropogon contortus, Imperata Hyparrhenia rufa, cylindrica Sporobolus indicus (Poaceae) (Moat & Smith, 2007). Les savanes sont parfois parsemées d'arbres et d'arbustes introduits tels que Pinus (Pinaceae) et Eucalyptus (Myrtaceae).

• des plantations d'arbres introduits (Eucalyptus, Mimosa et Pinus).

Pour les trous-pièges, dans les sites forestiers, trois lignes ont été respectivement installées dans une vallée, sur un versant et sur une crête. Dans les sites village et forêt-village, une ligne par habitat a été installée, c'est-à-dire les trois lignes ont été réparties dans les différents habitats identifiés comme les savoka et les champs. Concernant les pièges standards, dans les forêts, les dix lignes de piégeages ont été réparties dans les différents types d'habitats disponibles tels que le long des cours d'eaux et suivant la topographie (vallée, versant, crête). Dans le site village, les dix lignes de pièges standards ont été réparties dans les champs de bananiers, de canne à sucre, de maniocs et de maïs, les plantations de bambous, les plantations d'Eucalyptus et de Pinus, la riziculture, la savane et le savoka. Dans certains villages, seuls quelques types de ces habitats sont présents. En général, le type d'habitat reste peu changé entre deux saisons d'échantillonnages. Dans les sites combinant forêtvillage, les dix lignes de pièges standards ont été réparties à la fois dans les habitats villageois et les habitats forestiers. Le Tableau 2 résume les habitats échantillonnés avec les deux techniques de capture dans les sites village et forêt-village.

## Données récoltées Spécimens de référence

Dans chaque site, des échantillons de référence été collectés pour servir de spécimens muséologiques et pour l'identification définitive. Chaque animal capturé est d'abord soumis à une série de mensurations morphologiques externes, pesé, puis le sexe et la classe d'âge sont déterminés à partir des observations du développement des organes génitaux et des caractères reproductifs. Des échantillons de tissus musculaires sont collectés pour d'éventuelles analyses moléculaires. Les spécimens sont déposés à la salle de collection de la Mention Zoologie et Biodiversité Animale (ex-Département de Biologie Animale) de l'Université d'Antananarivo (UADBA).

### Identification des spécimens

Les travaux de Soarimalala & Goodman (2011) sur les petits mammifères de Madagascar ont été principalement utilisés pour l'identification des spécimens, mais aussi ceux de Carleton & Schmidt (1990) et Goodman & Carleton (1996, 1998) pour les rongeurs et MacPhee (1987) et Olson et al. (2004) pour les Tenrecidae, spécifiquement du genre Microgale. D'autre part, les spécimens dans la collection d'UADBA ont été également utilisés comme références.

## Analyse des données Abondance relative (Ar)

Pour les Rodentia, c'est le nombre de nuits-pièges de pièges standards qui est principalement considéré tandis que c'est le nombre de nuits-trous-pièges qui est pris en compte pour les Tenrecidae et les

| Tableau 2. Résumé des habitats échantillonnés pa | ar les trous-pièges et les pièges | standards dans les sites villages et |
|--|-----------------------------------|--------------------------------------|
| forêt-village.                                   |                                   |                                      |

|         | Nom des sites | Trous-pièges<br>1 | Trous-pièges<br>2        | Trous-pièges<br>3           | Pièges standards  |
|---------|---------------|-------------------|--------------------------|-----------------------------|---|
| Village | Ambalafary    | Savoka            | Savoka                   | Eucalyptus sp.              | Eucalyptus sp., savoka, tavy                                      |
|         | Antanambao    | Eucalyptus sp.    | Herbacées/<br>rizière    | Herbacées/<br>canne à sucre | Bananiers, herbacées, savoka                                      |
|         | Antsahatsaka  | Eucalyptus sp.    | Herbacées/<br>rizière    | Ananas, maïs, grenadilles   | Bambous, <i>Erica</i> sp., maniocs, maïs, rizière                 |
|         | Antsirinala   | Eucalyptus sp.    | <i>Erica</i> sp.         | Savane                      | Citronnelle, Eucalyptus sp., Pinus sp., savane, savoka            |
|         | Maridaza      | Savoka            | Savoka                   | Mimosa sp.,<br>Pinus sp.    | Eucalyptus sp., Mimosa sp.,<br>Pinus sp., rizière, savane, savoka |
| Forêt-  | Besakay       | Maniocs, maïs     | Savoka                   | Forêt                       | Forêt, manioc, savoka   |
| Village | Sahavarina    | Forêt             | Savoka/<br>canne à sucre | Erica sp.                   | Forêt, <i>Erica</i> sp., rizière                                  |

Soricidae. L'abondance relative Ar est calculée selon la formule donnée ci-dessous qui est la plus fréquemment utilisée par les chercheurs :

$$Ar = [N / (NP - PED)] \times 100$$

Avec N : Nombre de micromammifères capturés, NP: Nombre de nuits-(trous)-pièges, PED: Nombre de pièges accidentellement fermés ou ayant capturé un animal autre que les micromammifères.

## Richesse spécifique et distance par rapport à une forêt naturelle

Les photos satellitaires sur Google Earth (2015) et du système des aires protégées de Madagascar sur les couvertures forestières ont été consultés. Les distances de sites d'étude par rapport à la forêt naturelle la plus proche ont été alors mesurées (voir Tableau 1). Ensuite, les corrélations entre la richesse spécifique et la distance par rapport à la forêt sont testées (voir section suivante).

### Analyses statistiques

Le test de Chi<sup>2</sup> est utilisé pour analyser les différences de distribution par classe d'âge et par sexe entre la saison sèche et la saison humide. En alternatif au test de Chi<sup>2</sup>, le test non paramétrique de Fisher est utilisé pour des effectifs inférieurs à 5 (Baillergeon, 1984).

Le test de corrélation de Spearman (Dytham, 2011) est utilisé pour voir les corrélations entre la richesse spécifique et la distance par rapport à la forêt naturelle la plus proche. Les analyses statistiques ont été exécutées en utilisant IBM SPSS Statistics, version 21 sous Windows. Le seuil de risque posé est fixé à 0,05.

### Résultats

### Richesse et composition spécifique

En synthétisant les données présentées dans les Tableaux 3 & 4, il est constaté que 25 espèces de petits mammifères ont été répertoriées dans tous les sites. Parmi ces espèces, 13 sont des Tenrecidae endémiques, deux des Soricidae introduites et dix des Rodentia dont sept endémiques (sous-famille des Nesomyinae) et trois introduites (famille des Muridae). Dans les sites forestiers, 22 espèces ont été recensées dont 12 Tenrecidae, une Soricidae, six Nesomyinae et trois Muridae. Dans les sites villages, 12 espèces (six Tenrecidae, deux Soricidae, une Nesomyinae et trois Muridae) ont été enregistrées. En outre, dans les sites combinant forêt et village,

20 espèces sont présentes (10 Tenrecidae, deux Soricidae, cinq Nesomyinae et trois Muridae).

Le plus grand nombre d'espèces (n = 19) a été enregistré à Besakay, un site combinant forêts naturelles et villages. Ensuite viennent les forêts de Lakato et d'Avondrona avec respectivement 16 et 13 espèces. Le site de Sahavarina (site combinant forêt et village) et la forêt de Sahandambo abritent respectivement 11 et 10 espèces. Finalement, parmi les forêts, celle d'Antavibe détient la richesse spécifique minimale avec six espèces. Dans les villages, la richesse spécifique varie entre cinq et dix espèces où les trois espèces de rongeurs introduits (Mus musculus, Rattus norvegicus et R. rattus) et la musaraigne Suncus murinus sont toujours présents. Ainsi, les villages abritent entre une et cinq espèce(s) de Tenrecidae, à l'exception du village d'Antsirinala. A l'inverse, un rongeur endémique (Brachyuromys betsileoensis) n'a été observé qu'à Antsirinala. Les Tenrecidae sont représentés dans presque tous les sites étudiés et avec une diversité plus élevée par rapport aux Rodentia dans les forêts naturelles.

