# Estimation de la densité des populations d'une espèce menacée de tortue terrestre (*Astrochelys radiata*) dans le Parc National Tsimanampetsotsa au Sud de Madagascar

Rahantavololona V. J. Rasoma<sup>1,2,3</sup>, Soazara Ranivoarivelo<sup>1</sup>, Matthias Marquard<sup>3</sup>, Olga R. Ramilijaona<sup>1,†</sup>, Domoina Rakotomalala<sup>4</sup>, Achille P. Raselimanana<sup>1,2</sup> & Jörg U. Ganzhorn<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101, Madagascar

<sup>2</sup> Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar

E-mail: araselimanana@vahatra.mg
E-mail: julianavony@gmail.com

<sup>3</sup> Abt. Tierökologie und Naturschutz,
Universität Hamburg, Martin-Luther-King Platz 3,
20146 Hamburg, Allemagne

E-mail: ganzhorn@zoologie.uni-hamburg.de

<sup>4</sup> Madagascar National Parks, BP 400, Toliara 601, Madagascar

E-mail: rondrodomoina@yahoo.fr

†décédée

#### Résumé

Astrochelys radiata est une espèce des tortues terrestres endémique du Sud de Madagascar, classifiée comme « gravement menacée » en 2008 par l'UICN. Malgré cette classification, très peu d'informations concernant la densité et la dynamique des populations sont disponibles. Les buts de cette étude étaient de fournir plus des informations sur la variabilité des densités d'Astrochelys radiata dans des types de végétation différents et de comparer des méthodes différentes pour déterminer les densités des tortues. Une évaluation à deux niveaux a été entreprise pour étudier les populations d'A. radiata. Au niveau local, ce travail constitue la continuité d'une étude approfondie et à longue terme de la structure et de la dynamique de population dans trois types de végétation à Andranovao (forêt sèche sur sol sableux, fourré xérophytiques sur substrat calcaire, forêt sèche sur sol ferrugineux) dans le Parc National de Tsimanampetsotsa. Au niveau local la moyenne des densités dans les trois types de végétation est environ 65 individus/km2. Les densités sont plus élevées dans la forêt sèche sur sable que dans la forêt sèche sur sol ferrugineux ou dans le fourré sur substrat calcaire. Au niveau régional, les densités variaient entre 0 et 500 individus/km<sup>2</sup> et ne montraient pas de corrélations avec des caractères du sol ou de la végétation. Evidemment la collecte des tortues effectuée par l'homme ne permettait pas d'identifier les raisons naturelles pour expliquer la variation de la densité des tortues dans les zones d'étude.

Du point de vu méthodologique, les estimations étaient basées sur trois méthodes qui nécessitent des moyens différents : la méthode de « Distance Sampling » utilise les distances perpendiculaires entre les animaux et la ligne du transect pour calculer la surface inventoriée le long de chaque transect ou type d'habitat. Ces distances perpendiculaires reflètent les différences de la densité en fonction de la végétation et de la probabilité d'observation d'un animal à coté du transect. La surface inventoriée est calculée comme la longueur du transect multipliée par la largeur de la surface inventoriée. Cette surface dépend de la densité de la végétation. La largeur est calculée sur la base de la probabilité de voir un animal. La détermination de cette probabilité nécessite un ordinateur ou une connaissance statistique approfondie. La méthode de « King » n'utilise que la moyenne des distances perpendiculaires auxquelles les animaux ont été vus. Elle considère aussi les différences de visibilité dans des types de végétation différentes. C'est une méthode simple qui peut être appliquée sur terrain. La troisième méthode est la méthode la plus simple : avec cette méthode on ne compte que les animaux vu le long d'un transect. Cela donne le nombre d'individus par km de transect parcouru. Toutes les trois méthodes ont donné des résultats corrélés. Aussi, toutes les trois méthodes indiquaient des densités significativement différentes entre les sites. Grâce à leur simplicité, la méthode de « King » ou seulement les nombres d'individus vus par kilomètre de transect parcouru sont les données préférables à utiliser pour un suivi-écologique à long terme.

**Mots clés** : Parc National Tsimanampetsotsa, *Astrochelys radiata*, tortue, densité, saisonnalité

#### Extended abstract

Astrochelys radiata is a terrestrial tortoise species of southern Madagascar, classified as "critically

endangered" by the IUCN in 2008. Despite this classification, there is little information on variation in population densities and dynamics in different parts of its range and in different habitats. Comparisons to previous, field studies are hampered by different methods used by different researchers to derive density estimates. Given the conservation status of the species, it is crucial to arrive at reliable estimates of population dynamics and population trends over its current range and over extended periods of time. While the ultimate goal should be to obtain absolute population densities, this can only be achieved by extended mark-recapture studies.

For conservation management, it would be a major step forward to have at least some quantitative data on population trends. The method of data collection has to be simple so that it can be used by people with little training and it has to be as insensitive to observer bias as possible. To this end, the aims of this study were, first, to provide more information on relative population densities of this species in different vegetation types. Together with information collected by other studies, these data should provide the bases for long-term population monitoring. Secondly, we wanted to compare different methods to estimate population dynamics.

We applied three different methods, all based on transect work. None of the estimates could be compared to an estimate based on mark-recapture calculations. First, densities were calculated with the help of the software "Distance Sampling". This procedure calculates the area surveyed by walking a given transect, and a probability function that an animal is seen at a given distance from the transect. This probability of detection varies between different types of vegetation with varying visibility and is then used to calculate the density of the animals for a given transect or a given vegetation type. While the estimate is considered accurate, it requires large numbers of sightings (the actual number required depends on the variation in the distances at which the animals are recorded). Furthermore, calculations require either a computer or mathematical and statistical skills. Inventories to be performed by local people for longterm monitoring do not fulfill these requirements.

Second, we employed the method "King". Here, density estimates were based on the number of animals seen and the mean distance perpendicular to the transect at which animals were spotted. The length of the transect multiplied by the mean detection distance times two (to consider the detection to the left

and to the right of the transect) is used as the surface covered by an inventory. The total number of animals seen divided by the surface represents the density estimate. This method also considers differences in the lateral visibility (= vegetation density) from a given transect in different types of vegetation. In contrast to "Distance Sampling" the "King" method does not use probability functions to calculate the distances at which an animal is expected to be detected, but simply uses the mean of lateral detection distances. The third technique employed was simply the number of animals seen along a transect without accounting for differences in the lateral detection distance in different habitats.

Information on A. radiata was compiled on local and regional scales. At the local level, we continued an in-depth and long-term study on the structure and the dynamics of a marked population in three types of vegetation at Andranovao, in the Tsimanampetsotsa National Park. Vegetation formations included: dry forest on sandy soil, xerophytic bush on calcareous soil, and dry forest on ferruginous soil. At the local scale, we could compile sufficient data to apply all three methods. According to the calculations with the help of "Distance Sampling" at the local level during the wet season, densities were approximately 65 individuals/km2. These estimates were higher during the wet season as compared to the dry season, which for the three vegetation formations were on average 48 individuals/km2. During the wet season, the highest densities were recorded in the dry forest on sandy soil (77 individuals/km²) followed by the spiny bush on limestone (61 individuals/km²), and the dry forest on red sand (57 individuals/km²). The density estimates were similar when based on mean detection distances and calculated according to the "King" method, though density estimates deviated up to about 100% between the estimates obtained by "Distance Sampling" compared to "King".

Due to smaller sample site at the regional level, we could only use the "King" method to estimate the densities of the populations around the Tsimanampetsotsa National Park in different types of vegetations. Densities varied between 0 and 500 individuals/km² at the regional level. At the regional scale, differences in population densities were correlated neither with soil or habitat types, or with human disturbance of the habitat. However, in concert with previous studies, the data indicate a decline in population densities towards the town of

Toliara. This might reflect improved access to sites where tortoises can be marketed for food or shipped for the pet trade.

