

## SOMMAIRE

|                                                                                                                   |           |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>INTRODUCTION GENERALE.....</b>                                                                                 | <b>1</b>  |
| <b>CHAPITRE I. CONTEXTE GENERAL DE L'ETUDE .....</b>                                                              | <b>5</b>  |
| <b>I.1. CONNAISSANCES ANTERIEURES SUR LES HABITATS FREQUENTES PAR<br/>LES PETITS MAMMIFERES A MADAGASCAR.....</b> | <b>5</b>  |
| I.1.1. Afrosoricida.....                                                                                          | 5         |
| I.1.2. Soricomorpha .....                                                                                         | 7         |
| I.1.3. Rodentia .....                                                                                             | 7         |
| <b>I.2. PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX INFLUENCANT LA DISTRIBUTION<br/>DES PETITS MAMMIFERES.....</b>                | <b>8</b>  |
| I.2.1. Facteurs physiques .....                                                                                   | 9         |
| I.2.2. Facteurs biologiques.....                                                                                  | 11        |
| I.2.3. Autres facteurs.....                                                                                       | 12        |
| <b>I.3. HISTORIQUE DU CHANGEMENT DES HABITATS DANS LE CENTRE-EST DE<br/>MADAGASCAR.....</b>                       | <b>13</b> |
| I.3.1. Evolution du changement des habitats dans le Centre-est de Madagascar .....                                | 13        |
| I.3.2. Données disponibles sur la surface des habitats dans le District de Moramanga .....                        | 15        |
| <b>I.4. ECOLOGIE ALIMENTAIRE DE <i>RATTUS</i> SPP. PAR LA METHODE D'ISOTOPE<br/>STABLE .....</b>                  | <b>17</b> |
| I.4.1. Contexte de l'étude sur <i>Rattus</i> spp. ....                                                            | 17        |
| I.4.2. Notion de chaîne et de réseau alimentaire.....                                                             | 19        |
| I.4.3. Contexte de l'étude d'un réseau trophique par les isotopes stables .....                                   | 21        |
| I.4.4. Généralités et principes des analyses sur les isotopes stables .....                                       | 21        |
| I.4.5. Applications en écologie alimentaire .....                                                                 | 24        |
| I.4.6. Etudes écologiques entreprises par les isotopes stables à Madagascar .....                                 | 26        |
| <b>I.5. ETUDES DES TIQUES DES PETITS MAMMIFERES DU DISTRICT DE<br/>MORAMANGA.....</b>                             | <b>26</b> |
| I.5.1. Contexte .....                                                                                             | 26        |
| I.5.2. Interactions tiques-petits mammifères .....                                                                | 28        |
| I.5.3. Etudes sur les tiques entreprises à Madagascar.....                                                        | 29        |

|                                                                                                                           |           |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| I.5.4. Cycle de développement des tiques et influence des paramètres environnementaux .....                               | 30        |
| <b>I.6. OBJECTIFS ET PLAN .....</b>                                                                                       | <b>32</b> |
| <br><b>CHAPITRE II. ANALYSE DE LA DIVERSITE ET DE L'ECOLOGIE DES PETITS</b>                                               |           |
| <b>MAMMIFERES DU DISTRICT DE MORAMANGA.....</b>                                                                           | <b>34</b> |
| <b>II.1. CARACTERISTIQUES DU MILIEU D'ETUDE.....</b>                                                                      | <b>34</b> |
| II.1.1. Climatologie.....                                                                                                 | 34        |
| II.1.2. Géologie .....                                                                                                    | 35        |
| II.1.3. Topographie .....                                                                                                 | 36        |
| II.1.4. Hydrologie .....                                                                                                  | 36        |
| II.1.5. Végétation .....                                                                                                  | 37        |
| <b>II.2. SITES ET PERIODES D'ETUDES.....</b>                                                                              | <b>38</b> |
| II.2.1. Sites forêts naturelles .....                                                                                     | 41        |
| II.2.2. Sites villages .....                                                                                              | 42        |
| II.2.3. Sites forêts naturelles-villages .....                                                                            | 43        |
| <b>II. 3. CLASSIFICATION DES ESPECES ETUDIEES.....</b>                                                                    | <b>46</b> |
| II.3.1. Afrosoricida .....                                                                                                | 46        |
| II.3.2. Soricomorpha.....                                                                                                 | 46        |
| II.3.3. Rodentia .....                                                                                                    | 47        |
| <b>II.4. METHODES DE CAPTURES DES PETITS MAMMIFERES .....</b>                                                             | <b>47</b> |
| II.4.1. Méthode des trous-pièges ou « pit-fall ».....                                                                     | 48        |
| II.4.2. Méthode des pièges standards.....                                                                                 | 49        |
| <b>II.5. HABITATS ECHANTILLONNES.....</b>                                                                                 | <b>50</b> |
| II.5.1. Trous-pièges.....                                                                                                 | 50        |
| II.5.2. Pièges standards .....                                                                                            | 54        |
| <b>II.6. DONNEES RECOLTEES .....</b>                                                                                      | <b>55</b> |
| II.6.1. Mensuration et pesage.....                                                                                        | 55        |
| II.6.2. Spécimens de référence.....                                                                                       | 57        |
| II.6.3. Identification des spécimens .....                                                                                | 58        |
| II.6.4. Comparaison de l'âge relatif basé sur les caractères reproductifs et dentaires chez<br><i>Rattus rattus</i> ..... | 58        |