### Richesse spécifique et distance par rapport à une forêt naturelle

Une corrélation négative statistiquement significative (Spearman :  $r_s = -0.60$ , n = 11, P = 0.04) existe entre le nombre total d'espèces dans les sites étudiés et leur distance par rapport à la forêt naturelle la plus proche. Cela signifie que la richesse spécifique diminue au fur et à mesure que le site est éloigné de la forêt. Pour les Tenrecidae, il apparaît une corrélation négative statistiquement significative chez les Oryzorictinae ( $r_s = -0.67$ , n = 11, P = 0.02) mais non pas chez les Tenrecinae ( $r_s = -0.57$ , n = 11, P = 0,06). Autrement dit, la diversité des Oryzorictinae diminue au fur et à mesure que le site est éloigné de la forêt. En ce qui concerne les espèces introduites (Muridae et Soricidae), il existe une corrélation positive et significative ( $r_s = 0.68$ , n = 11, P = 0.01) entre le nombre d'espèces introduites et la distance par rapport à la forêt. Autrement dit, les espèces introduites sont plus nombreuses dans les villages que dans la forêt.

## Espèces endémiques forestières capturées dans les milieux villageois

Quatre espèces d'Oryzorictinae (Microgale cowani, M. majori, M. pusilla et M. thomasi) et une espèce de Rodentia endémique (Brachyuromys betsileoensis) qui sont généralement forestières ont été capturées

**Tableau 3.** Résultats des taux de captures par les trous-pièges. S: saison sèche, H: saison humide et  $^{\star}$ : taxon introduites.

| Type de site   |          |        |              | Forê        | t       |         |             | Village    |            |             |        |              |             |          |        | Forêt-Village |             |             |            |          |
|--|----------|--------|--------------|-------------|---------|---------|-------------|------------|------------|-------------|--------|--------------|-------------|----------|--------|---------------|-------------|-------------|------------|----------|
| Nom des sites  | Antavibe |        | Avondrona    |             | ,       | Lakato  |             | Antanambao | Ambalafary |             |        | Antsanatsaka | Antsirinala | Maridaza |        |               | Besakay     |             | Sahavarina |          |
| Période de capture   | s        | Н      | S            | Н           | S       | Н       | Н           | Н          | S          | Н           | S      | Н            | S           | S        | Н      | S<br>(2013)   | Н           | S<br>(2014) | S          | Н        |
| Nombre de nuits-trous-<br>pièges                             | 165      | 165    | 165          | 165         | 198     | 165     | 165         | 165        | 165        | 165         | 198    | 165          | 165         | 165      | 165    | 165           | 153         | 165         | 165        | 165      |
| Tenrecidae Tenrecinae Hemicentetes semispinosus              | _        | _      | 4            | 3           | 1       | 1       | 4           | _          | 3          | 9           | _      | 1            | _           | -        | _      | -             | 4           | _           | -          | -        |
| Setifer setosus  | 5        | 4      | -            | 1           | -       | 1       | -           | _          | -          | -           | -      | 1            | -           | -        | -      | -             | 2           | -           | -          | -        |
| Tenrec ecaudatus<br>Nombre d'individus de                    | 5        | -<br>4 | -<br>4       | -<br>4      | -<br>1  | 1       | -<br>4      | - 0        | 3          | -<br>9      | -<br>0 | -<br>2       | - 0         | - 0      | -<br>0 | -<br>0        | -<br>6      | -<br>0      | - 0        | -<br>0   |
| Tenrecinae Abondance relative de Tenrecinae                  | 3,0      | 2,4    | 2,4          | 2,4         | 0,5     | 1,8     | 2,4         | 0,0        | 1,8        | 5,5         | 0,0    | 1,2          | 0,0         | 0,0      | 0,0    | 0,0           | 3,9         | 0,0         | 0,0        | 0,0      |
| Oryzorictinae Microgale cowani Microgale dobsoni             | -        | -<br>- | 3            | 1           | -<br>9  | -<br>3  | 6           | -          | -          | <u>-</u>    | -      | -<br>-       | -<br>-      | -        | -<br>- | 1 -           | -<br>7      | 2           | -<br>-     | -<br>-   |
| Microgale drouhardi<br>Microgale gymnorhyncha                | -        | -      | 3            | 4           | -       | -       | -           | -<br>-     | -          | -           | -      | -            | -           | -        | -      | -             | -<br>2      | -           | -          | -        |
| Microgale majori<br>Microgale parvula                        | -        | -      | -            | 3           | 1<br>1  | 3       | 3           | 1 -        | 2          | 1           | 2      | -            | -           | -        | -      | -<br>-        | 1 -         | -           | -          | -        |
| Microgale pusilla<br>Microgale talazaci<br>Microgale thomasi | -        | -      | -<br>10<br>2 | 1<br>9<br>1 | -       | 6       | -<br>-<br>1 | 3 -        | -          | 1<br>-<br>- | 1 -    | 3 -          | -           | -        | -      | 3             | 3<br>-<br>1 | 1<br>-<br>- | -          | 2 -      |
| Oryzorictes hova Nombre d'individus d'Oryzorictinae          | 0        | 1      | -<br>18      | 1<br>20     | 3<br>14 | -<br>12 | 2<br>12     | -<br>4     | -<br>2     | -<br>2      | 3      | 1            | -<br>0      | -<br>0   | - 0    | -<br>4        | -<br>14     | 1<br>4      | 1          | 1        |
| Abondance relative d'Oryzorictinae                           | 0,0      | 0,6    | 10,9         | 12,1        | 7,1     | 7,3     | 7,3         | 2,4        | 1,2        | 1,2         | 1,5    | 2,4          | 0,0         | 0,0      | 0,0    | 2,4           | 9,2         | 2,4         | 0,6        | 1,8      |
| Soricidae Suncus etruscus* Suncus murinus*                   | -        | -<br>3 | -            | -<br>1      | -<br>1  | -<br>5  | -<br>1      | 2          | -          | -<br>1      | -      | 2            | 2           | - 3      | 10     | -             | -<br>1      | -<br>1      | -<br>1     | -<br>3   |
| Nombre d'individus de<br>Soricidae                           | 0        | 3      | 0            | 1           | 1       | 5       | 1           | 8          | 0          | 1           | 0      | 2            | 2           | 3        | 10     | 0             | 1           | 1           | 1          | 3        |
| Abondance relative de Soricidae Rodentia                     | 0        | 1,8    | 0            | 0,6         | 0,5     | 3,1     | 0,6         | 4,8        | 0          | 0,6         | 0      | 1,2          | 1,1         | 1,8      | 6,1    | 0             | 0,6         | 0,6         | 0,6        | 1,8      |
| Nesomyinae<br>Eliurus minor                                  | -        | -      | -            | -           | -       | 2       | -           | -          | -          | -           | -      | -            | -           | -        | -      | -             | -           | -           | -          | -        |
| Muridae  Mus musculus*  Rattus rattus*                       | -        | -      | -            | -           | -       | 1       | -           | 2          | -          | 1           | -      | -            | -           | -        | 1      | _             | 3           | 1           | -          | -        |
| Nombre d'individus de<br>Nesomyinae                          | 0        | 0      | 0            | 0           | 0       | 2       | 0           | 0          | 0          | 0           | 0      | 0            | 0           | 0        | 0      | 0             | 0           | 0           | 0          | 0        |
| Abondance relative de Nesomyinae                             | 0        | 0      | 0            | 0           | 0       | 1,2     | 0           | 0          | 0          | 0           | 0      | 0            | 0           | 0        | 0      | 0             | 0           | 0           | 0          | 0        |
| Nombre d'individus de<br>Muridae<br>Abondance relative de    | 0        | 0      | 0            | 0           | 0       | 1       | 0           | 3          | 0          | 1           | 0      | 0            | 0           | 0        | 1      | 0             | 3           | 1           | 0          | 0        |
| Muridae  Nombre total de petits                              | 0 5      | 0      | 0 22         | 0<br>25     | 0       | 0,6     | 0<br>17     | 1,8        | 0<br>5     | 0,6         | 0      | 0            | 0           | 0        | 0,6    | 0 4           | 1,9         | 0,6<br>6    | 0          | 0        |
| mammifères Abondance relative de petits mammifères (%)       |          |        | 13,3         |             |         |         |             | 15<br>9,1  |            |             |        |              |             |          |        |               | 24<br>15,6  |             |            | 6<br>3,6 |

Tableau 4. Résultats de taux de capture par les pièges standards. S : saison sèche, H: saison humide et \* : taxon introduites.