The results of "Distance Sampling" and "King" were compared further with the simple measure of the number of animals seen along a transect. All three methods were correlated significantly and all three methods indicated the same significant differences between sites in the regional study. Due to their simplicity, the last two methods seem most appropriate for long-term monitoring by field staff as the data are easy to record, can be analyzed without computer equipment, and reflect relative population changes or differences in population densities appropriately. Realistic population densities have to be based on mark-recapture studies.

**Key Words:** Radiated tortoise, density, population dynamics, human impact, conservation

### Introduction

Astrochelys radiata est une tortue terrestre. Elle est l'une des cinq espèces de chéloniens endémiques de Madagascar et est localisée dans la région sèche et aride de Madagascar entre Toliara jusqu'au Cap Sainte Marie et de Faux Cap. Quelques individus isolés existent également dans la parcelle 2 du Parc National d'Andohahela (Leuteritz et al., 2005; Hammer & Ramilijaona, 2009; Paquette et al., 2009). L'aire de répartition de cette espèce est comprise dans la région où les groupes éthniques dominants sont : les Vezo, les Tanalagna, les Mahafaly les Antanosy et les Antandroy (Sage, 2003; Pedrono, 2008). Astrochelys radiata est tabou pour les quatre ethnies sauf pour les Vezo. Ceci a contribué à sa protection. Mais depuis l'arrivé de nouveaux venus occupant les aires de sa distribution, la situation d'A. radiata est devenu de plus en plus inquiétante. En effet, cette espèce était jadis largement répandue et très abondante dans la région du Sud et de Sud-ouest malgache. Son aire de répartition a connu une diminution au fil des années (O'Brien et al., 2003). La perte d'habitat couronnée par une collecte massive (Raxworthy & Nussbaum, 2000) a fortement contribué à ce déclin. Le statut de l'espèce « vulnérable » selon l'UICN en 1961 a été changé « en danger critique d'extinction (CR) » (Leuteritz & Paquette, 2008).

Les recherches faites sur *A. radiata* sont rares. Néanmoins, elle est l'une des deux espèces de tortues pour lesquelles on dispose des informations à Madagascar. Par ailleurs des études plus récentes sur le terrain ont apportés des informations supplémentaires sur l'écologie, la reproduction, la distribution et de la densité de cette espèce (Durrell et al., 1989; O'Brien et al., 2003; Leuteritz et al., 2005; Seui, 2006; Rakotondrainy, 2008; Hammer & Ramilijaona, 2009; Paquette et al., 2009). D'autres domaines sont aussi inclus dans les recherches effectuées sur A. radiata comme la structure génétique et l'origine de ces populations (Paquette & Lapointe, 2007, 2009; Paquette et al., 2007, 2010), sa distribution géographique exacte (O'Brien et al., 2003), ainsi que sa phylogénie (Van der Kuyl et al., 2002; Le et al., 2006; Fritz & Bininda-Emonds, 2007).

Malgré ces recherches, plusieurs questions concernant cette espèce restent encore sans réponse. Afin d'apporter des lumières et de fournir des informations pertinentes qui vont servir des données de base pour l'élaboration de plan de gestion, *A. radiata* a fait l'objet de recherche. Une étude locale et à long terme a été initiée en 2006 pour étudier la dynamique d'une population distribuée dans trois types d'habitat (Hammer & Ramilijaona, 2009). Associée à cela, la présente étude entreprendra une étude régionale pour mieux connaître la variabilité des densités d'*A. radiata*. Cette étude apporterait des réponses aux quatre questions suivant :

- Quel est l'état de la population d'A. radiata dans les différents types d'écosystème dans la région de Tsimanampetsotsa ?
- 2) Quelle est l'abondance d'A. radiata dans des habitats différents ?
- 3) Est-ce que la saison interfère avec la densité ?
- 4) Quelle est la méthode la plus appropriée pour estimer la densité d'A. radiata?

# Méthodologie Sites d'étude

L'étude se déroulait dans le Parc National de Tsimanampetsotsa (PNT) dans le Sud-ouest de Madagascar. Le parc se trouve dans la Province de Toliara, la Région Atsimo-Andrefana, Fivondronana Betioky, commune rurale de Beheloka. Le parc est situé entre 24°03' et 24°12' de latitude Sud et 43°46' et 43°50' de longitude Est, approximativement 85 km au Sud de Toliara à une altitude entre 38 et 114 m au dessus de la mer (Figure 1).

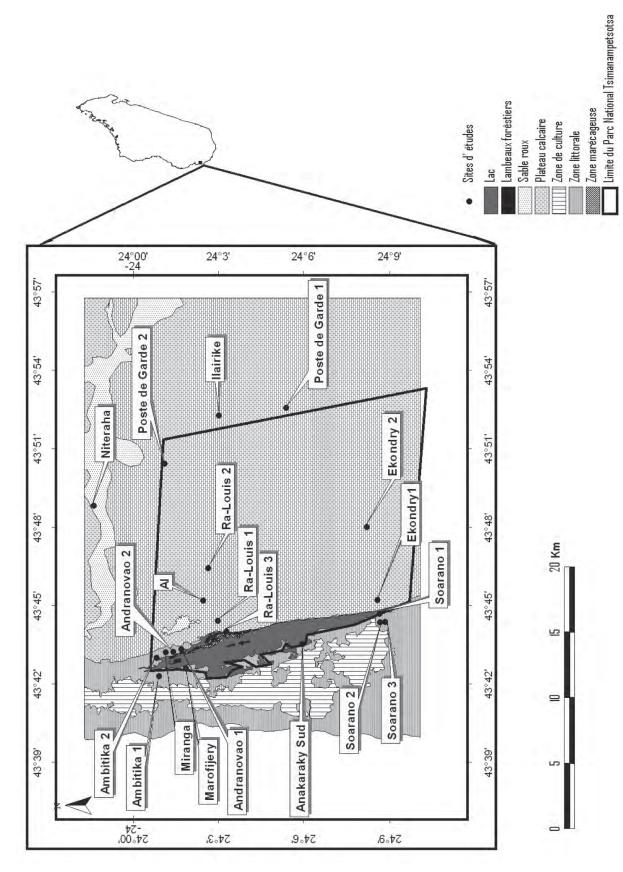


Figure 1. Carte de localisation des sites d'étude (modifiée d'après Google Earth en 2006).

#### Description des milieux d'étude

Les sites d'étude font partie de la région sub-aride de Madagascar. Ils possèdent soit des substrats dominés par des sables non consolidés soit des plateaux calcaires du tertiaire. La partie orientale de ces plateaux est limitée par une falaise de 50 à 120 m de hauteur, suivit de la cuesta éocène jusqu'à 180 km à l'Est. Les sols dérivés du calcaire sont peu profonds, rocheux ou en pavages. Par contre, ceux dérivant du socle et du grès sont généralement des sables profonds ou des argiles sablonneuses. Le sol dans la partie Est du parc est constitué de sable dunaire. La végétation est composée de savanes ou de pseudo steppes avec des éléments ligneux. Tandis que du côté Ouest du parc les formations à haut fourré xérophile s'alternent sur le calcaire et le sol latéritique (ANGAP, 2003).