|                                                                                                                                                                                                   |                |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------|
| <b>II.7. ANALYSE DES DONNEES.....</b>                                                                                                                                                             | <b>59</b>      |
| II.7.1. Analyse de la structure des communautés micromammaliennes.....                                                                                                                            | 59             |
| II.7.2. Analyses statistiques .....                                                                                                                                                               | 61             |
| <b>II.8. RESULTATS ET INTERPRETATIONS .....</b>                                                                                                                                                   | <b>63</b>      |
| II.8.1. Richesse et composition spécifique .....                                                                                                                                                  | 63             |
| II.8.2. Abondance relative .....                                                                                                                                                                  | 75             |
| II.8.3. Indice de diversité spécifique et équitabilité.....                                                                                                                                       | 76             |
| II.8.4. Paramètres démographiques des populations .....                                                                                                                                           | 79             |
| II.8.5. Maturité sexuelle comparée à l'âge relatif basée sur les caractères dentaires avec le<br>modèle des populations de <i>Rattus rattus</i> .....                                             | 85             |
| II.8.6. Poids des micromammifères capturés et succès des pièges standards.....                                                                                                                    | 87             |
| II.8.7. Analyses de similarité des sites et biogéographiques .....                                                                                                                                | 93             |
| <b>II.9. DISCUSSION.....</b>                                                                                                                                                                      | <b>95</b>      |
| II.9.1. Richesse et composition spécifique des sites étudiés.....                                                                                                                                 | 95             |
| II.9.2. Abondance relative .....                                                                                                                                                                  | 105            |
| II.9.3. Indices de diversité et d'équitabilité .....                                                                                                                                              | 109            |
| II.9.4. Paramètres démographiques des populations .....                                                                                                                                           | 109            |
| II.9.5. Maturité sexuelle comparée à l'âge relatif basé sur les caractères dentaires avec le<br>modèle des populations de <i>Rattus rattus</i> et implications pour la biologie de l'espèce ..... | 113            |
| II.9.6. Poids des micromammifères capturés et succès des types de pièges standards.....                                                                                                           | 115            |
| II.9.7. Similarité des sites et affinités biogéographiques .....                                                                                                                                  | 117            |
| <b>II.10. CONCLUSION.....</b>                                                                                                                                                                     | <b>118</b>     |
| <br><b>CHAPITRE III. DIFFERENTIATION DE NICHE TROPHIQUE DE <i>RATTUS</i> SPP.<br/>DANS LES HABITATS FORESTIERS ET ANTHROPOGENIQUES .....</b>                                                      | <br><b>121</b> |
| <b>III.1. METHODOLOGIE .....</b>                                                                                                                                                                  | <b>121</b>     |
| III.1.1. Sites et périodes d'études .....                                                                                                                                                         | 121            |
| III.1.2. Méthodes de capture des rats.....                                                                                                                                                        | 121            |
| III.1.3. Collecte des matériels pour les analyses isotopiques .....                                                                                                                               | 121            |
| III.1.4. Analyse des isotopes stables au laboratoire.....                                                                                                                                         | 122            |
| III.1.5. Classification de l'habitat .....                                                                                                                                                        | 123            |
| III.1.6. Hypothèses.....                                                                                                                                                                          | 123            |

|                                                                                                                                               |                |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------|
| III.1.7. Analyses statistiques .....                                                                                                          | 124            |
| <b>III.2. RESULTATS ET INTERPRETATIONS.....</b>                                                                                               | <b>127</b>     |
| III.2.1. Sites et habitats de capture de <i>Rattus</i> spp. ....                                                                              | 127            |
| III.2.2. Différentiation de niche trophique entre <i>Rattus norvegicus</i> et <i>Rattus rattus</i> .....                                      | 130            |
| III.3.3. Variation intraspécifique de la niche isotopique chez <i>Rattus rattus</i> .....                                                     | 132            |
| III.3.4. Discordance ou non-conformité de l'habitat .....                                                                                     | 136            |
| <b>III.3. DISCUSSION .....</b>                                                                                                                | <b>138</b>     |
| III.3.1. Niche alimentaire extrêmement large chez <i>Rattus rattus</i> .....                                                                  | 139            |
| III.3.2. Partition de niches alimentaires généralistes chez <i>Rattus</i> spp. ....                                                           | 140            |
| III.3.3. Mise en évidence des déplacements entre les habitats par la discordance des<br>signatures isotopiques.....                           | 141            |
| <b>II.4. CONCLUSION .....</b>                                                                                                                 | <b>143</b>     |
| <br><b>CHAPITRE IV. DIVERSITE ECO-BIOLOGIQUE DES TIQUES (ORDRE DES<br/>IXODIDA) CHEZ LES PETITS MAMMIFERES DU DISTRICT DE MORAMANGA .....</b> | <br><b>145</b> |
| <b>IV.1. METHODOLOGIE .....</b>                                                                                                               | <b>145</b>     |
| IV.1.1. Classification des espèces étudiées .....                                                                                             | 145            |
| IV.1.2. Collecte des données sur terrain .....                                                                                                | 146            |
| IV.1.3. Identification des tiques au laboratoire .....                                                                                        | 147            |
| IV.1.4. Analyses des données.....                                                                                                             | 149            |
| <b>IV.2. RESULTATS ET INTERPRETATIONS .....</b>                                                                                               | <b>151</b>     |
| IV.2.1. Diversité des tiques dans les sites étudiés .....                                                                                     | 151            |
| IV.2.2. Tiques et espèces hôtes fréquentées .....                                                                                             | 153            |
| IV.2.3. Indices de parasitisme .....                                                                                                          | 156            |
| IV.2.4. Variation des stades de développement des tiques selon le type d'habitat et la saison ....                                            | 159            |
| IV.2.5. Analyses de l'emplacement de tiques collectées sur le corps des petits mammifères<br>capturés.....                                    | 162            |
| <b>IV.3. DISCUSSION .....</b>                                                                                                                 | <b>172</b>     |
| IV.3.1. Diversité des tiques dans les sites étudiés .....                                                                                     | 172            |
| IV.3.2. Tiques et espèces hôtes fréquentées .....                                                                                             | 174            |
| IV.3.3. Indices de parasitisme .....                                                                                                          | 175            |