| Type de site                                |                       |       | F    | -orê   | t    |                          |     |            | Village |              |      |                         |     |         |      |             | Forêt-Village                             |              |      |     |  |
|---|-----------------------|-------|------|--------|------|--------------------------|-----|------------|---------|--------------|------|-------------------------|-----|---------|------|-------------|---|--------------|------|-----|--|
| Nom des sites                               | Antavibe<br>Avondrona |       | 9000 | Lakato |      | Sahandambo<br>Ambalafary |     | Antanambao |         | Antsahatsaka |      | Antsirinala<br>Maridaza |     | Besakay |      |             | S. C. | Saliavalilla |      |     |  |
| Période de capture                          | S                     | Н     | S    | Н      | S    | Н                        | Н   | S          | Н       | Н            | S    | Н                       | S   | S       | Н    | S<br>(2013) | Н   | S<br>(2014)  | S    | Н   |  |
| Nombre de nuits-pièges                      | 600                   | 600   | 600  | 595    | 720  | 600                      | 600 | 600        | 600     | 600          | 703  | 600                     | 600 | 600     | 532  | 550         | 594                                       | 596          | 583  | 590 |  |
| Taxon                                       |                       | _     |      |        |      |                          |     |            |         |              |      |                         |     |         |      |             |   |              |      |     |  |
| Tenrecinae<br>Hemicentetes<br>semispinosus  | _                     | _     | _    | _      | _    | 1                        | -   | _          | _       | _            | _    | _                       | _   | _       | -    | _           | _   | _            | _    | _   |  |
| Tenrec ecaudatus                            | _                     | _     | _    | _      | _    | _                        | 2   | _          | _       | _            | _    | _                       | _   | _       | 1    | _           | _   | _            | _    | _   |  |
| Nombre d'individus de Tenrecinae            | 0                     | 0     | 0    | 0      | 0    | 1                        | 2   | 0          | 0       | 0            | 0    | 0                       | 0   | 0       | 1    | 0           | 0   | 0            | 0    | 0   |  |
| Abondance relative de Tenrecinae            | 0                     | 0     | 0    | 0      | 0    | 0,2                      | 0,3 | 0          | 0       | 0            | 0    | 0                       | 0   | 0       | 0,2  | 0           | 0   | 0            | 0    | 0   |  |
| Oryzorictinae                               |                       |       |      |        |      |                          |     |            |         |              |      |                         |     |         |      |             |   |              |      |     |  |
| Microgale cowani                            | -                     | -     | -    | -      | -    | -                        | -   | -          | -       | -            | -    | -                       | -   | -       | -    | -           | -   | -            |      | 1   |  |
| Microgale dobsoni                           | -                     | -     | -    | -      | -    | -                        | -   | -          | -       | -            | -    | -                       | -   | -       | -    | -           | -   | -            | -    | -   |  |
| Microgale talazaci                          | -                     | -     | -    | 4      | -    | 3                        |     | -          | -       | -            | -    | -                       | -   | -       | -    | -           | -   | -            | -    | -   |  |
| Nombre d'individus d'Oryzorictinae          | 0                     | 0     | 0    | 4      | 0    | 3                        | 0   | 0          | 0       | 0            | 0    | 0                       | 0   | 0       | 0    | 0           | 0   | 0            | 0    | 1   |  |
| Abondance relative d'Oryzorictinae          | 0                     | 0     | 0    | 0,7    | 0    | 0,5                      | 0   | 0          | 0       | 0            | 0    | 0                       | 0   | 0       | 0    | 0           | 0   | 0            | 0    | 0,2 |  |
| Soricidae                                   |                       | 4     |      |        | 4    |                          |     |            |         | 0            | _    | •                       |     |         |      |             | 0   |              |      |     |  |
| Suncus murinus*                             | -                     | 1     | -    | -      | 1    | -                        | -   | 3          | 1       | 2            | 5    | 6                       | 1   | -       | -    | -           | 2   | -            | -    | -   |  |
| Nombre d'individus de Soricidae             | 0                     | 1     | 0    | 0      | 1    | 0                        | 0   | 3          | 1       | 2            | 5    | 6                       | 1   | 0       | 0    | 0           | 2   | 0            | 0    | 0   |  |
| Abondance relative de Soricidae             | 0                     | 0,1   | 0    | 0      | 0,1  | 0                        | 0   | 0,5        | 0,1     | 0,3          | 0,7  | 1,0                     | 0,1 | 0       | 0    | 0           | 0,3                                       | 0            | 0    | 0   |  |
| Rodentia<br>Nesomyinae                      |                       |       |      |        |      |                          |     |            |         |              |      |                         |     |         |      |             |   |              |      |     |  |
| Brachyuromys<br>betsileoensis               | -                     | -     | -    | -      | -    | -                        | -   | -          | -       | -            | -    | -                       | 1   | -       | -    | -           | -   | -            | -    | -   |  |
| Eliurus minor                               | 1                     | -     | -    | -      | 1    | -                        | _   | _          | _       | _            | _    | -                       | -   | _       | -    | -           | _   | _            | -    | -   |  |
| Eliurus tanala                              | -                     | -     | 3    | -      | 11   | 1                        | 1   | -          | -       | -            | -    | -                       | -   | -       | -    | 4           | 1   | 2            | 4    |     |  |
| Eliurus majori                              | -                     | -     | 1    | -      | -    | -                        | -   | -          | -       | -            | -    | -                       | -   | -       | -    | -           | -   | 3            | -    | -   |  |
| Eliurus webbi                               | 1                     | 1     | -    | -      | -    | -                        | -   | -          | -       | -            | -    | -                       | -   | -       | -    | -           | -   | 1            | -    | -   |  |
| Gymnuromys roberti                          | -                     | -     | -    | -      | 1    | -                        | -   | -          | -       | -            | -    | -                       | -   | -       | -    | 1           | -   | -            | -    | -   |  |
| Nesomys rufus                               | -                     | -     | -    | -      | 2    | 2                        | 1   | -          | -       | -            | -    | -                       | -   | -       | -    | 1           | -   | -            | -    | -   |  |
| Muridae                                     |                       |       |      |        |      |                          |     |            |         |              |      |                         |     |         |      |             |   |              |      |     |  |
| Mus musculus*                               | -                     | -     | -    | -      | -    | -                        | -   | 3          |         | 10           | 20   | 7                       | 17  | 8       | 1    |             | 6   | 1            |      | 2   |  |
| Rattus norvegicus*                          | -                     | -     | -    | -      | 1    | -                        | -   | 2          |         | 1            | 7    | 4                       | 1   | 6       | 3    | -           | 1   | -            | -    | 2   |  |
| Rattus rattus*                              | 60                    | 15    | 70   | 11     | 130  | 28                       | 47  | 172        | 74      | 80           | 165  | 56                      | 38  | 91      | 51   | 229         | 83  | 145          | 116  | 27  |  |
| Nombre d'individus de Nesomyinae            | 2                     | 1     | 4    | 0      | 15   | 3                        | 2   | 0          | 0       | 0            | 0    | 0                       | 1   | 0       | 0    | 6           | 1   | 6            | 4    | 0   |  |
| Abondance relative de Nesomyinae            | 0,3                   | 0,2   | 0,7  | 0      | 2,1  | 0,5                      | 0,3 | 0          | 0       | 0            | 0    | 0                       | 0,2 | 0       | 0    | 1,1         | 0,2                                       | 1            | 0,7  | 0   |  |
| Nombre d'individus de Muridae*              | 60                    | 15    | 70   | 11     | 131  | 28                       | 47  | 177        | 74      | 91           | 192  | 67                      | 56  | 105     | 55   | 229         | 90  | 146          | 116  | 31  |  |
| Abondance relative de Muridae               | 10                    | 2,5   | 12   | 1,8    | 18   | 4,7                      | 7,8 | 30         | 12      | 15           | 27   | 11                      | 9,3 | 18      | 10   | 42          | 15  | 24           | 20   | 5,3 |  |
| Nombre total de petits mammifères           | 62                    | 17    | 74   | 15     | 147  | 35                       | 54  | 180        | 75      | 93           | 197  | 73                      | 58  | 105     | 56   | 235         | 93  | 152          | 120  | 32  |  |
| Abondance relative de petits mammifères (%) | 10,3                  | 3 2,8 | 12,3 | 2,5    | 20,4 | 5,8                      | 9,0 | 30,0       | 12,5    | 15,5         | 28,0 | 12,1                    | 8,1 | 17,5    | 10,5 | 42,7        | 15,6                                      | 25,5         | 20,5 | 5,4 |  |

en dehors de ces habitats naturels pendant cette étude. Les détails sont fournis dans Randriamoria et al. (2015). Ceci constitue les premiers cas de captures de ces espèces dans des habitats anthropiques, et particulièrement pour *M. majori* à une distance de plus de 3 km d'une forêt naturelle.