Dans l'ensemble du plateau, les formations végétales sont représentées par un fourré d'une hauteur de 2 m environ, à l'exception de ceux qui se trouvent entre le lac et la falaise où la hauteur peut atteindre 12 m (Nicoll & Langrand, 1989). La végétation y est caractérisée par la dominance d'espèces xérophytiques du bush épineux sub-aride à Euphorbiaceae et à Didiereaceae (genre : Alluaudia, Alluaudiopsis, Didierea et Decarya). Elle présente une physionomie diversifiée selon la pluviométrie, le substrat et le degré de dégradation. En effet, c'est une mosaïque de forêt, d'un fourré impénétrable, d'une formation buissonnante et des buissons. Ce fourré épineux du Sud-ouest de Madagascar a subit une réduction de 29,7% de sa superficie depuis les années 1970 (Moat & Smith, 2007).

Cette partie du Sud de Madagascar fait face à une sécheresse intense. Le climat y est aride. Cette aridité est amplifiée par des températures et des amplitudes thermiques élevées et par des vents forts et constants dominés par l'alizé. La précipitation moyenne annuelle est de 358 mm et la température moyenne annuelle est de 24-25°C avec des variations interannuelles très importantes. D'après les données climatique du 20ème siècle, l'année est partagée entre une saison sèche qui dure huit mois (avril - novembre) et une saison humide entre les mois de décembre jusqu'aux mois de février ou mars (Donque, 1975; Ratovonamana et al., soumis; Figure 2).

### Description de la végétation des sites d'études

La méthode d'échenilloir de Gautier et al. (1994) a été utilisée pour quantifier la structure de la végétation. Elle sert à quantifier la continuité de chaque strate, à savoir le degré d'ouverture et l'état de perturbation de la végétation. Pour se faire, le degré de recouvrement des végétaux a été mesuré pendant la saison humide dans les sites suivants : Etude locale -- Andranovao : Rive, Andranovao: Plateau calcaire, Andranovao: Sable roux : Etude régionale -- Marofijery 1, Niteraha, Marofijery 2, Ambitika, Anakaraky Sud, Poste de Garde 1, Ilairike et Soarano 1 (Tableaux 1, 2; Figure 1). Dans l'étude de Hammer & Ramilijaona (2009), ces types de végétation étaient décrits par des études botaniques approfondies comme : « Rive » = « forêt sèche sur sol sableux », « Plateau calcaire » = « fourré xérophytiques sur substrat calcaire », « Sable roux » = « forêt sèche sur sol ferrugineux ». Des transects de 50 m étaient établis au hasard le longue des transects

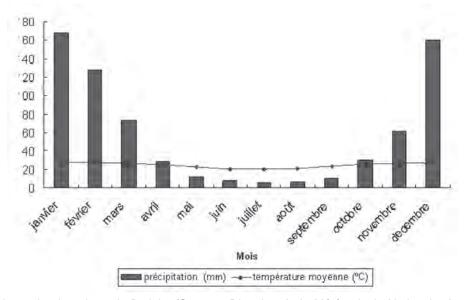


Figure 2. Courbe ombrothermique de Betioky (Source : Direction de la Météorologie Nationale, Ampandrianomby-Antananarivo : température de 1961-1990 ; précipitation de 1981-1990).

faits pour les tortues. Dans chaque transect, une corde de 50 m était étendue horizontalement. Un échenilloir de 7 m était déplacé tous les 1 m le long la corde étendue. Chaque fois qu'une partie végétale vivante touche l'échenilloir, elle est marquée en remplissant la cellule correspondante dans un diagramme. Les végétaux qui dépassent la hauteur de 7 m étaient estimés.

# Etude locale de la population d'Astrochelys radiata

La collecte des données s'est effectuée à Andranovao entre octobre 2007 et octobre 2008. Le site est situé au Nord-est du Lac Tsimanampetsotsa dans les mêmes endroits où Hammer & Ramilijaona (2009) ont travaillé en 2006 (Tableau 1). Les trois types d'habitats étaient décrits comme « Rive », « Plateau calcaire » et « Sable rouge » (Andriatsimietry et al., 2009 ; Hammer & Ramilijaona, 2009 ; voir en haut). Pour faciliter les comparaisons, cette classification a été maintenue dans la présente étude, mais le nom du site « Andranavao » a été ajouté avec les classifications du sol, de la végétation et du degré de perturbation (Tableau 1).

Le degré de perturbation de chaque site était déterminé selon les exploitations (feux de brousse, défrichement, braconnage, divagation des bétails et prélèvement de plante médicinale) dont il fait l'objet (ANGAP, 2003). La forêt sèche est une formation qui se développe sur un substrat sableux. Elle est de 6 à 7 m de haut et ouverte. Elle est formée par trois strates bien distinctes dont une strate arborescente de 4 à 6 m; une strate arbustive de 2 à 4 m, et une

strate herbacée de 0 à 2 m de hauteur. Par contre, le fourré xérophytique se développe sur le plateau calcaire au-dessus de la falaise. C'est une formation basse, ne dépassant pas 4 m de hauteur et qui est formée généralement par des espèces arbustives, très ramifiées et à tendance épineuses. Il n'y a pas de stratification bien définie. Mais des arbres, des arbustes et des herbacées entre autres peuvent être rencontrés.

Des transects sont tracés dans trois milieux différents: la Rive, le Plateau calcaire et le Sable rouge. Ce sont les trois types de milieux à habitats différents disponibles pour les tortues. Deux principaux transects (T1 et T2) d'environ de 2500 m sont d'abord établis et ils traversent les trois milieux, ils sont espacés de 1000 m. Dans chaque milieu, un transect d'environ de 1000 m de long a été dressé perpendiculairement à T1 et à T2 (Tableau 4). Il recoupe ainsi les deux transects et sert à les lier. Ces différentes lignes ont déjà été utilisées par Hammer & Ramilijaona (2009) entre les mois de mai et d'août 2006.

Le comptage des tortues le long des transects s'effectuaient entre 6h et 10h et de 14h 30 à 18h 30, c'est le moment où les activités des tortues sont optimales. La distance perpendiculaire d'un individu trouvé par rapport au transect était mesurée à l'aide d'un décamètre. La date, l'heure et l'habitat (Rive, Plateau calcaire ou Sable roux) de chaque individu trouvé étaient notés. Chaque animal trouvé a reçu un numéro individuel afin de le distinguer des autres. Le numéro a été effectué à l'aide des stries faites sur les écailles marginales de la carapace selon la méthode de Cagle (1939). A chaque écaille était attribué un chiffre. Sur les écailles

<b>Tableau 1.</b> Coordonnées géographiques des transects à Andranovao pour l	es études locales.
-------------------------------------------------------------------------------	--------------------

Site	Sol	Végétation	Perturbation	Transect	Début Lat. S / Long. E	Fin Lat. S / Long. E
Andranovao : Rive	Sable dunaire	Forêt sèche	Faible	T1	24°02,10' 43°44,52'	24°01,44' 43°44,46'
				T2	24°01,56' 43°44,58'	24°02,04' 43°44,64'
				Lien	24°01,44' 43°44,40'	24°02,10' 43°44,58'
Andranovao : Plateau calcaire	squelettique m	Fourré xérophile moyennement	Faible	T1	24°02,04' 43°44,64	24°01,92' 43°45,24'
		ouvert	uvert	T2	24°01,44' 43°44,46'	24°01,32' 43°45,18'
				Lien	24°01,34' 43°44,93'	24°01,96' 43°44,99'
Andranovao : Sable roux	Sable roux	Fourré xérophile	Faible	T1	24°01,92' 43°45,24'	24°01,86' 43°45,72'
				T2	24°01,32' 43°45,18'	24°01,44' 43°45,66'
				Lien	24°01,32' 43°45,20'	24°01,85' 43°45,42'

de la partie postérieures en allant de gauche à droite ont été assignés les chiffres 1, 2, 4, 7, 10, 20, 40 et 70. Tandis que pour ceux de l'antérieur c'était 100, 200, 400, 700, 1000, 2000, 4000 et 7000. Une strie faite à une écaille correspond à un numéro. Le numéro de l'individu était obtenu en additionnant les chiffres associés aux différentes stries.