|                                                                                                      |            |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| IV.3.4. Variations des stades de développement des tiques selon le type d’habitat et la saison ..... | 177        |
| IV.3.5. Emplacement de tiques collectées sur le corps des petits mammifères capturés .....           | 179        |
| <b>IV.4. CONCLUSION.....</b>                                                                         | <b>182</b> |
| <b>CONCLUSION GENERALE.....</b>                                                                      | <b>184</b> |
| <b>PERSPECTIVES ET APPLICATIONS .....</b>                                                            | <b>186</b> |
| <b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....</b>                                                             | <b>188</b> |
| <b>ANNEXES .....</b>                                                                                 | <b>I</b>   |
| <b>GLOSSAIRE .....</b>                                                                               | <b>L</b>   |

## LISTE DES TABLEAUX

|                                                                                                                                                                                                                                               |           |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>Tableau 1.</b> Répartition des différents types d'habitats recensés dans le District de Moramanga en 1994 (Source : IEFN). FDHS* : Forêt Dense Humide Sempervirente.....                                                                   | <b>16</b> |
| <b>Tableau 2.</b> Liste des sites et des périodes d'études. ....                                                                                                                                                                              | <b>45</b> |
| <b>Tableau 3.</b> Liste des espèces de petits mammifères répertoriées dans les 11 localités échantillonnées. 1 : espèce présente ; 0 : espèce absente ; * : espèce introduite.....                                                            | <b>64</b> |
| <b>Tableau 4.</b> Détails sur les captures des espèces endémiques forestières capturés en dehors de la forêt naturelle. S : saison sèche ; H : saison humide. M : Mâle ; F : Femelle. * : distance de la forêt naturelle la plus proche. .... | <b>72</b> |
| <b>Tableau 5.</b> Variation saisonnière de la richesse spécifique par groupe de petits pour chaque type d'habitat. S : Saison sèche ; H : Saison humide ; * : taxon renfermant les espèces introduites. ....                                  | <b>75</b> |
| <b>Tableau 6.</b> Indices de diversité spécifique de Shannon-Weaver des sites échantillonnés et en fonction de la période de visite pour les pièges standards et les trous-pièges. S : saison sèche ; H : saison humide. ....                 | <b>78</b> |
| <b>Tableau 7.</b> Variation saisonnière des classes d'âges des groupes de petits mammifères dans les forêts d'Antavibe, Avondrona et Lakato.....                                                                                              | <b>80</b> |
| <b>Tableau 8.</b> Variation saisonnière des classes d'âges des groupes de petits mammifères dans les villages d'Ambalafary, Antsahatsaka et Maridaza.....                                                                                     | <b>81</b> |
| <b>Tableau 9.</b> Variation saisonnière des classes d'âges des groupes de petits mammifères dans les forêts naturelles-villages de Besakay et de Sahavarina.....                                                                              | <b>82</b> |
| <b>Tableau 10.</b> Aperçu généralisé des individus adultes de petits mammifères capturés par sexe et par saison dans les forêts d'Antavibe, Avondrona et Lakato. ....                                                                         | <b>83</b> |
| <b>Tableau 11.</b> Aperçu généralisé des individus adultes de petits mammifères capturés par sexe et par saison dans les villages d'Ambalafary, Antsahatsaka et Maridaza. ....                                                                | <b>84</b> |
| <b>Tableau 12.</b> Aperçu généralisé des individus adultes de petits mammifères capturés par sexe et par saison dans les forêts-villages de Besakay et de Sahavarina.....                                                                     | <b>84</b> |
| <b>Tableau 13.</b> Comparaison des classes d'âges basés sur la maturité sexuelle (MS) et les critères dentaires (CD) chez <i>Rattus rattus</i> dans trois sites forestiers. ....                                                              | <b>86</b> |