## Abondance relative Approche par les trous-pièges

Pour les Tenrecidae (Tenrecinae et Oryzorictinae), une abondance plus élevée est rencontrée dans les sites forêts et les sites combinant forêt-village par rapport aux sites villages. Les détails de ces résultats sont donnés dans le Tableau 3. Dans deux sites villages (Antsirinala et Maridaza) échantillonnés, aucun Tenrecidae n'a été capturé par les trouspièges. Par contre, chez les Soricidae, dans les forêts et les combinaisons forêts-villages, le taux de capture est plus faible (0 à 3,0 %) alors que dans les villages, ce taux va jusqu'à 6,0 %. Il est à noter qu'une faible proportion de Rodentia a été capturée par les trouspièges. Il s'agit surtout de Mus musculus (Besakay, Maridaza) qui ne peut pas s'échapper des seaux en raison de sa petite taille. D'autres exceptions concernent des rongeurs de petite taille tel que Eliurus minor (Lakato) et des juvéniles de Rattus rattus (Antanambao), qui ne peuvent pas également sortir des seaux.

### Approche par les pièges standards

Pour les Rodentia endémiques, sur les sept espèces recensées, six ont été capturées dans les forêts (abondance relative de 0 à 2,1 %) et les combinaisons forêt-village (abondance relative de 0 à 1,1 %). Les détails sont fournis dans le Tableau 4. Dans ces sites, aucune différence entre saisons n'a été observée (test exact de Fisher, P=0,82). Pour les Rodentia introduits, l'abondance est élevée dans les sites combinant forêt-village (5,3 à 42,0 %)

et les villages (9,3 à 30,0 %) par rapport aux forêts (1,8 à 18,0 %). Dans tous les sites visités pendant les deux saisons, l'abondance est plus élevée en saison sèche, notamment pour Rattus rattus qui est nettement plus abondant durant cette période. Chez R. rattus, ces variations sont statistiquement significative dans les sites combinant forêt-village  $(Chi^2 = 11,40, P = 0,0007, ddl = 1)$  mais non pas dans les forêts (Chi<sup>2</sup> = 1,17, P = 0.5, ddl = 2) et les villages (Chi<sup>2</sup> = 3,46, P = 0,1, ddl = 2). Pour une même saison, l'abondance relative de R. rattus est généralement plus élevée en milieux villageois que dans les forêts naturelles. Par ailleurs, il est à noter que quatre individus de Tenrecinae, huit individus d'Oryzorictinae et 22 individus de Soricidae ont été enregistrés au moyen des pièges standards.

## Paramètres démographiques des populations par saison

Afin d'obtenir un aperçu général, les résultats obtenus dans les sites de même type et les sites visités à la fois pendant les deux saisons sont rassemblés et cumulés. Ici, le but est de comprendre la distribution et la variation de la structure d'âge et du sex-ratio pour chaque groupe de petits mammifères dans l'ensemble de la région étudiée, représentée par les sites d'études.

## Classe d'âge et aperçu général par type d'habitat et par saison

La classification des individus par classe d'âge ont permis d'obtenir trois catégories : les juvéniles, les sub-adultes et les adultes. Les résultats dans les trois types de sites sont donnés dans le Tableau 5.

### Cas des forêts

Chez les Tenrecinae, les juvéniles sont les plus capturés durant la saison humide. Toutefois, dans les captures, la distribution des classes d'âge entre

**Tableau 5.** Variation saisonnière des classes d'âge des groupes de petits mammifères dans les trois types de sites, résultats cumulés pour les sites visités pendant les deux saisons. A : adulte ; J : juvénile ; SA : sub-adulte ; \* : taxon introduites.

| Type de site       |     |        | Fo  | rêt  |       |      |      |        | Vill | age  |       |      |      | F      | orêt- | Village    |    |      |  |  |  |
|--------------------|-----|--------|-----|------|-------|------|------|--------|------|------|-------|------|------|--------|-------|------------|----|------|--|--|--|
| Période de capture | Sai | son sè | che | Sais | on hu | mide | Sais | son sè | che  | Sais | on hu | mide | Sais | son sè | che   | Saison hun |    | mide |  |  |  |
| Classe d'âge       | J   | SA     | Α   | J    | SA    | Α    | J    | SA     | Α    | J    | SA    | Α    | J    | SA     | Α     | J          | SA | Α    |  |  |  |
| Tenrecinae         | -   | 5      | 5   | 2    | 3     | 9    | 1    | -      | 2    | -    | -     | 12   | -    | -      | -     | 1          | 1  | 4    |  |  |  |
| Oryzorictinae      | 8   | 5      | 12  | 18   | 10    | 20   | 4    | -      | 1    | 2    | -     | 4    | 4    | 1      | 1     | 12         | 1  | 5    |  |  |  |
| Soricidae*         | 2   | -      | -   | 4    | -     | 6    | 2    | 4      | 5    | 8    | 2     | 11   | -    | 5      | 1     | 4          | -  | 2    |  |  |  |
| Nesomyinae         | 5   | 6      | 5   | 5    | 1     | -    | -    | -      | -    | -    | -     | -    | 2    | 7      | 1     | -          | 1  | -    |  |  |  |
| Muridae*           | 41  | 91     | 43  | 15   | 13    | 27   | 124  | 141    | 101  | 26   | 32    | 118  | 110  | 118    | 60    | 9          | 34 | 79   |  |  |  |

les deux saisons n'est pas significative (test exact de Fisher, P = 0.38). En outre, chez les Oryzorictinae, toutes les classes d'âge sont retrouvées pendant les deux saisons, avec la prédominance des adultes, suivis des juvéniles et des sub-adultes. Une augmentation des individus pour chaque classe d'âge est observée pendant la saison humide. Cependant, ces variations saisonnières ne sont pas statistiquement significative (Chi<sup>2</sup> = 0.29, P = 0.86, ddl = 2).

En outre, les Soricidae recensés sont des juvéniles et en faible nombre pendant la saison sèche. Pendant la saison humide, leurs effectifs sont plus élevés et des adultes et des juvéniles sont aussi enregistrés. Chez les Nesomyinae, la plupart des individus ont été recensés pendant les saisons sèches avec une proportion presque égale pour les trois classes d'âges. Par contre, pendant la saison humide, la plupart des individus sont des juvéniles.

Pour les Muridae qui sont constitués principalement de Rattus rattus, une abondance élevée des sub-adultes est observée durant la saison sèche, les adultes et les juvéniles étant en proportions quasi-égales. Pendant la saison humide, les adultes sont les plus recensés, suivis des juvéniles et des sub-adultes en proportions presque égales. Cette distribution par classe d'âge entre les deux saisons d'études est en effet statistiquement différente (Chi<sup>2</sup> = 15,96, P = 0,006, ddl = 2). Cela indique que dans les forêts, la structure d'âge des rongeurs introduits, notamment R. rattus, varie selon la saison.

### Cas des villages

Chez les Tenrecidae (Tenrecinae et Oryzorictinae), ce sont les juvéniles et les adultes qui sont les plus recensés pendant la saison sèche. Pendant la saison humide, les adultes prédominent. Chez les Soricidae, toutes les classes d'âges sont retrouvées pendant les deux saisons durant lesquelles les adultes sont toujours les plus capturés. Les juvéniles sont mieux représenté en saison humide.

Pour les Muridae, la saison sèche est caractérisée par une prédominance des sub-adultes qui sont suivis par les juvéniles et enfin les adultes. Par contre, pendant la saison humide, les adultes sont principalement répertoriés qui sont suivis des juvéniles et des sub-adultes. Ce modèle est également rencontré dans le village d'Antanambao (qui n'est pas inclus dans la présente analyse) durant la même saison. En effet, ces variations saisonnière de la structure d'âge chez les rongeurs introduits est statistiquement significative (Chi<sup>2</sup> = 76,86, P < 0.0001, ddl = 2).

#### Cas des forêts-villages

Comme dans les forêts naturelles, les Nesomyinae sont plus abondants pendant la saison sèche, avec toutes les classes d'âges qui sont représentées. Pendant la saison humide, les adultes ne sont pas recensés. Pour les Muridae, il apparaît que les caractéristiques de populations observées pour la plupart des villages et les sites forestiers soient retrouvés : prédominance des sub-adultes pendant la saison sèche, avec des juvéniles et adultes légèrement inférieurs en effectif (surtout dans les villages) ; puis prédominance des adultes pendant la saison humide (tous les sites). Cette variation saisonnière s'avère en effet statistiquement significative (Chi<sup>2</sup> = 80,77, P < 0,0001, ddl = 2).