# Sites pour l'étude régionale de la population d'Astrochelys radiata

Les milieux d'étude sont dispersés autour du parc dans les différents types de végétation. Ils sont choisis en fonction de leur degré de perturbation (Tableau 2). Quatre sites étaient établis à l'Ouest du parc dans la partie littorale. Ils sont à proximité des villages le long de la route vers Itampolo et subissent de forte perturbation (divagation des bétails, coupe, collecte et culture sur brûlis). Les sites Marofijery et Ambitika 1 se trouvaient près du village. Tandis qu'Andranovao 2 et Ambitika 2 étaient sur le Plateau calcaire. Trois sites étaient choisis à l'Est du parc sur le plateau calcaire Mahafaly avec les accès difficiles. Ces endroits sont considérés comme moins perturbés que les sites à l'Ouest.

**Tableau 2.** Coordonnées géographiques des transects pour l'étude régionale d'*Astrochelys radiata*. Les sites pour lesquels deux transects étaient installés, étaient inventoriés entre avril et juin 2007. Les sites pour lesquels un seul transect était installé, étaient inventoriés entre juin et octobre 2007.

Site	Partie / Nombre transects	Lat. S Long. E	Sol	Végétation	Perturbation
Marofijery 1	Ouest 2	24°01,18' 43°44,05'	Sable dunaire	Forêt sèche	Haute
Andranovao 2	Ouest 2	24°02,15' 43°42,72'	Calcaire squelettique	Fourré xérophile	Faible
Ambitika 1	Ouest 2	24°00,67' 43°42,87'	Sable dunaire	Forêt sèche	Haute
Ambitika 2	Ouest 2	24°00,24' 43°43,84'	Calcaire squelettique	Fourré xérophile	Faible
Anakaraky Sud	Ouest 2	24°07,50' 43°44,45',	Sable dunaire	Forêt sèche	Haute
Soarano 1	Ouest 2	24°11,32' 43°45,30'	Sable dunaire	Forêt sèche	Haute
Poste de Garde 1	Est 2	24°03,73' 43°56,17'	Calcaire squelettique	Fourré xérophile	Faible
Ilairike	Est 2	24°01,32' 43°45,20'	Calcaire Squelettique	Fourré xérophile	Faible
Niteraha	Est 2	24°03,73' 43°56,17'	Sol ferrugineux	Fourré xérophile	Faible
Ra-Louis 3	Ouest 1	24°03,79' 43°45,23'	Sable dunaire	Fourré xérophile	Faible
Miranga	Ouest 1	24°00,77' 43°44,20'	Sable dunaire	Forêt sèche	Haute
Soarano 2	Ouest 1	24°11,38' 43°45,66'	Sable dunaire	Forêt sèche	Haute
Soarano 3	Ouest 1	24°11,62' 43°45,70'	Sable dunaire	Forêt sèche	Haute
Ra-Louis 1	Ouest 1	24°03,36' 43°45,74'	Calcaire squelettique	Fourré xérophile	Faible
Ekondry 1	Ouest 1	24°11,24' 43°46,78'	Calcaire squelettique	Fourré xérophile	Faible
A1	Est 1	24°01,62' 43°46,75'	Calcaire squelettique	Fourré xérophile	Faible
Ra-Louis 2	Est 1	24°02,89' 43°48,36'	Calcaire squelettique	Fourré xérophile	Faible
Ekondry 2	Est 1	24°10,71' 43°50,39'	Calcaire squelettique	Fourré xérophile	Faible
Poste de Garde 2	Est 1	24°00,72' 43°53,52'	Calcaire squelettique	Fourré xérophile	Haute

Deux transects parallèles et séparée par 200 m étaient tracés dans neuf sites entre avril et juin 2007. Un seul transect était tracé dans 10 sites entre juin à octobre 2007 (Figure 1 ; Tableau 2). Au total, 28 transects ont été établis pour compter les individus d'*A. radiata* au cours de l'étude régionale réalisée dans le PNT.

Pour chaque site, les transects étaient parcourues deux fois par jour. L'inventaire des tortues s'effectuait de 7h jusqu'à environ 12h du matin et de 14h 30 à 18h de l'après midi. Ces heures étaient choisies parce que l'étude s'est déroulée pendant la saison fraîche et sèche, ainsi l'activité des tortues commence un peu plus tard dans la journée (Andriamampiandry, 1987).

#### Estimation des densités des tortues

Les densités étaient calculées par deux méthodes différentes : « Distance Sampling » (Buckland et al., 1993) et la méthode de « King » (Brower et al., 1989). La méthode de « Distance Sampling » nécessite des analyses élaborées et demande un échantillonnage élevé avec assez des données pour pouvoir calculer une fonction de probabilité concernant la distance à laquelle les animaux seront découverts. Ces conditions ne sont pas remplies au niveau régional. La méthode de « King » a l'avantage de la possibilité de procéder à des analyses comparatives des données au niveau local et régional. En effet, la « Distance Sampling » et la méthode de « King » ont été appliquées pour les analyses de l'étude locale suivant les données disponibles, mais au niveau régional seulement la méthode de « King » a été utilisée.

#### Le logiciel DISTANCE 4.1

Ce programme est utilisé pour faire l'analyse des données des transects. Les principales hypothèses à respecter pour l'utilisation de « Distance Sampling » selon Buckland et al. (1993) sont : les objets d'intérêt (tortues) se trouvant au milieu de la ligne de transect sont toujours détectés, les objets d'intérêt sont détectés dans leur position initiale avant tout mouvement de réaction à la présence de l'observateur, et les distances perpendiculaires sont mesurées d'une façon précise. L'observateur doit suivre une ligne de transect cherchant l'objet d'intérêt. A chaque animal détecté, il faut noter la distance de la ligne de transect à l'endroit où l'animal se trouve. L'estimation de la densité se base sur la détermination d'une fonction appelée « fonction de détection ». Cette fonction de détection, appelée g(y), décrit la probabilité de détection d'un individu : g(y)= taux de détection/

Distance perpendiculaire y. Dans le programme, le test « AIC » (Akaike Information Criterion) a été utilisé pour sélectionner le meilleur modèle de calcul. Celui qui a été choisi était le « Hazard-cosine ».

### La formule de « King »

La méthode de « King » est un moyen très simple pour calculer la densité sans avoir recourt à des programmes de calcul (Brower *et al.*, 1989).

$$D = \frac{10^4 n^2}{2L \sum d_i}$$

D : la densité

n : nombre d'individus trouvés

L: longueur du transect

 $\mathbf{d}_{\mathbf{i}}$ : la distance perpendiculaire au transect d'un individu

104: la conversion de m2 en ha

# Le nombre d'individus par km de transect parcourus

Cette mesure a été utilisé pour enregistrer le nombre d'individus trouvés le long des transects. Elle ne permet pas de calculer les densités, mais c'est une méthode facile qui permet de faire de comparaisons relatives entre les transects.

## Analyse statistique

Le programme SPSS-10 était utilisé pour la description des données et les analyses statistiques. Chaque répétition de transect était utilisée comme une valeur. Le test de «Wilcoxon matched-pairs signed-ranks test » était appliqué pour voir si les densités obtenues présentent des différences suivant la saison. Le test de Kruskal Wallis était choisi pour évaluer des différences entre les habitats (Siegel & Castellan, 1988).