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                |            |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>Tableau 14.</b> Comparaison des classes d'âges basés sur la maturité sexuelle (MS) et les critères dentaires (CD) chez <i>Rattus rattus</i> dans trois sites villages.....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  | <b>87</b>  |
| <b>Tableau 15.</b> Coefficients de régression linéaire ( $r^2$ ) entre la taille des types de pièges standards et le poids des micromammifères capturés dans les sites forestiers. S : saison sèche ; H : saison humide ; p : valeur de probabilité ; n : effectif total de l'échantillon. Le résultat significatif est en caractère gras. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                | <b>88</b>  |
| <b>Tableau 16.</b> Coefficients de régression linéaire ( $r^2$ ) entre la taille des types de pièges standards et le poids des micromammifères capturés dans les sites villages. S : saison sèche ; H : saison humide ; p : valeur de probabilité ; n : effectif total de l'échantillon, * : uniquement pour <i>Rattus rattus</i> . Le résultat significatif est en caractère gras. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       | <b>89</b>  |
| <b>Tableau 17.</b> Coefficients de régression linéaire ( $r^2$ ) entre la taille des types de pièges standards et le poids des micromammifères capturés dans les sites villages. S : saison sèche ; H : saison humide ; p : valeur de probabilité ; n : effectif total de l'échantillon. Les résultat significatifs sont en caractère gras.....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                | <b>91</b>  |
| <b>Tableau 18.</b> Résumé des captures et des échantillons pris pour les analyses isotopiques pour <i>Rattus norvegicus</i> et <i>Rattus rattus</i> dans les trois types d'habitats et par site. Sous chaque type d'habitat, le premier effectif est le résultat de capture et le second, en parenthèse, est le nombre d'individus pris pour les analyses isotopiques. Dans les « forêts naturelles », les lignes de piégeage sont placés uniquement dans les habitats forestiers ; dans les « villages », les lignes de piégeages sont placées dans les steppes anthropogéniques et les champs agricoles et dans les « forêts naturelles-villages » dans les trois types d'habitats. H : saison humide ; S : saison sèche ; - : absence. .... | <b>129</b> |
| <b>Tableau 19.</b> Résultats des modèles mixtes Bayésiennes multivariés. Les moyennes postérieures, les intervalles de crédibilité inférieurs (IC-I) et supérieurs (IC-S) à 95 % et les valeurs de p, qui sont basés sur 10 000 simulations sont illustrés ici. Les résultats significatifs sont en caractères gras. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      | <b>130</b> |
| <b>Tableau 20.</b> Résultats des modèles mixtes linéaires univariés pour $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ . Les résultats significatifs sont en caractères gras. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           | <b>130</b> |
| <b>Tableau 21.</b> Etendu de la niche en isotope stable de <i>Rattus rattus</i> qui est plus large dans les forêts naturelles par rapport aux champs agricoles et les steppes anthropogéniques. Les zones                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |            |

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| d'ellipses standards et les enveloppes convexes exprimés en % <sup>2</sup> et calculé avec le “package R” SIAR (Parnell <i>et al.</i> , 2010) sont montrés ici.....                                                                                                                                                                                                                     | 133 |
| <b>Tableau 22.</b> Chevauchement par paire des niches en isotope stable de <i>Rattus rattus</i> entre les différents habitats. Les pourcentages de chevauchement des ellipses standards Bayésiens, estimés avec le “package R” SIAR (Parnell <i>et al.</i> , 2010) sont illustrés ici. ....                                                                                             | 133 |
| <b>Tableau 23.</b> Résultats des modèles mixtes Bayésiens multivariés en isotopes stables de <i>Rattus rattus</i> . Les moyenne postérieures, les intervalles de crédibilité inférieurs (IC-I) et supérieurs (IC-S) à 95 % et les valeurs de p, qui sont basés sur 10 000 simulations sont illustrés ici. Les résultats significatifs sont en caractères gras.....                      | 134 |
| <b>Tableau 24.</b> Résultats de la modélisation mixte linéaire univariée de maximum de vraisemblance (LMM) pour $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ pour <i>Rattus rattus</i> . Les résultats significatifs sont en caractères gras.....                                                                                                                                     | 134 |
| <b>Tableau 25.</b> Résultats des modèles mixtes Bayésiens multivariés en isotopes stables de <i>Rattus rattus</i> . Les moyenne postérieures, les intervalles de crédibilité inférieurs (IC-I) et supérieurs (IC-S) à 95 % et les valeurs de p, qui sont basés sur 10 000 simulations sont illustrés ici. Les résultats significatifs sont en caractères gras.....                      | 135 |
| <b>Tableau 26.</b> Résultats de la modélisation mixte linéaire univariée de maximum de vraisemblance (LMM) pour $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ de <i>Rattus rattus</i> . Les résultats significatifs sont en caractères gras.....                                                                                                                                      | 136 |
| <b>Tableau 27.</b> Résultats de la modélisation mixte linéaire univariée de maximum de vraisemblance (LMM) pour $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de <i>Rattus rattus</i> , incluant uniquement les sites avec des échantillons supérieurs à cinq par type d'habitat (pour quatre sites et 345 individus). Les résultats significatifs sont en caractères gras. ....       | 137 |
| <b>Tableau 28.</b> Liste des espèces de tiques collectées chez les petits mammifères hôtes capturés. 1 : présence de l'espèce de tique sur un ou plusieurs hôtes dans le site ; aff. : affinité ; (N, L) : respectivement stade larvaire et/ou nymphal ; * : hôte recensé en ligne de piégeage forestier, ** : hôte recensé en lignes de piégeage dans les forêts et les villages. .... | 152 |
| <b>Tableau 29.</b> Liste des espèces de tiques récoltées et leurs espèces hôtes à travers les sites d'études. (N, L) : stades larvaire et/ou nymphal ; * : espèce introduite ; 1 : présence de l'espèce de tique sur le micromammifère. ....                                                                                                                                            | 154 |