## Sex-ratio et aperçu général par type d'habitat et par saison

Seuls les individus adultes et sub-adultes font l'objet de cette analyse. Les résultats dans les trois types de sites sont donnés dans le Tableau 6.

Tableau 6. Variation saisonnière des sex-ratios des groupes de petits mammifères dans les trois types de sites, résultats cumulés pour les sites visités pendant les deux saisons. M : mâle ; F : femelle ; \* : taxon introduites.

| Type de site                         |        | Fo    | rêt    |        |        | Vil   | lage   |        | Forêt-Village |       |        |        |  |  |
|--------------------------------------|--------|-------|--------|--------|--------|-------|--------|--------|---------------|-------|--------|--------|--|--|
| Période de capture                   | Saison | sèche | Saison | humide | Saisor | sèche | Saison | humide | Saisor        | sèche | Saison | humide |  |  |
| Sexe                                 | М      | F     | М      | F      | М      | F     | М      | F      | М             | F     | М      | F      |  |  |
| Tenrecinae                           | 10     | -     | 8      | 4      | 2      | -     | 7      | 4      | -             | -     | 3      | 2      |  |  |
| Oryzorictinae                        | 13     | 5     | 20     | 10     | 1      | -     | 4      |        | 1             | 1     | 4      | 2      |  |  |
| Soricidae*                           | -      | -     | 5      | 1      | 3      | 4     | 8      | 6      | 1             | 1     | 1      | 1      |  |  |
| Nesomyinae                           | 5      | 6     | 1      | 1      | -      | -     | -      | -      | 4             | 2     | 2      | 1      |  |  |
| Muridae autres que<br>Rattus rattus* | -      | -     | -      | -      | 15     | 10    | 13     | 1      | 7             | 7     | 4      | 1      |  |  |
| Rattus rattus*                       | 69     | 64    | 21     | 22     | 113    | 141   | 98     | 58     | 60            | 78    | 66     | 36     |  |  |

### Cas des forêts

Chez les Nesomyinae, les deux sexes adultes sont recensés avec environ les mêmes proportions pendant les deux saisons. Les proportions de mâles et de femelles entre les deux saisons d'études ne diffèrent pas significativement pour les Tenrecidae (Tenrecinae et Oryzorictinae) (Chi² = 1,32, P = 0,24, ddl = 1). Il en est de même pour R. rattus (Chi² = 0,02, P = 0,86, ddl = 1).

### Cas des villages

Comme dans le cas des forêts, chez les Tenrecinae et les Oryzorictinae, la plupart des individus recensés sont des mâles. Chez *Rattus rattus*, les individus mâles sont plus abondants pendant la saison humide (Chi² = 12,27, P = 0,0004, ddl = 1). Par contre, la saison n'a pas ce genre d'influence chez les Soricidae (test exact de Fisher, P = 0,65) et les Rodentia introduits autres que R. rattus (test exact de Fisher, P = 0,06). Autrement dit, les variations observées n'impliquent pas la saison.

### Cas des forêts-villages

Comme dans les cas des forêts et des villages, chez les Tenrecidae (Tenrecinae et Oryzorictinae), ce sont également les mâles qui sont fréquemment capturés et souvent sans les femelles. Peu d'individus adultes ont été trouvés chez les Rodentia endémiques. Chez *Rattus rattus*, les variations saisonnières du sex-ratio sont identiques à celles de sites villages, c'est-à-dire que les femelles sont plus nombreuses que les mâles pendant la saison sèche alors que l'inverse est rencontré pendant la saison humide (Chi² = 9,76, P = 0,001, ddl = 1).

### **Discussion**

### Richesse et composition spécifique

En comparant les forêts et les villages, respectivement 22 et 12 espèces ont été répertoriées dans les deux types d'habitat. En enlevant les espèces introduites, 18 espèces sont trouvées dans les forêts et sept espèces dans les habitats anthropiques. Parmi ces dernières, six sont des Tenrecidae qui ont été également trouvées dans les forêts. Les villages n'abritent pas alors des espèces de Tenrecidae (Tenrecinae et Oryzorictinae) propres à eux. Cependant, une espèce de Rodentia endémique (*Brachyuromys betsileoensis*) a été trouvée uniquement dans un site village. Toutes les cinq espèces introduites sont présentes dans les

sites villages alors qu'une seule est absente dans les milieux forestiers (*Suncus etruscus*).

Les sites forestiers possèdent des communautés de petits mammifères relativement différentes en termes de richesse et de composition spécifique. Ces résultats peuvent être liés à la qualité même de la forêt. Par exemple, à Antavibe, la dégradation est marquée par l'abondance des Clidemia hirta qui est une plante envahissante. De plus, la partie de la forêt échantillonnée se trouve à la périphérie d'autres grands blocs forestiers. Il est alors possible que les espèces soient plus abondantes à l'intérieur qu'à la périphérie de ces forêts. Un exemple plus spécifique concerne le cas de Microgale drouhardi qui a été recensée uniquement à Avondrona alors qu'il s'agit d'une espèce bien connue depuis les forêts de basse altitude jusqu'à la limite supérieure de la forêt sclérophylle de montagne (Goodman et al., 2013), incluant les forêts humides orientales (Soarimalala & Goodman, 2011). En effet, la forêt y est encore peu dégradée et la présence des petits ruisseaux permanents qui sillonnent les vallées maintient l'humidité presque tout le long de l'année, au moins, dans une partie du site. Les lignes de piégeage, ayant capturés des individus de M. drouhardi sont situées d'ailleurs à proximité de ces points d'eaux. D'autre part, le site d'Avondrona est parmi les cibles de conservation de la société Ambatovy. Il s'avère ainsi qu'il est parmi les moins soumis aux pressions anthropiques par rapport aux autres sites forestiers.

Outre la qualité de l'habitat, il se peut également que c'est la densité même des populations qui est plus faible, ce qui entraîne une probabilité de capture plus faible. D'autre part, l'emplacement des pièges qui auraient été positionnés dans des microhabitats peu préférés par les animaux aurait également diminué la chance de les capturer. L'autre hypothèse est que c'est le site même qui est réellement pauvre en espèces.

Les richesses spécifiques des forêts étudiées sont relativement faibles par rapport à d'autres sites qui sont également situés dans le District de Moramanga. Par exemple, en excluant les espèces introduites, la forêt d'Ambatovy (1025 m) qui abrite 15 espèces de Tenrecidae et six espèces de Nesomyinae (Soarimalala & Raheriarisena, 2010) ou de Torotorofotsy (980 m) avec 12 espèces de Tenrecidae et cinq espèces de Nesomyinae (spécimens UADBA) ou encore de Maromizaha (980 m) qui possède 13 espèces de Tenrecidae et quatre espèces de Nesomyinae (Vahatra, Non publié) seraient relativement plus riche en

espèces. En considérant des forêts plus éloignées et situées dans la partie Centre-est de Madagascar comme Ranomafana (1025 m) avec 16 espèces de Tenrecidae et huit espèces de Nesomyinae (Soarimalala et al., 2001) ou encore Anjozorobe-Angavo (1250 m) avec 15 espèces de Tenrecidae et huit espèces de Nesomyinae (Soarimalala et al., 2007), il apparaît encore que les forêts visitées au cours de la présente étude sont relativement moins riches ; ceci pourrait être lié aux différences de qualités de l'habitat ou des nombres de stations de captures entre ces sites forestiers.

Dans les villages, ce sont les trois espèces de rongeurs introduites qui sont principalement capturées. Parmi ces espèces, R. rattus est bien connue comme étant remarquablement ubiquiste et apte à exploiter presque tous les habitats naturels et anthropiques à Madagascar (Soarimalala & Goodman, 2011).

## Espèces endémiques forestières capturées en milieux villageois

D'une manière générale, selon la fréquence de capture des espèces et la distance de la forêt naturelle la plus proche, il pourrait s'agir d'espèces rescapées de la déforestation et qui sont arrivées à une population stable au fil des années ou d'individus qui se déplacent en dehors de la forêt pour la recherche de nouveaux habitats ou de ressources alimentaires. Autrement, ces milieux villageois seraient parmi les habitats naturels de ces espèces. Les discussions détaillées sur ces différents aspects sont fournis dans Randriamoria et al. (2015).