### Résultats

# Description de la végétation

La strate herbacée est représentée par les classes de hauteur de la végétation [0-1] et [1-2] m. Tandis que les classes comprises entre [2-3] et [7-8] sont pour la strate ligneuse. Le sol sableux (Andranovao : Rive, Marofijery 1, Ambitika, Anakaraky Sud et Soarano 1) est couvert d'une végétation avec un tapis herbacé et d'une formation ligneuse abondante. Par contre, sur le sol ferrugineux rouge (Andranovao : Sable roux et Niteraha), il y a une nette prédominance de végétation

ligneuse. Dans les sites à sol calcaire squelettique (Andranovao : Plateau calcaire, Marofijery 2, Poste de Garde 1 et llairike) la végétation est soit à strate herbacée soit à strate ligneuse (Figure 3).

# Densité d'*Astrochelys radiata* : Approche locale (Andranavao)

### Estimation de la densité par la méthode de « Distance 4.1 »

Les densités étaient plus élevées à la Rive que dans les deux autres habitats (Tableau 3). Par ailleurs, il a été remarqué que la saison influence la variation de la densité. En effet la densité est plus élevée en saison humide qu'à la période sèche. En général, elle a donné une estimation de 58 ± 19 individus/km². Cette méthode ne permettait pas des analyses séparées pour les transects différents parce qu'elle nécessite un minimum nombre de 60 détections environ pour fournir des résultats fiables.

# Estimation de la densité par la méthode de « King »

Le nombre d'individus capturés sur les transects ne suivent pas une distribution normale. Les médianes étaient alors utilisées à la place des moyennes pour calculer les densités (Tableau 4). Malgré le fait que les animaux recensés sont abondants, il est fréquent que la médiane soit égale à « 0 ». C'est pourquoi la moyenne pouvait mieux représenter la situation réelle que les médianes ; au moins sur les densités relatives (Tableau 5).

Les densités variaient entre les transects dans le même type d'habitat à la Rive pendant la saison sèche (Kruskal Wallis :  $\chi^2$  = 12,43, P = 0,002, ddl = 2) et au Plateau calcaire pendant la saison humide ( $\chi^2$  = 8,04 , ddl = 2, P = 0,02 ). Pendant la saison sèche les densités n'étaient pas différentes entre le trois types d'habitat, mais pendant la saison humide la densité était plus élevée à la Rive par rapport aux

autres habitats ( $\chi^2 = 6.03$ , ddl = 2, P = 0.05). Le test de Wilcoxon montre une différence significative entre la valeur de la densité maximale le long des neuf transects pendant la sècheresse et celle de la période humide (T = 1, n = 9, P < 0.01).

### Comparaison des méthodes

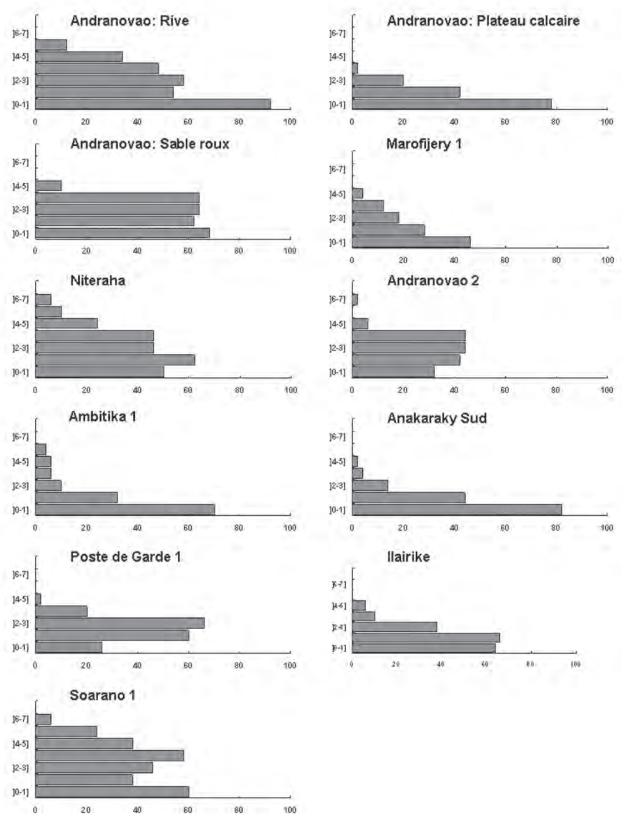
Parmi les objectifs de cette étude était de trouver la méthode la plus approprié pour estimer la densité des tortues.

Au niveau local, les densités estimées par « Distance Sampling » (Tableau 3) sont bien corrélées avec les résultats obtenus par la méthode de « King » (exprimés par les moyennes; Tableau 5) et du nombre d'individus par km parcouru (corrélation de Spearman: King:  $r_s = 0.94$ , P = 0.005; Ind. / km:  $r_s = 0.83$ , n = 6, P = 0.04). Toutefois, elles ne sont pas corrélées avec la méthode de King qui est basée sur les médianes (Tableau 4;  $r_s = 0.70$ , n = 6, P = 0.13). Au niveau des habitats, les résultats obtenus par la méthode de King (exprimés par les moyennes) ne concordaient pas avec le nombre d'individus par km parcouru (r. = 0,71, n = 6, P = 0,11). Les coefficients sont assez élevés ; ce manque des corrélations significatives est probablement dû au petit nombre d'échantillonnages (n = 6). Les résultats de King étaient bien corrélés avec le nombre d'individus par km parcourus (r<sub>s</sub> = 0.90, n = 6, P = 0.015).

Au niveau des transects, il y avait une corrélation entre les méthodes de « King » (basées sur les médianes ou basées sur les moyennes) et les nombres d'individus par km parcourus ( $r_s \ge 0.72$ , n = 18,  $P \le 0.001$ ). La méthode de « Distance Sampling » et les médianes donnent une estimation presque similaire (58 individus/km² et 59,9 individus/km²). Par contre, les moyennes estiment une densité de 103,9 individus/km² qui est quasiment deux fois plus élevée que les densités calculées par ces deux autres méthodes.

**Tableau 3.** Densité d'*Astrochelys radiata* dans trois types d'habitats à Andranavao d'après la méthode de « Distance Sampling ».

Habitat	Densité saison sèche (individus/km²)	Densité saison humide (individus/km²)	
Forêt sèche :	67 ± 12	77 ± 17	
Rive	n = 29	n = 34	
Fourré xérophile :	50 ± 12	61 ± 16	
Plateau calcaire	n = 28	n = 48	
Fourré xérophile :	31 ± 10	57 ± 12	
Sable roux	n = 29	n = 42	
Moyenne	48 ± 16	65 ± 10	



**Figure 3.** Diagramme de recouvrement de la végétation (en %) par classe de hauteur dans les différents sites d'étude du Parc National de Tsimanampetsotsa.

**Tableau 4.** Médianes des densités d'*Astrochelys radiata* dans les trois habitats de l'étude locale (Andranavao) par la méthode de « King » ; Visibilité latérale = moyenne des distances perpendiculaires entre les tortues et le transect ; les valeurs des densités (saison sèche et humide) sont donnés par : quartile Q25 - médiane - quartile Q75 ; n = nombre d'échantillonages ; \* Le « Total » est basé sur les médianes par transect.