|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |            |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>Tableau 30.</b> Coefficients de corrélation de Spearman ( $r_s$ ) entre le nombre d'espèces de petits mammifères hôtes disponible et le nombre d'espèces de tiques par stades de développement. p : valeur de probabilité ; n : effectif de l'échantillon. Le résultat significatif est en caractère gras.....                                                 | <b>156</b> |
| <b>Tableau 31.</b> Récapitulation du parasitisme par type d'habitat dans les communautés de petits mammifères parasitées et pendant les saisons durant lesquelles les tiques ont été trouvées. Les deux individus de <i>Tenrec ecaudatus</i> qui ont respectivement abrités 241 et 488 spécimens de tiques dans la forêt de Sahandambo n'est pas inclus ici. .... | <b>157</b> |
| <b>Tableau 32.</b> Coefficients de corrélation de Spearman ( $r_s$ ) entre le poids de l'espèce hôte et le nombre de tiques trouvées. F : forêt naturelle ; V : village ; p : valeur de probabilité ; n : effectif de l'échantillon. Le nom du site est directement donné pour <i>Rattus rattus</i> . Le résultat significatif est en caractère gras.....         | <b>158</b> |
| <b>Tableau 33.</b> Coefficients de corrélation de Spearman ( $r_s$ ) entre le sexe de l'espèce hôte et le nombre de tiques trouvées. F : forêt naturelle ; V : village ; p : valeur de probabilité ; n : effectif de l'échantillon. Le nom du site est directement donné pour <i>Rattus rattus</i> . Le résultat significatif est en caractère gras.....          | <b>158</b> |
| <b>Tableau 34.</b> Distribution des tiques mâles et femelles chez les hôtes des deux sexes. ....                                                                                                                                                                                                                                                                  | <b>159</b> |
| <b>Tableau 35.</b> Répartition (%) des tiques suivant l'emplacement sur le corps de l'hôte <i>Eliurus tanala</i> dans les sites forestiers durant la totalité des échantillonnages. (A) : adulte ; (L) : larve ; (N) : nymphe ; n : nombre de spécimens de tiques collectées.....                                                                                 | <b>164</b> |
| <b>Tableau 36.</b> Valeur de l'étendue de la niche d'occupation spatiale pour <i>Eliurus tanala</i> dans les sites forestiers. (A) : adulte ; (L) : larve ; (N) : nymphe.....                                                                                                                                                                                     | <b>165</b> |
| <b>Tableau 37.</b> Répartition (%) des tiques suivant l'emplacement sur le corps de l'hôte <i>Hemicentetes semispinosus</i> dans les sites forestiers durant la totalité des échantillonnages. (A) : adulte ; (L) : larve ; (N) : nymphe ; n : nombre de spécimens de tiques collectées. ....                                                                     | <b>165</b> |
| <b>Tableau 38.</b> Valeur de l'étendue de la niche d'occupation spatiale pour <i>Hemicentetes semispinosus</i> dans les sites forestiers. (A) : adulte ; (L) : larve ; (N) : nymphe. ....                                                                                                                                                                         | <b>166</b> |
| <b>Tableau 39.</b> Pourcentage de répartition des tiques suivant l'emplacement sur le corps de l'hôte <i>Microgale talazaci</i> dans les sites forestiers durant la totalité des échantillonnages. (A) : adulte ; (L) : larve ; (N) : nymphe ; n : nombre de spécimens de tiques collectées. ....                                                                 | <b>167</b> |

|                                                                                                                                                                                                                                                                                      |            |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>Tableau 40.</b> Valeur de l'étendue de la niche d'occupation spatiale pour <i>Microgale talazaci</i> dans les sites forestiers. (A) : adulte ; (L) : larve ; (N) : nymphe. ....                                                                                                   | <b>168</b> |
| <b>Tableau 41.</b> Répartition (%) des tiques suivant l'emplacement sur le corps de l'hôte <i>Tenrec ecaudatus</i> dans les sites forestiers durant la totalité des échantillonnages. (A) : adulte ; (L) : larve ; (N) : nymphe ; n : nombre de spécimens de tiques collectées. .... | <b>168</b> |
| <b>Tableau 42.</b> Valeur de l'étendue de la niche d'occupation spatiale pour <i>Tenrec ecaudatus</i> dans les sites forestiers à travers cette étude. (A) : adulte ; (L) : larve ; (N) : nymphe. ....                                                                               | <b>169</b> |
| <b>Tableau 43.</b> Répartition (%) des tiques suivant l'emplacement sur le corps de l'hôte <i>Rattus rattus</i> dans les sites forestiers durant la totalité des échantillonnages. (L) : larve ; (N) : nymphe ; n : nombre de spécimens de tiques collectées. ....                   | <b>170</b> |
| <b>Tableau 44.</b> Valeur de l'étendue de la niche d'occupation spatiale pour <i>Rattus rattus</i> dans les sites forestiers. (L) : larve ; (N) : nymphe. ....                                                                                                                       | <b>170</b> |
| <b>Tableau 45.</b> Répartition (%) des tiques suivant l'emplacement sur le corps de l'hôte <i>Rattus rattus</i> dans les sites villages. (L) : larve ; (N) : nymphe ; n : nombre de spécimens de tiques collectées. ....                                                             | <b>171</b> |
| <b>Tableau 46.</b> Valeur de l'étendue de la niche d'occupation spatiale pour <i>Rattus rattus</i> dans les sites villages. (L) : larve ; (N) : nymphe. ....                                                                                                                         | <b>172</b> |