## Abondance relative Approche par les trous-pièges

Dans les forêts, les résultats obtenus tendent à appuyer l'hypothèse de Brown (2001) : lorsque l'abondance relative des espèces est élevée, la richesse spécifique s'accroît avec celle-ci. Par exemple, c'est à Avondrona que l'abondance relative la plus élevée est enregistrée et il s'agit principalement de Tenrecidae ; c'est aussi le site qui abrite le plus d'espèces de Tenrecidae. Inversement, le taux de capture le plus faible a été trouvé à Antavibe durant les deux différentes saisons et ce site est d'ailleurs le plus pauvre en espèces de Tenrecidae.

Comparé aux résultats qui sont obtenus avec le même nombre de nuit-trous-pièges dans différents sites du corridor de Mantadia-Zahamena qui se

trouve également dans cette partie Centre-est de l'île (Rakotondraparany & Medard, 2005), ceux de la présente étude ne sont pas négligeables. Les différences du taux de capture entre les sites d'études pourraient être expliquées l'emplacement des lignes de trous-pièges et par les différents microhabitats existants. Par exemple, pour la plupart des Tenrecidae qui sont des espèces fouisseuses, l'abondance de la litière est importante car elle constitue le lieu d'exploitation des sources alimentaires. La litière contribue à l'humidité et à la teneur en matières organiques du sol ainsi que la teneur en pH et ces facteurs peuvent affecter l'abondance de la faune du sol (Bachelier, 1978 ; Funmilayo et al., 1997; Edwards et al., 1999), y compris les invertébrés qui sont à la base du régime alimentaire des Tenrecidae à Madagascar (Goodman et al., 1996; Soarimalala, 1998; Soarimalala & Goodman, 2003). Elle permet également d'éviter les prédateurs. Cependant, les taux de captures entre les deux saisons pour chaque site s'écartent faiblement et c'est plutôt la composition en espèces qui varie.

Dans les sites villages, les abondances relatives obtenues par les trous-pièges sont généralement inférieures que celles des forêts. Cela s'explique par le nombre faible d'espèces de Tenrecidae, premières cibles de la technique, présentes dans ces habitats et l'espèce qui est souvent capturée est le Tenrecinae Hemicentetes semispinosus. Le meilleur taux de capture a été rencontré à Antanambao pendant la saison humide, ceci est dû à Suncus murinus qui est le plus abondant dans tous les sites, et à ces individus capturés s'ajoutent ceux d'autres espèces de Microgale.

Dans les sites forêts-villages, l'abondance relative la plus élevée a été rencontrée à Besakay pendant la saison humide, expliquée surtout par l'abondance élevée des Tenrecidae, notamment les Oryzorictinae. En effet, même si une seule ligne de trous-pièges a été installée dans les habitats forestiers dans ce site, le nombre d'espèces et d'individus des Oryzorictinae capturés le long de cette ligne sont comparables à ceux capturés dans les sites forestiers qui ont utilisé trois fois du nombre de lignes de trous-pièges, ceci étant valable aussi bien en termes de nombre d'individus que de nombre d'espèces. Certes, l'habitat forestier dans ce site est relativement dégradé, mais sa position le long de la limite du Parc National de Mantadia pourrait impliquer une migration des espèces provenant de cette aire protégée. A l'inverse, c'est à Sahavarina pendant la saison humide que le taux de capture le plus faible a été trouvé. En effet, à l'inverse de Besakay, dans ce site, ils ne restent que peu de blocs forestiers et isolés.

### Approche par les pièges standards

Dans tous les sites, les rongeurs introduits sont toujours les plus capturés par rapport aux rongeurs endémiques. Les résultats montrent que l'hypothèse de Brown (2001) cité plus haut est encore appuyée. A titre d'illustration, parmi les forêts, c'est à Lakato que le plus grand nombre d'individus de Rodentia endémiques a été capturé, notamment pendant la saison sèche. En ajoutant les données de la richesse spécifique, c'est également le plus riche en Rodentia endémiques avec sept espèces. Le site est également celui qui abrite le plus d'individus de Rattus rattus pour une saison donnée avec 130 individus capturés. Il en ressort que la richesse et le nombre plus élevés en Rodentia endémiques, puis le nombre élevé de R. rattus indiqueraient un habitat qui répond aux besoins écologiques de ces taxa. En termes d'habitat, Lakato est moins dégradé, par rapport à Antavibe par exemple. De ce fait, le niveau de dégradation d'une forêt n'inclut pas nécessairement un nombre élevé de R. rattus comme proposé par Lehtonen et al. (2001). D'autre part, le taux de capture le plus faible est enregistré à Avondrona pendant la saison humide avec 1,9 % de R. rattus. En effet, aucun rongeur endémique n'a été également inventorié durant cette période. Il en ressort ainsi qu'un taux de capture faible associé à une richesse spécifique faible pourrait aussi être relié à l'hypothèse de Brown (2001).

L'abondance élevée de R. rattus par rapport aux rongeurs endémiques serait associée à sa capacité de reproduction élevée. En effet, dépendant des conditions du milieu, une femelle peut avoir trois à neuf portées par an à Madagascar (Rakotondravony, 1992 ; Rasamoelina & Andriamalala, 1999) avec une moyenne d'environ cinq petits par portée (Granjon & Duplantier, 2009). L'espèce possède aussi une maturité sexuelle relativement précoce de 68 jours et une durée de gestation courte entre 20 et 22 jours. Ainsi, théoriquement, un couple peut avoir des centaines de descendants en une année et des millions en trois ans. Cependant, en général les portées annuelles d'une femelle ne dépassent pas 25 ratons. Il est aussi bien connu que cette espèce est remarquablement ubiquiste. Ainsi, il est normal que R. rattus soit en abondance élevée dans les habitats forestiers. Toutefois, il est vrai que chez le

genre *Eliurus* par exemple, le nombre de portées est de trois à cinq par année (Soarimalala & Goodman, 2011). Ce qui n'est pas négligeable par rapport à *R. rattus*, mais peu d'informations précises sont disponibles sur ces Rodentia endémiques.

Les mêmes observations que pour les sites forestiers ont été retrouvées dans les sites combinant forêt et village. Cependant, étant donné que des habitats villageois sont situés à proximité, les abondances relatives y sont généralement plus élevées. En ce qui concerne les sites villages, ce sont exclusivement les Rodentia introduits, particulièrement R. rattus qui sont principalement capturés. En effet, peu d'individus de Mus musculus et de R. norvegicus sont capturées. Ceci pourrait expliquer en partie leur absence dans certains sites villages durant les échantillonnages pendant une saison donnée (voir plus haut). Dans certains sites du Centre de Madagascar et à Moramanga, des résultats similaires montrent un faible nombre de M. musculus par rapport à celui de R. rattus dans des habitats secondaires (Rafanomezana, 1998).

# Paramètres démographiques de populations par saison

### Cas des forêts

Chez les Tenrecidae (Tenrecinae et Oryzorictinae), les variations observées seraient liées à l'écobiologie des espèces. Par exemple, chez le Tenrecinae Setifer setosus, c'est au mois d'octobre que commence leur période de reproduction (Eisenberg & Gould, 1970). Ceci impliquerait l'absence des femelles dans les captures d'Antavibe au mois de septembre, car elles commencent juste à être actives. Dans les forêts d'Avondrona et de Lakato par contre, tous les stades ont été retrouvés pendant les deux saisons, principalement chez le genre Microgale. Effectivement, à la différence de certaines espèces des Tenrecinae pour lesquelles la torpeur ou l'hibernation existe pendant la saison sèche, chez les Oryzorictinae du genre Microgale, ralentissement d'activité éco-physiologique n'est pas connue (Eisenberg & Gould, 1970). Peu d'informations précises sont disponibles sur le rythme de reproduction annuel des Tenrecidae dans les habitats forestiers. Néanmoins, il est possible que l'augmentation éventuelle de l'abondance des insectes, sources de nourritures de ces animaux (Goodman et al., 1996; Soarimalala, 1998; Soarimalala & Goodman, 2003), pendant la période de fructification des arbres constitue un facteur non négligeable.

Pour les Rodentia endémiques, l'arrivée de la pluie pourrait être à l'origine des différentes variations, notamment avec la fructification des plantes, et la formation des graines, étant donné que ces rongeurs sont principalement frugivores, granivores et folivores (Soarimalala & Goodman, 2011). Etant donné que la période de floraison et de fructification de certaines espèces de plantes principalement répandues dans les forêts du District de Moramanga comme Asteropeia multiflora (Asteropeiaceae), Leptolaena pauciflora (famille des Sarcolaenaceae) ou encore Rhodolaena coriacea (famille des Sarcolaenaceae) a lieu toute l'année ou à partir du début de la saison humide (Ramananjanahary et al., 2010), il y aurait ainsi une disponibilité de sources de nourriture tout au long de l'année. De ce fait, il n'est pas à écarter que l'appât utilisé au cours de la présente étude ne soit pas efficace pour attirer les rongeurs pendant les périodes d'abondance des ressources alimentaires, ce qui expliquerait ainsi les variations saisonnières observées.