Transect	Habitat	Longeur de transect (m)	Visibilité latérale saison sèche / saison humide (m)	Densité saison sèche (ind. / km²)	Densité saison humide (ind. / km²)	
T1	Rive	300	9,60 / 6,30	0 - 0 - 0	0 - 0 - 330	
				n = 16	n = 10	
T2	Rive	500	7,40 / 3,29	0 - 135 - 304	0 - 152 - 380	
				n = 22	n = 14	
Lien	Rive	1209	4,90 / 2,60	0 - 84 - 169	40 – 159 – 318	
				n = 14	n = 12	
Total*	Rive	2009		84	152	
T1	Plateau calcaire	1104	5,30 / 3,12	0 – 0 – 85	0 – 0 – 254	
				n = 18	n = 12	
T2	Plateau calcaire	1369	4,60 / 2,40	0 – 79 – 139	0 – 152 – 342	
				n = 12	n = 14	
Lien	Plateau calcaire	1095	6,78 / 8,70	51 – 101 – 134	0 - 0 - 92	
				n = 18	n = 12	
Total*	Plateau calcaire	3568		79	0	
T1	Sable roux	866	8,00 / 3,80	0 -0 -54	0 -0 -152	
1 1	Sable roux	000	0,0073,00	n = 12	n = 20	
T2	Sable roux	1227	4,15 / 2,50	0 – 98 – 98	0 -82 – 285	
				n = 12	n = 12	
Lien	Sable roux	1305	5,80 / 5,20	0 -0 -66	0 – 37 – 129	
				n = 20	n = 20	
Total*	Sable roux	3398		0	37	
Total*	Tous les habitats	8975		79	37	

**Tableau 5.** Moyennes des densités et nombre d'individus d'*Astrochelys radiata* par km de transect parcouru dans les trois habitats de l'étude locale (Andranavao) par la méthode de « King » ; Visibilité latérale = moyenne des distances perpendiculaires entre les tortues et le transect ; les valeurs des densités (saison sèche et humide) sont données par : quartile Q25 - médiane - quartile Q75 ; n = nombre d'échantillonages ; \* Le « Total » est basé sur les moyennes par transect.

Habitat / Transect	Longeur de transect (m)	Visibilité latérale saison sèche / saison humide	Densité saison sèche (ind./km²)	Densité saison humide (ind./km²)	Nombre de ind./ km de transect Saison sèche	Nombre de ind./ km de transect Saison humide
Rive						
T1	300	9,60 / 6,30	0 – 11 - 174 n = 16	0 – 159 – 529 n = 10	0-0,2-3,3	0 - 2,0 - 6,7
T2	500	7,40 / 3,29	0 – 190 – 676 n = 22	0 – 260 – 912 n = 14	0 - 2,8 - 10,0	0 - 1,7 - 6,0
Lien	1209	4,90 / 2,60	0 – 96 – 338 n = 14	0 – 212 – 477 n = 12	0-0,9-3,3	0 – 1,1 – 2,5
Total : Rive*	2009		99	210	1,3	1,6
Plateau calcaire						
T1	1104	5,30 / 3,12	0 – 43 – 256 n = 18	0 – 97 – 200 n = 12	0 - 0,5 - 2,7	0 – 0,6 – 1,8
T2	1369	4,60 / 2,40	0 – 73 – 159 n = 12	0 – 196 – 457 n = 14	0 – 0,7 - 1,5	0 - 0,9 - 2,2
Lien	1095	6,78 / 8,70	0 – 94 – 202 n = 18	0 – 35 – 105 n = 12	0 - 1,3 - 2,7	0 - 0,6 - 1,8
Total : Plateau calcaire*	3568		70	109	0,8	0,7

Habitat / Transect	Longeur de transect (m)	Visibilité latérale saison sèche / saison humide	Densité saison sèche (ind./km²)	Densité saison humide (ind./km²)	Nombre de ind./ km de transect Saison sèche	Nombre de ind./ km de transect Saison humide
Sable roux						
T1	866	8,00 / 3,80	0 - 24 -144 n = 12	0 -68 -456 n = 20	0 - 0,4 - 2,3	0 – 0,5 – 3,5
T2	1227	4,15 / 2,50	0 – 74 – 196 n = 12	0 -136 – 489 n = 12	0 - 0,7 - 2,4	0 – 0,6 – 1,6
Lien	1305	5,80 / 5,20	0 - 36 -132 n = 20	0 – 66 – 221 n = 20	0 – 0,4 – 1,5	0-0,7-2,3
Total : Sable roux*	3398		45	90	0,5	0,6
Total *	8975		71	136	0,9	1,0

# Densité d'Astrochelys radiata : Approche régionale

Les densités d'A. radiatavariaient beaucoup suivant les sites (Tableau 6). Il n'y a pas des relations significatives entre les densités ou le nombre d'individus par km de transect parcouru et des caractères de la végétation, le type du sol ou la perturbation.

Dans la totalité des données locales et régionales, il y une forte corrélation entre le nombre d'individus par km de transect parcouru (x) et les médianes de la densité calculée basée sur la méthode de King (y) : y = 101,1x + 22,7, n = 37, P = 0,002; Figure 4).

**Tableau 6.** Densités d'*Astrochelys radiata* obtenues dans les sites de l'étude régionale par la méthode de « King » pendant la saison sèche (avril – juin 2007) ; Visibilité latérale = moyenne des distances perpendiculaires entre les tortues et le transect ; les densités et nombre d'ind. / km de transect sont donnés par les valeurs : minimale - moyenne – maximale; n indique combien des fois le même transect était parcouru.

Site	Nombre et longueur des transects (m)	Visibilité latérale (m)	Densité (ind./km²)	Nombre d'ind./km de transect
Marofijery 1	2 x 1500	5,42	0 – 123 – 430 n = 4	0 - 1,3 - 4,7 n = 4
Andranovao 2	1 x 600 1 x 500	4,29	0 – 290 - 600 n = 4	0 - 2.8 - 6.0 n = 4
Ambitika 1	2 x 1500	1,90	0 – 175 – 350 n = 4	0 - 0.7 - 1.3 n = 4
Ambitika 2	2 x 500	1,80	0 - 417 - 1110 n = 4	0 - 1,5 - 4,0 n = 4
Anakaraky	2 x 1500	0,84	0 – 495 - 1190 n = 4	0 - 0.8 - 2.0 n = 4
Soarano 1	2 x 1500	5,34	0 – 140 - 250 n = 4	0 - 1,5 - 2,7 n = 4
Poste de Garde 1	2 x 1500	2,77	360 – 420 - 600 n = 4	2.0 - 2.3 - 3.3 n = 4
Ilairike	2 x 1500	2,00	0 – 293 – 670 n = 4	0 - 1,2 - 2,7 n = 4
Niteraha	2 x 1500	0,83	0 – 500 – 1200 n = 4	0 - 0.8 - 2.0 n = 4
Ra-Louis 3	1 x 1500	6,00	$ 0 - 0 - 0 \\ n = 2 $	0 - 0 - 0 $ n = 2$
Miranga	1 x 1500	6,00	56 – 83 – 110 n = 2	0.7 - 1.0 - 1.3 n = 2
Soarano 2	1 x 1500	12,00	0 – 14 – 28 n = 2	0 - 0.3 - 0.7 n = 2

Site	Nombre et longueur des transects (m)	Visibilité latérale (m)	Densité (ind./km²)	Nombre d'ind./km de transect
Soarano 3	1 x 1500	12,00	28 – 28 – 28 n = 2	0,7 - 0,7 - 0,7 n = 2
Ra-Louis 1	1 x 1500	6,00	0 - 0 - 0 n = 2	0 - 0 - 0 $ n = 2$
Ekondry 1	1 x 1500	6,00	0 - 28 – 56 n = 2	0 - 0.3 - 0.7 n = 2
A1	1 x 1500	6,00	0 -56- 111 n = 2	0 - 0.7 - 1.3 n = 2
Ra-Louis 2	1 x 1500	6,00	0 - 0 - 0 n = 2	0 - 0 - 0 $ n = 2$
Ekondry 2	1 x 1500	6,00	56 – 56 – 56 n = 2	0.7 - 0.7 - 0.7 n = 2
Poste de Garde 2	1 x 1500	6,00	0 - 0 - 0 n = 2	0 - 0 - 0 n = 2

### **Discussion**

Les buts de cette étude étaient d'arriver à des recommandations concernant la méthode la plus appropriée pour estimer la densité d'*Astrochelys radiata* et de contribuer à la connaissance de l'état de la population dans les différents types d'écosystème dans la région de Tsimanampetsotsa.