## LISTE DES FIGURES

|                                                                                                                                                                                                                                              |    |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Figure 1.</b> Photos illustrant deux espèces appartenant à l'Ordre des Afrosoricida (Source : Randriamoria, 2014). .....                                                                                                                  | 7  |
| <b>Figure 2.</b> Photo illustrant le soricomorphe <i>Suncus etruscus</i> (Source : Randriamoria, 2015). .....                                                                                                                                | 7  |
| <b>Figure 3.</b> Photo illustrant le rongeur endémique <i>Eliurus minor</i> (Source : Randriamoria, 2014). .....                                                                                                                             | 8  |
| <b>Figure 4.</b> Illustration d'habitats typiques des micromammifères malgaches. (Source : Randriamoria, 2009, 2014). .....                                                                                                                  | 13 |
| <b>Figure 5.</b> Photo illustrant une femelle de la tique <i>Ixodes ricinus</i> (Source : <a href="http://www.dinosoria.com/tique.htm">http://www.dinosoria.com/tique.htm</a> ). .....                                                       | 28 |
| <b>Figure 6.</b> Représentation schématique du cycle de développement des tiques. Cas de <i>Ixodes ricinus</i> . D'après Bourdeau (1993a,b). .....                                                                                           | 31 |
| <b>Figure 7.</b> Courbe ombrothermique du District de Moramanga de 1991 à 2000 (Source : Direction Générale de la Météorologie, Ampandrianomby, Antananarivo). .....                                                                         | 35 |
| <b>Figure 8.</b> Carte de localisation des 11 sites d'études dans le District de Moramanga (Source : BD 500 FTM et Royal Botanical Gardens, Kew ; modifiée par Randriamoria, 2016). .....                                                    | 40 |
| <b>Figure 9.</b> Illustrations de trous-pièges installés dans une forêt (Source : Randriamoria, 2014). .....                                                                                                                                 | 48 |
| <b>Figure 10.</b> Illustration des trois types de pièges standards utilisés dans cette étude (Source : Randriamoria, 2014). .....                                                                                                            | 49 |
| <b>Figure 11.</b> Illustrations de lignes de trous-pièges installés dans les habitats villageois. ....                                                                                                                                       | 54 |
| <b>Figure 12.</b> Illustrations des pièges standards installés en milieux villageois et forestiers. ....                                                                                                                                     | 55 |
| <b>Figure 13.</b> Technique de mensuration de la morphologie externe d'un petit mammifère. LT : longueur totale ; LC : longueur de la tête-corps ; LQ : longueur de la queue ; LO : longueur d'une oreille ; LP : longueur d'une patte. .... | 56 |
| <b>Figure 14.</b> Variation de la richesse et de la composition spécifique en fonction de la distance par rapport à une forêt naturelle. ....                                                                                                | 67 |
| <b>Figure 15.</b> Variation saisonnière des communautés micromammaliennes dans les huit sites échantillonnés pendant la saison sèche (S) et la saison humide (H). ....                                                                       | 74 |
| <b>Figure 16.</b> Nombre des pièges standards ayant capturés des petits mammifères dans les sites forestiers et pour chaque saison. S : saison sèche ; H : saison humide. ....                                                               | 89 |

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |            |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>Figure 17.</b> Nombre des pièges standards ayant capturés des petits mammifères dans les sites villages pour chaque saison. S : saison sèche ; H : saison humide.....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                | <b>91</b>  |
| <b>Figure 18.</b> Nombre des pièges standards ayant capturés des petits mammifères dans les sites forêt naturelle-village pour chaque saison. S : saison sèche ; H : saison humide. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                | <b>92</b>  |
| <b>Figure 19.</b> Dendrogramme de similarité des petits mammifères dans les sites forêts naturelles et forêts naturelles-villages. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | <b>94</b>  |
| <b>Figure 20.</b> Dendrogramme de similarité des petits mammifères dans les sites forêts naturelles et forêts naturelles-villages de la présente étude et des autres sites dans le Centre-est de Madagascar. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       | <b>95</b>  |
| <b>Figure 21.</b> Représentation schématique des étapes d’analyses des échantillons au laboratoire pour acquérir les valeurs en isotopes stables. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  | <b>122</b> |
| <b>Figure 22.</b> Nuages de points – Signatures isotopiques en carbone et azote des individus de <i>Rattus norvegicus</i> et de <i>Rattus rattus</i> capturés en sympatrie. Les polygones indiquent les zones de l’enveloppe convexe (lignes interrompues) et les ellipses indiquent les zones de l’ellipse standard (lignes continues). Les boîtes à moustaches indiquent les surfaces des niches en isotopes stables de <i>Rattus norvegicus</i> et de <i>Rattus rattus</i> qui diffèrent nettement en largeur, basé sur les estimations Bayésiennes de l’ellipse standard avec SIAR. Les modèles postérieures (points) et les intervalles de crédibilités de 25, 75 et 95 % des distributions postérieures de 10 000 simulations (boîte à moustaches) sont présentés ici. ....                                                                                                       | <b>131</b> |
| <b>Figure 23.</b> Nuages de points – Signatures isotopiques en carbone et azote des individus de <i>Rattus rattus</i> provenant des champs agricoles, des forêts naturelles et des steppes anthropogéniques. Les polygones indiquent les zones de l’enveloppe convexe (lignes interrompues) et les ellipses indiquent les zones de l’ellipse standard (lignes continues). Les boîtes à moustaches indiquent les surfaces des niches en isotopes stables de <i>Rattus rattus</i> provenant des forêts naturelles et des steppes anthropogéniques sont plus large que ceux des individus provenant des champs agricoles, basé sur les estimations Bayésiennes de l’ellipse standards avec SIAR. Les modèles postérieures (points) et les intervalles de crédibilités de 25, 75 et 95 % des distributions postérieures de 10 000 simulations (boîte à moustaches) sont présentés ici. .... | <b>132</b> |
| <b>Figure 24.</b> Subdivision du corps des micromammifères pour identifier les préférences de l’emplacement des ectoparasites sur leur hôte. D’après Bittencourt & Rocha (2002). ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | <b>147</b> |