Pour les rongeurs introduits qui sont représentés principalement par Rattus rattus, la saison sèche est marquée par l'abondance des sub-adultes et de juvéniles alors que l'autre saison se caractérise par la dominance des adultes en général. Durant les travaux sur terrain, il est constaté que les femelles gestantes sont toutes uniquement retrouvées pendant la saison humide dans les sites forestiers. En outre, les femelles post-reproductives ont été majoritairement capturées pendant la saison sèche, expliquant le nombre élevé des juvéniles pendant cette saison. En captivité au laboratoire, R. rattus atteint la maturité sexuelle au bout de deux à quatre mois (Watts & Aslin, 1981). Les juvéniles de la saison sèche atteindront alors le stade adulte durant la saison humide suivante, augmentant ainsi le nombre d'adultes pendant cette saison. En effet, dans les forêts, la reproduction n'est pas toujours continue mais plutôt favorisée pendant la saison humide quand la nourriture est plus abondante (Goodman & Soarimalala, 2011).

### Cas des villages

Pour les Tenrecidae, spécifiquement les Tenrecinae, Hemicentetes semispinosus constitue l'espèce la plus fréquente dans les villages. Des travaux ont montré que dans la région d'étude, les informations sur la reproduction de cette espèce demeurent encore vagues. En effet, dans la zone d'Andasibe, des individus ont été trouvés en hibernation vers le mois de juillet alors qu'à moins de 25 km de cette localité

d'autres individus sont totalement actives et en période de reproduction (Gould & Eisenberg, 1966). Pour les espèces du genre *Microgale* (Oryzorictinae) répertoriées dans les habitats villageois, il s'agit généralement de mâles. Il en ressort alors une même tendance que celles observées dans les forêts.

Parmi les rongeurs introduits, notamment Rattus rattus, les mêmes scénarios que dans les forêts sont retrouvés dans les villages. Cependant, à la différence des sites forestiers, les villages présentent une plus large gamme d'habitats et de ressources alimentaires quasi permanentes pour cette espèce ubiquiste et omnivore. Cet habitat inclut à la fois les champs et tous les autres types d'habitat anthropiques (par exemple le savoka et la plantation de Mimosa) qui renfermeraient des sources de nourritures variés et facilement accessibles à différentes périodes de l'année. A titre d'illustration, dans le village d'Ambalafary, les goyaviers sont en fructification en pleine saison humide. Il en est de même pour les riz, sur des tavy, qui sont accessibles avant leur moisson vers la fin de la saison sèche. Comme mentionné plus haut, R. rattus peut se reproduire tout au long de l'année dans ce type d'habitat quand les conditions sont favorables et le permettent (Duplantier & Rakotondravony, 1999). Ces facteurs environnementaux, qui varient d'un village à l'autre, seraient alors impliquées dans les variations démographiques observées. A cet effet, d'autres travaux mentionnent deux saisons de reproduction chez des populations de R. rattus dans la région de Moramanga (Rafanomezana, 1998). La première période va du mois d'octobre au mois de février; puis, une seconde plus importante à partir du mois de mars au mois de juin. Le fait est que R. rattus est polygame et que plusieurs mâles peuvent être à l'origine d'une seule portée dans la nature (Miller et al., 2010) peut également expliquer ce mode de reproduction annuelle fréquente. En outre, durant la présente étude, il a été trouvé que les mâles de R. rattus sont plus abondants pendant la saison humide. Ceci pourrait être expliqué en partie par le fait que chez cette espèce, les mâles sont le sexe qui assurent la dispersion (King et al., 2011).

### Cas des forêts-villages

Dans les deux sites concernés, les observations faites sur les habitats exclusivement forestiers, puis villageois sont retrouvées. Il s'avère en effet que ce type d'habitat reflèterait dans un même temps les caractéristiques des populations provenant des forêts et des villages.

### Conclusion

La présente étude a permis d'évaluer la structure et l'écologie de la communauté de petits mammifères non volants du District de Moramanga à travers quatre sites forestiers, cinq sites villages et deux sites combinant les habitats forestiers et villageois. Au total, 25 espèces de petits mammifères ont été répertoriées. Parmi les 13 espèces de Tenrecidae (Tenrecinae et Oryzorictinae), la majorité a été répertoriée dans les habitats forestiers. Cependant, quatre espèces (Microgale cowani, M. majori, M. pusilla et M. thomasi) ont été échantillonnées directement dans les habitats secondaires aux alentours des villages. Parmi les sept espèces de Rodentia endémiques, toutes sont forestières à l'exception de Brachyuromys betsileoensis qui a été capturée dans une savane. Pour les Rodentia introduits, les sites villages les abritent principalement alors que dans les forêts Rattus norvegicus et Mus musculus ne sont présentes que dans un site (Lakato). Chez les Soricidae, Suncus etruscus est absente dans tous les sites forestiers et est plutôt présent dans les villages. Les analyses des variations saisonnières et des paramètres démographiques des populations ont permis de mieux comprendre l'écologie des communautés micromammaliennes. Ces résultats montrent l'importance de réaliser les échantillonnages des petits mammifères à la fois durant la sèche et la saison humide afin de mieux évaluer la richesse spécifique d'un site donné et l'écologie des espèces.

Des perspectives ressortent du présent travail. Entre autres, de plus amples investigations devraient s'orienter sur la tolérance écologique des espèces de petits mammifères endémiques de Madagascar en considérant les aspects saisonniers. Cela inclut des échantillonnages le long d'un gradient écologique plus affinés par rapport aux habitats forestiers. Selon les techniques utilisées, cela permettrait également de connaître les mouvements des animaux entre ces habitats. En outre, les cas de sympatrie directe entre les espèces endémiques et introduites dans les habitats forestiers et anthropiques pourraient impliquer des aspects de compétition ou de transmission de pathogènes ou de maladies entre ces animaux, ce qui constitue un axe de recherche à développer.

### Remerciements

Cette étude a été financée par « Wellcome Trust » (095171) par le biais de Sandra Telfer de l'Université d'Aberdeen et les aspects logistiques ont été fournis par l'Institut Pasteur de Madagascar et l'Association Vahatra, envers lesquels j'adresse mes sincères remerciements. Je suis redevable envers la Mention Zoologie et Biodiversité Animale de l'Université d'Antananarivo et la Direction du Système des Aires Protégées du Ministère de l'Environnement, de l'Ecologie et des Forêts de Madagascar, pour leur aide précieuse dans l'obtention des permis de recherche : 154/13/ MEF/SG/DGF/DCB.SAP/ SCB du 03 juillet 2013 ; 312/13/MEF/SG/DGF/DCB. SAP/SCB du 27 décembre 2013 ; 178/14/MEF/SG/ DGF/DCB.SAP/SCB du 02 juillet 2014 et 11/15/ MEF/ SG/DGF/DCB.SAP/SCB du 19 janvier 2015, afin de mener les études sur terrain. Je suis reconnaissant envers Steven M. Goodman et Jean-Marc Duplantier pour leurs commentaires et critiques constructifs sur ce manuscrit.

### Références bibliographiques

- Bachelier, G. 1978. La faune des sols: Son écologie et son action. ORSTOM, Paris.
- Baillergeon, G. 1984. Techniques statistiques avec application en informatiques, techniques administratives et sciences humaines. Département de Mathématiques et d'Informatiques. Université du Québec à Trois-Rivières, Canada
- Bronner, G. N. & Jenkins, P. D. 2005. Order Afrosoricida. In Mammal species of the world: A taxonomic and geographical reference, 3rd edition, eds. D. E. Wilson & D. M. Reeder, pp. 71-81. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Brown, J. H. 2001. Mammals on mountain sides: Elevational patterns of diversity. Global Ecology and Biogeography, 10: 101-109.
- Carleton, M. D. & Schmidt, D. F. 1990. Systematic studies of Madagascar's endemic rodents (Muroidea: Nesomyinae): An annotated gazetteer of collecting localities of known forms. American Museum Novitates, 2987: 1-36.
- Duplantier, J.-M. & Rakotondravony, D. 1999. The rodent problem in Madagascar: Agricultural pest and threat to human health. In Ecologically-based rodent management, eds. G. R. Singleton, L. A. Hinds, H. Leirs & Z. Zhang, pp. 441-459. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra.
- Du Puy, D. J. & Moat, J. 1996. A refined classification of the primary vegetation of Madagascar based on the underlying geology: Using GIS to map its distribution and to assess its conservation status. In Biogéographie de Madagascar, ed. W. R. Lourenço, pp. 205-218. ORSTOM, Paris.