Du point de vue méthodologique, toutes les méthodes (« Distance Sampling », « King » et simplement le comptage du nombre d'animaux vus par kilomètre parcouru) fournissent des résultats comparables sur un niveau relatif. Les estimations par « Distance Sampling » sont presque les mêmes comme les résultats de Hammer & Ramilijaona (2009), récoltés pendant la saison sèche entre les mois de mai et août 2006. Elles rapportaient une densité de 44 individus/km² pour Andranovao (le site locale) pendant la saison sèche. Notre estimation pour la saison sèche de 2007 est de 48 individus/ km². En plus, dans leur étude, Hammer & Ramilijaona (2009) sont arrivés à la même estimation en utilisant la méthode de « King » et une troisième méthode dont la largeur du transect était fixée à 12 m. Ces auteurs ont fait des recherches intensives le long de cette ligne d'itinéraire échantillon. Sur la base de ces études, la méthode de « Distance Sampling » semble donner une densité réelle.

Quand la méthode de « King » a donné des résultats semblables à la méthode de « Distance Sampling » dans l'étude de Hammer & Ramilijaona (2009), les valeurs obtenues par « King » étaient élevées par rapport aux résultats de « Distance Sampling » dans cette étude. Toutefois, les résultats de ces deux méthodes étaient bien corrélés. Pour des grands nombres d'échantillons, les médianes basées

sur la méthode de « King » semblent être plus fiables par rapport à la moyenne. Mais pour de petit nombre d'échantillons, les moyennes donnent des résultats qui sont plus facile à interpréter que les médianes. Ainsi, la densité obtenue par la « Distance Sampling » est faible par rapport à la densité obtenue par le calcul de « King ».

Une simple mesure des individus rencontrés par km de transects donne aussi des chiffres qui seraient utiles pour des comparaisons relatives. Leuteritz et al. (2005) ont comparé les résultats obtenus par « Distance Sampling » avec une étude de capture et re-capture. Cette dernière a fourni une densité 2 à 3 fois plus élevée que l'estimation par la première technique.

D'après nos résultats, il faudrait aussi considérer que la saison a une influence sur l'activité des tortues radiées. En effet, la densité estimée par « Distance Sampling » ou la méthode de « King » pendant la saison humide est plus élevée par rapport à celle de la période sèche. Lors du comptage des tortues le long des transects, on a remarqué qu'elles sont plus actives pendant la saison humide. En effet, c'est la période de reproduction d'A. radiata (Pedrono, 2008). Ainsi, la recherche des partenaires motive les tortues à se déplacer. Elles deviennent plus faciles à trouver augmentant ainsi le nombre de tortues trouvées. Par contre, peu de tortues sont comptés au cours des inventaires pendant la sècheresse. Etant des animaux qui hibernent, ces tortues se cachent et ne sortent pas durant cette saison et elles sont rarement visibles. En effet, pour se protéger contre la déshydratation, les tortues se cachent surtout pendant la saison sèche (Bulova, 2001) ce qui explique le nombre réduit de tortues recensées.

Les études locales montraient une différence entre les densités des différents types de végétation. La densité était élevée dans l'habitat Rive où il y a des arbres fruitiers et une prolifération des herbacées (Ratovonamana et al., soumis). Le sable est adéquat pour la déposition des oeufs lors de la période des pontes. Tous ces paramètres pourraient expliquer en partie l'abondance des tortues dans ce milieu. En outre, les deux autres sites pourraient avoir des inconvénients tels que le substrat rocailleux du Plateau calcaire et la dureté du sol latéritique dans le site Sable roux qui semblent constituer un problème pour les femelles au moment de la ponte.

Aucune différence significative n'a été constatée dans l'étude régionale ni entre les densités et les différents types de végétation ni entre les abondances relatives et les perturbations liées à la proximité des villages. Ces faits pouvaient être dûs aux perturbations générales comme la collecte des tortues alors que pour l'étude locale, la densité diffère suivant le type de végétation. Elle est plus élevée dans la forêt sèche que dans le fourré xérophytique. En tout cas, les densités trouvées dans le PNT et ses alentours qui varient entre 0 et 500 individus/km² semblent être faibles en comparaison avec celles des autres sites. Au cours des recensements faits par Leuteritz et al. (2005), l'estimation de la densité par la méthode de capture et re-capture dans la région au Sud de Toliara jusqu'à l'Est du Cap Sainte Marie (Cap Ste. Marie, Lavanono, Ankirikirika, Nisoa-Ambony, Lavavolo, Vohombe) étaient élevées (653-5744 individus/km²). La « Distance Sampling » utilisée pour l'estimation à Itampolo donnait une densité de 1546 individus/ km<sup>2</sup> de tortues radiées (Rakotondrainy, 2008). De plus, O'Brien et al. (2003) ont trouvé 1584 à 2439 individus/km2 dans le Sud-ouest. Ces valeurs sont largement importantes par rapport à celle constatée au niveau du PNT. Leuteritz et al. (2005) n'ont trouvé qu'une densité de 27 individus/km² dans cette aire protégée ; une valeur comparable aux estimations de Hammer & Ramilijaona (2009) et de cette étude. Alors, les densités d'A. radiata sont réduites en s'approchant surtout de la ville de Toliara d'où les animaux peuvent facilement être exportés. A la fin de cette étude qui coïncidait à la faiblesse de l'autorité de l'Etat en 2009, plus de 80 tortues tournées sur le dos ont été recensées le long de la piste traversant le PN Tsimanampetsotsa pendant une matinée (P. Giertz & J. Hammer, comm. pers.). D'après ces résultats, il était conclu qu'A. radiata est fortement exploitée

près des villes et des villages ; surtout au Nord de son aire de distribution. Les études d'O'Brien *et al.* (2003) et de Leuteritz *et al.* (2005) confirment encore cette conclusion.

Quand les densités sont baissées dans le PNT d'après les études de Juvik (1975) et celles de Leuteritz et al. (1999), nos résultats indiquent que celle autour d'Andranavao semble être stable ou même avoir progressivement récupéré entre 2000 (Leuteritz et al., 2005), 2006 (Hammer & Ramilijaona, 2009) et 2007 (cette étude), malgré la continuité du braconnage de cette espèce. A cause de cette exploitation, il est difficile de distinguer entre la variabilité naturelle de la taille de population dans ce milieu hétérogène et les influences anthropiques.

#### Remerciements

Nos vifs remerciements s'adressent au Département de Biologie Animale de l'Université d'Antananarivo, au Département de Biologie de l'Université de Hambourg, aux responsables des Forêts et Madagascar National Parks (Antananarivo et Toliara) pour l'aide qu'ils ont fourni aussi bien dans le processus pour l'obtention de l'autorisation de recherche que pour la réalisation des travaux sur terrain. Nous remercions Peggy Giertz, Jutta Hammer et Suse Kobbe, pour leur appui sur le terrain et Tsiavota Zatombo, Edson et Fisy Louis pour leur assistance. Nous adressons aussi nos vifs remerciements à Miguel Pedrono, Steven M. Goodman et Franco Andreone pour leurs commentaires constructifs sur ce manuscrit. Cette étude a été réalisée sous l'autorisation N°0251/07/ MINENV.EF/SG/DGEF/DPSAP/SSE délivrée 15 octobre 2007. Elle était financée par Deutscher Akademischer Austauschdienst (DAAD), Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG, Ga 342/ 15), European Association of Zoos and Aquaria (EAZA), VW-Stiftung et WWF Deutschland.