|                                                                                                                                                                                                                                                                                        |            |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>Figure 25.</b> Représentation schématique en vue dorsale de <i>Dermacentor</i> sp. femelle (à gauche) et mâle (à droite). D'après Estrada-Peña et al. (2004). 1 : chélicère ; 2 : pédipalpe ; 3 : capitulum ; 4 : plaque dorsale ou scutum ; 5 : patte ; 6 : feston ; 7 : œil. .... | <b>148</b> |
| <b>Figure 26.</b> Répartition (%) des tiques collectées sur les petits mammifères dans les sites forestiers selon le stade développement et la saison. ....                                                                                                                            | <b>160</b> |
| <b>Figure 27.</b> Répartition (%) des tiques collectées sur les petits mammifères dans les sites villages selon le stade développement et la saison. ....                                                                                                                              | <b>161</b> |
| <b>Figure 28.</b> Répartition (%) des tiques collectées sur les petits mammifères dans les sites forêts-villages selon le stade développement et la saison. ....                                                                                                                       | <b>162</b> |
| <b>Figure 29.</b> Positionnement (%) des tiques récoltées sur le corps des petits mammifères hôtes à travers l'ensemble de la présente étude. C : cou ; D : dos ; O : oreille ; PA : patte antérieure ; PP : patte postérieure ; Q : queue ; T : tête ; V : ventre. ....               | <b>163</b> |

## LISTE DES ANNEXES

|                                                                                                                                                                                                                                           |               |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------|
| <b>Annexe 1.</b> Tableau récapitulatif des habitats fréquentés par les espèces de petits mammifères malgaches. ....                                                                                                                       | <b>I</b>      |
| <b>Annexe 2.</b> Données climatiques de la station météorologique de Moramanga de 1991 à 2000 (Source : Direction Générale de la Météorologie, Ampandrianomby, Antananarivo).....                                                         | <b>IV</b>     |
| <b>Annexe 3.</b> Détails sur les emplacements des lignes de pièges standards dans les sites de forêts naturelles à travers les différents types d'habitats. ....                                                                          | <b>V</b>      |
| <b>Annexe 4.</b> Détails sur la répartition des lignes de pièges standards dans les sites villages à travers les différents types d'habitats. ....                                                                                        | <b>VI</b>     |
| <b>Annexe 5.</b> Détails sur la répartition des lignes de pièges standards dans les sites forêts naturelles-villages, à travers les différents types d'habitats. * : Forêt Dense Humide Sempervirente de Moyenne Altitude.....            | <b>XI</b>     |
| <b>Annexe 6.</b> Critères de détermination des classes d'âges basés sur les caractères des organes reproducteurs. ....                                                                                                                    | <b>XIII</b>   |
| <b>Annexe 7.</b> Variation saisonnière de la richesse et de la composition spécifique dans les huit sites échantillonnées pendant la saison sèche (S) et la saison humide (H), * : espèce introduite. ....                                | <b>XIV</b>    |
| <b>Annexe 8.</b> Résumé des captures par les trous-pièges dans les 11 sites visités.....                                                                                                                                                  | <b>XVI</b>    |
| <b>Annexe 9.</b> Résumé des captures par les pièges standards dans les 11 sites visités. * : espèce introduite.....                                                                                                                       | <b>XIX</b>    |
| <b>Annexe 10.</b> Classe d'âge des individus de toutes les espèces recensées .....                                                                                                                                                        | <b>XXIII</b>  |
| <b>Annexe 11.</b> Récapitulation du sex-ratio des petits mammifères capturés dans les forêts naturelles. M : mâle ; F : femelle ; SR : sex-ratio ; * : espèce introduite. ....                                                            | <b>XXXIV</b>  |
| <b>Annexe 12.</b> Récapitulation du sex-ratio des petits mammifères capturés dans les sites villages. M : mâle ; F : femelle ; SR : sex-ratio ; * : espèce introduite. ....                                                               | <b>XXXV</b>   |
| <b>Annexe 13.</b> Récapitulation du sex-ratio des petits mammifères capturés dans les sites forêts-villages. M : mâle ; F : femelle ; SR : sex-ratio ; * : espèce introduite. ....                                                        | <b>XXXVI</b>  |
| <b>Annexe 14.</b> Indices de similarité de Jaccard de quatre sites forestiers (Antavibe, Avondrona, Lakato et Sahandambo) et de deux sites combinant forêt-village (Besakay et Sahavarina) échantillonnés lors de la présente étude. .... | <b>XXXVII</b> |

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |                |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------|
| <b>Annexe 15.</b> Indices de similarité de Jaccard de six sites de la présente étude et cinq sites de moyennes altitudes du centre-est et des hauts plateaux du centre et du centre-sud de Madagascar.....                                                                                                                                                        | <b>XXXVIII</b> |
| <b>Annexe 16.</b> Femelles gestantes et présentant des cicatrices placentaires dans les habitats forestiers. H/S : effectifs fournis respectivement pour la saison humide et la saison sèche. ....                                                                                                                                                                | <b>XXXIX</b>   |
| <b>Annexe 17.</b> Liste des espèces de tiques connues à Madagascar et leurs petits mammifères hôtes. A : hôte pour les tiques adultes ; I : hôte pour les tiques immatures ; <sup>1</sup> : association entre tique et petit mammifère hôte peu commune ou accidentelle ; * : espèce introduite. (Source : Uilenberg <i>et al.</i> , 1979 ; Klompen, 2003).....   | <b>XL</b>      |
| <b>Annexe 18.</b> Indices de parasitisme des espèces de petits mammifères capturées à travers les différents sites et périodes d'études. I. capturés : Individus capturés ; I. parasités : Individus parasités ; P (%) : Prévalence ; IP : Intensité Parasitaire ; AP : Abondance Parasitaire ; * : espèce introduite ; S : saison sèche ; H : saison humide..... | <b>XLIII</b>   |
| <b>Annexe 19.</b> Effectifs des tiques collectées sur les petits mammifères dans les sites visités.....                                                                                                                                                                                                                                                           | <b>XLVIII</b>  |
| <b>Annexe 20.</b> Effectifs des tiques récoltées sur le corps des petits mammifères hôtes à travers l'ensemble des sites visités. ....                                                                                                                                                                                                                            | <b>XLIX</b>    |