- Dytham, C. 2011. Choosing and using statistics: A biologist's guide, 3rd edition. John Wiley & Sons, Oxford.
- Edwards, G. R., Crawley, M. L. & Heard, M. S. 1999. Factors influencing molehill distribution in grassland: Implications for controlling the damage caused by molehills. Journal of Applied Ecology, 36: 434-442.
- Eisenberg, J. F. & Gould, E. 1970. The tenrecs. A study in mammalian behavior and evolution. Smithsonian Contributions to Zoology, 27: 1-137.
- Funmilayo, O. 1977. Distribution and abundance of moles (Talpa europaea L.) in relation to physical habitat and food supply. Oecologia, 30: 277-283.
- Goodman, S. M. & Carleton, M. D. 1996. The rodents of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar. In A floral and faunal inventory of the eastern slopes of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar: With reference to elevational variation, ed. S. M. Goodman. Fieldiana: Zoology, new series, 85: 171-190.
- Goodman, S. M. & Carleton, M. D. 1998. The rodents of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar. In A floral and faunal inventory of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar: With reference to elevational variation, ed. S. M. Goodman. Fieldiana: Zoology, new series, 90: 201-221.
- Goodman S. M., Andrianarimisa, A., Olson, L. E. & Soarimalala, V. 1996. Patterns of elevational distribution of birds and small mammals in the humid forests of Montagne d'Ambre, Madagascar. Ecotropica,
- Goodman, S. M., Soarimalala, V., Raheriarisena, M. & Rakotondravony, D. 2013. Petits mammifères ou tenrecs (Tenrecidae) et rongeurs (Nesomyidae). In Atlas d'une sélection de vertébrés terrestres de Madagascar, eds. S. M. Goodman & M. J. Raherilalao, pp. 211-269. Association Vahatra, Antananarivo.
- Granjon, L. & Duplantier, J.-M. 2009. Les rongeurs de l'Afrique Sahélo-Soudanienne. Institut de recherche pour le développement/Muséum national d'Histoire naturelle, Collection Faune et Flore Tropicale, Paris.
- Humbert, H. 1965. Description des types de végétation. In Carte internationale du tapis végétal et des conditions écologiques. 3 coupures à 1/1.000.000 de Madagascar, Travaux de la section scientifique et technique de l'Institut Français de Pondichéry, hors série, no 6, eds. H. Humbert & G. Cours Darne, pp. 46-84. Imprimerie de la Mission Pondichéry, Pondichéry.
- King, C. M., Innes, J. G., Gleeson, D., Fitzgerald, N., Winstanley, T., O'Brien, B., Bridgman, L. & Cox, N. 2011. Reinvasion by ship rats (Rattus rattus) of forest fragments after eradication. Biological Invasions, 13: 2391-2408.
- Lehtonen, J. T., Mustonen, O., Ramiarinjanahary, H., Niemelä, J. & Rita, H. 2001. Habitat use by endemic and introduced rodents along a gradient of forest disturbance in Madagascar. Biodiversity and Conservation, 10: 1185-1202.

- MacPhee, R. D. E. 1987. The shrew tenrecs of Madagascar: Systematic revision and Holocene distribution of Microgale (Tenrecidae: Insectivora). American Museum Novitates, 2889: 1-45.
- MEFT, USAID & Cl. 2009. Evolution de la couverture de forêts naturelles à Madagascar, 1990-2000-2005. Ministère de l'Environnement, Antananarivo.
- Moat, J. & Smith, P. 2007. Atlas de la végétation de Madagascar. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Musser, G. G. & Carleton, M. D. 2005. Superfamily Muroidea. In Mammal species of the World. A taxonomic and geographical reference, 3rd edition, eds. D. E. Wilson & D. M. Reeder, pp. 894-1531. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Nupp, T. E. & Swihart, R. K. 2000. Landscape-level correlates of small mammal assemblages in forest of farmland. Journal of Mammalogy, 81: 512-526.
- Olson, L. E., Goodman, S. M. & Yoder, A. 2004. Illumination of cryptic species boundaries in long-tailed shrew tenrecs (Mammalia: Tenrecidae; Microgale), with new insights into geographic variation and distributional constraints. Biological Journal of Linnean Society, 83: 1-22.
- Omar, H., Adamson, E. A. S., Bhassu, S., Goodman, S. M., Soarimalala, V., Hashim, R. & Ruedi, M. 2011. Phylogenetic relationships of Malayan and Malagasy pygmy shrews of the genus Suncus (Soricomorpha: Soricidae) inferred from mitochondrial cytochrome B gene sequences. The Raffles Bulletin of Zoology, 59(2): 237-243.
- Rafanomezana, S. 1998. Dynamique de population et reproduction des rats dans différents biotopes de Madagascar. In Rongeurs et lutte antimurine à Madagascar, eds. W. Zehrer & S. Rafanomezana, pp. 37-57. Projet DPV/GTZ, Antananarivo.
- Rakotondraparany, F. & Medard, J. 2005. Diversité et distribution des micromammifères dans le corridor Mantadia-Zahamena, Madagascar. In A rapid biological assessment of the Mantadia-Zahamena Corridor, Madagascar, eds. J. Schmid & L. E. Alonso. RAP Bulletin of Biological Assessment, 32: 87-97.
- Rakotondravony, A. D. S. 1992. Etude comparé de trois rongeurs des milieux malgaches: Rattus norvegicus Berkenhout (1769), Rattus rattus Linné (1757) et Eliurus sp., biologie et dynamique des populations. Thèse de Doctorat de troisième cycle, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Rakotondravony, D., Goodman, S. M., Duplantier, J.-M. & Soarimalala, V. 1998. Les petits mammifères. In Inventaire biologique de la forêt littorale de Tampolo (Fenoarivo Atsinanana), eds. J. Ratsirarson & S. M. Goodman. Recherches pour le développement, Série Sciences Biologiques, 14: 197-212.
- Ramananjanahary, R. H., Frasier, C. L., Lowry II, P. P., Rajaonary, F. A. & Schatz, G. E. 2010. Madagascar's endemic plant families species guide. Missouri Botanical Garden, Antananarivo.
- Randriamoria, T. M., Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2015. Terrestrial "forest-dwelling" endemic small

- mammals captured outside of natural habitats in the Moramanga District, central eastern Madagascar. Malagasy Nature, 9: 97-106.
- Rasamoelina, M. & Andriamalala, A. 1999. Manuel de lutte contre les rats. Projet DPV/GTZ, Antananarivo.
- Soarimalala, R. A. L. 1998. Contribution à l'étude du régime alimentaire des insectivores du Parc National de Ranomafana. Mémoire de Diplôme d'Etudes Approfondies, Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2003. Food habits of Lipotyphla. In The natural history of Madagascar, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1203-1205. The University of Chicago Press, Chicago.
- Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2011. Les petits mammifères de Madagascar. Association Vahatra, Antananarivo.
- Soarimalala, V. & Raheriarisena, M. 2010. The non-volant and non-primate mammals of the Ambatovy-Analamay forest. Malagasy Nature, 3: 153-177.

- Soarimalala, V. Goodman, S. M., Ramiaranjanahary, H., Fenohery, L. L. & Rakotonirina, W. 2001. Les micromammifères non-volants du Parc National de Ranomafana et du couloir forestier qui le relie au Parc National d'Andringitra. In Inventaire biologique du Parc National de Ranomafana et du couloir forestier qui le relie au Parc National d'Andringitra, eds. S. M. Goodman & V. R. Razafindratsita. Recherches pour le Développement, Série Sciences Biologiques, 17: 197-
- Soarimalala, V., Ramanana, L. T., Ralison, J. M. & Goodman, S. M. 2007. Les petits mammifères nonvolants du « Couloir forestier d'Anjozorobe-Angavo ». In Inventaire de la faune et de la flore du Couloir forestier d'Anjozorobe-Angavo, eds. S. M. Goodman, A. P. Raselimanana & L. Wilmé. Recherches pour le Développement, Série Sciences Biologiques, 24: 141-182.
- Watts, C. H. S. & Aslin, H. J. 1981. The rodents of Australia. Angus and Robertson, Sydney.