#### Références

Andriatsimietry, R., Goodman, S. M., Razafimahatratra, J. W. E., Marquard, M. J. M. & Ganzhorn, J. U. 2009. Seasonal variation in the diet of *Galidictis grandidieri* Wozencraft, 1986 (Carnivora: Eupleridae) in a sub-arid zone of extreme south-western Madagascar. *Journal of Zoology*, 279: 410–415.

Andriamampiandry, R. L.. 1987. Contribution à l'étude bioéthologie de Geochelone radiata (Shaw, 1802) (famille des Testudinidae) dans la Réserve Spéciale de Beza-Mahafaly. Diplôme d'Etudes Approfondies, Université d'Antananarivo, Antananarivo.

- ANGAP. 2003. Plan de Gestion de la Conservation, Parc National de Tsimanampesotse. Madagascar National Parks, Toliara.
- Brower, J. E., Zar, J. H. & von Ende, C. N. 1989. Field and laboratory methods for general ecology. 3rd edition. W. C. Brown Publishers, Dubuque.
- Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P. & Laake, J. L. 1993. Distance Sampling: Estimating abundance of biological populations. Chapman and Hall. London.
- **Bulova, S. J. 2001.** How temperature, humidity, and burrow selection affect evaporative water loss in desert tortoises. *Journal of Thermal Biology*, 27: 175-189.
- Cagle, F. R. 1939. A system of marking turtles for future identification. *Copeia*, 3: 170-173.
- **Donque, G. 1975.** Contribution géographique à l'étude du climat de Madagascar. Nouvelles Imprimerie des Arts Graphiques, Tananarive.
- Durrell, I., Goombridge, B., Tonge, S. & Bloxam, Q. 1989. Geochelone radiata. In The conservation biology of tortoises, eds. I.R. Swingland & M.W. Klemens. Occasional Papers of the IUCN Species Survival Commission, 5: 96–98.
- Fritz, U. & Bininda-Emonds. O. R. P. 2007. When genes meet nomenclature: Tortoise phylogeny and the shifting generic concepts of *Testudo* and *Geochelone*. *Zoology*, 110: 298–307.
- Gautier, L., Chatelain, C. & Spichiger, R. 1994.
  Presentation of a relevé method for vegetation studies based on fine-scale satellite imagery. In Proceedings of XIIIth plenary meeting of AETFAT Zomba, Malawi, 1991, eds. J. H. Seyani & A. C, Chikuni, pp. 1339-1350.
  National Herbarium and Botanic Gardens of Malawi, Zomba.
- Goodman, S. M., Raherilalao, M. J., Rakotomalala, D., Rakotondravony, D., Raselimanana, A. P., Razakarivony, H. V. & Soarimalala, V. 2002. Inventaire des vertébrés du Parc National de Tsimanampetsotsa. *Akon'ny Ala*, 28: 1-37.
- Hammer, J. M. & Ramilijaona, O. 2009. Population study on *Astrochelys radiata* (Shaw, 1802) in the Tsimanampetsotsa National Park, southwest Madagascar. *Salamandra*, 45: 219-232.
- **Leuteritz, T. & Rioux Paquette, S. 2008**. *Astrochelys radiata*. In: IUCN 2009. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.2. <www.iucnredlist.org>.
- Leuteritz, T. E. J., Lamb, T. & Limberaza, J. C. 2005. Distribution, status, and conservation of radiated tortoise (Geochelone radiata) in Madagascar. Biological Conservation, 124: 451-461.
- Mamokatra. 1999. Etude pour l'élaboration d'un plan d'aménagement et de gestion au niveau de la Réserve Naturelle Intégrale de Tsimanampetsotsa. Diagnostic physico-bio-écologique. Deutsche Forstservice GmbH, Feldkirchen et Entreprise d'Etudes de Développement rural « Mamokatra », Antananarivo.
- Le, M., Raxworthy, C. J., McCord, W. P. & Mertz. L. 2006. A molecular phylogeny of tortoises (Testudines: Testudinidae) based on mitochondrial and nuclear

- genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40: 517–531.
- Moat, J. & Smith, P. 2007. Atlas de la végétation de Madagascar. Royal Botanical Garden, Kew.
- Nicoll, M. E. & Langrand, O. 1989. Madagascar: Revue de la conservation des aires protégées. World Wildlife Fund for Nature. Gland.
- O'Brien, S., Emahalala, E. R., Beard, V., Rakotondrainy, R. M., Reid, A., Raharisoa, V. & Coulson, T. 2003. Decline of the Madagascar radiated tortoise *Geochelone radiata* due to overexploitation. *Oryx*, 37: 338–343.
- Paquette, S. R. & Lapointe, F. J. 2007. The use of shell morphometrics for the management of the endangered Malagasy radiated tortoise (*Geochelone radiata*). Biological Conservation, 134: 31–39.
- Paquette, S. R. & Lapointe, F. J. 2009. A statistical procedure to assess the significance level of barriers to gene flow. *Journal of Genetics and Genomics*, 36: 685-693.
- Paquette, S. R., Behncke, S. M., O'Brien, S. H., Brenneman, R. A., Louis Jr., E. E. & Lapointe, F. J. 2007. Riverbeds demarcate distinct conservation units of the radiated tortoise (*Geochelone radiata*) in southern Madagascar. *Conservation Genetics*, 8: 797-807.
- Paquette, S. R., Ferguson, B. H., Lapointe, F. J. & Louis Jr., E. E. 2009. Conservation genetics of the Radiated Tortoise (Astrochelys radiata) population from Andohahela National Park, southeast Madagascar, with a discussion on the conservation of this declining species. Chelonian Conservation and Biology, 8: 84-93.
- Paquette, S. R., Louis Jr., E. E. & Lapointe, F. J. 2010. Microsatellite analyses provide evidence of male-biased dispersal in the Radiated Tortoise Astrochelys radiata (Chelonia: Testudinidae). Journal of Heredity, 101: 403-412.
- **Pedrono, M. 2008.** *The tortoises and turtles of Madagascar.* Natural History Publications, Kota Kinabalu.
- Rakotondrainy, R. M. 2008. Contribution à l'étude de la population de tortues radiée Astrochelys radiata (Shaw, 1802) dans la région d'Itampolo, Sud-ouest de Madagascar. Diplôme d'Etudes Approfondies, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Randriamahazo, H. K., Traylor-Holzer, K., Leus, K. & Byers, H. O. 2007. Population and habitat viability assessment workshop for endemic tortoise species in Madagascar Geochelone radiata (Madagascar radiated tortoise) Pyxis arachnoides (spider tortoise). IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group, Apple Valley.
- Ratovonamana, R. Y., Rajeriarison, C., Edmond, R. & Ganzhorn, J. U. Soumis. Phenology of different vegetation types in Tsimanampetsotsa National Park, south-western Madagascar. *Malagasy Nature*.
- Raxworthy C. J. & Nussbaum R. A. 2000. Extinction and extinction vulnerability of amphibians and reptiles in Madagascar. *Amphibian and Reptile Conservation*, 2: 15-23.

- Sage. 2003. Plan communal de développement : Commune rurale Beheloke. Unité Technique Régionale Sage, Toliara.
- Seui, M. 2006. Etude de la dynamique et de la structure des populations de tortues radiées (Geochelone radiata) dans le Sud-ouest de Madagascar. Master II en Biologie, Evolution et Contrôle des Populations, Université François-Rabelais, France.
- Siegel, S. & Castellan Jr., N. J. 1988. Nonparametric statistics for the behavioural sciences. McGraw-Hill, New York.
- Van der Kuyl, A. C., Ballasina D. L. P., Dekker J. T., Maas J., Willemsen, R. E. & Willemsen, R. E. 2002. Phylogenetic relationships among the species of the genus *Testudo* (Testudines: Testudinidae) inferred from mitochondrial 12S rRNA gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 22: 174–183.