## INTRODUCTION GENERALE

Madagascar est réputé pour sa biodiversité dont une grande partie est endémique. Les petits mammifères non volants représentent cet endémisme élevé qui est plus de 90 % des espèces décrites chez ce groupe (Soarimalala & Goodman, 2011). Parmi les 64 espèces rencontrées dans la Grande île, 59 sont endémiques. Pendant les dernières décennies, la plupart des investigations sur ces animaux ont été menées dans les habitats forestiers mais peu d'études ont été effectuées dans des habitats anthropogéniques et à proximité des habitations humaines. En effet, la majorité de ces petits mammifères endémiques n'est connue que dans les forêts naturelles, particulièrement les forêts orientales qui possèdent une diversité spécifique de micromammifères plus élevée. De nos jours, cet habitat ne cesse de diminuer, en termes de surface, à cause des défrichements et offre la place à d'autres types d'habitats secondaires. Ces modifications affecteraient d'avantage les espèces de petits mammifères spécialistes et moins tolérantes que celles qui sont généralistes (Nupp & Swihart, 2000) et provoqueraient un déclin de la richesse spécifique (Scott *et al.*, 2006).

Par contraste, quelques recherches mentionnent la présence de petits mammifères endémiques dans des habitats modifiés et ouverts. Par exemple, le rongeur *Eliurus webbi* Ellerman, 1949 (Sous-famille des Nesomyinae) a été recensé dans un habitat forestier dégradé associé avec des plantations exotiques (Rakotondravony *et al.*, 1998). En outre, l'Afrosoricida *Geogale aurita* Milne Edwards & A. Grandidier, 1872 (Famille des Tenrecidae) a été trouvée dans des savanes anthropogéniques qui sont éloignées des forêts naturelles (Tingel *et al.*, 2003). Depuis un certain temps, l'origine des savanes boisées ou non boisées à Madagascar a été remise en question. Les travaux de Vorontsova *et al.* (2016) montrent que les formations savaniques sont parmi les habitats naturels de Madagascar. Le fait que les recherches antérieures aient été surtout focalisées sur les habitats forestiers aurait entraîné un manque d'informations précises sur les habitats ouverts et la tolérance écologique des espèces de petits mammifères endémiques à Madagascar.

D'autre part, à la différence des petits mammifères endémiques, ceux qui sont introduits par l'homme à Madagascar, spécifiquement la Famille des Muridae, ont colonisé plusieurs types d'habitats à savoir les milieux forestiers, ruraux et urbains. Parmi ces espèces, le rat noir *Rattus rattus* (Linné, 1758) figure parmi le top 100 des organismes les plus envahissants dans le monde (Lowe *et al.*, 2004) et est le plus invasif à Madagascar par rapport



au rat brun *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) qui est plutôt synanthropique (Soarimalala & Goodman, 2011). Cela illustre déjà un mode de vie généraliste pour ces deux espèces. Il est bien connu que la présence des espèces envahissantes peut modifier l'équilibre des pressions de sélection et l'évolution des espèces endémiques par l'interaction génétique directe comme l'hybridation ou l'introgession (Mooney & Cleland, 2001) ou encore par la compétition directe, la prédation et le parasitisme (Mack *et al.*, 2000). A Madagascar, les chevauchements de régime alimentaire (Goodman & Sterling, 1996) et de caractères morphologiques (Miljutin & Lehtonen, 2008) suggèrent une interférence et une compétition entre les rats introduits et les rongeurs endémiques. Il apparaît alors que ces rats sont des potentiels compétiteurs pour les espèces de petits mammifères endémiques, particulièrement au niveau du régime alimentaire. En termes de conservation, cet aspect mérite de plus amples investigations. Jusqu'à présent, la plupart des approches pour étudier les régimes alimentaires des animaux ont fait recours aux processus classiques tel que l'analyse des contenus stomacaux, des fèces et l'observation directe des comportements alimentaires (Kelly, 2000 ; Koch, 2007). Toutefois, ces méthodes sont limitées par la difficulté d'obtenir des données complètes (Putman, 1984), particulièrement pour les espèces nocturnes ou avec les mœurs très discrètes.

Par contre, l'approche par les isotopes stables présente certains avantages (Hilderbrand *et al.*, 1996 ; Shaner *et al.*, 2007 ; Crawford *et al.*, 2008). Les isotopes stables sont conservés dans les tissus (poils, ongles, écailles ou organes) des animaux le long de la chaîne trophique. Les déterminations des valeurs en isotopes stables des organismes permettent alors de connaître la niche trophique de ces derniers. Cette technique permet, par exemple, de mieux mettre en exergue et représenter la niche trophique d'un organisme sur différents aspects d'un réseau trophique (Layman *et al.*, 2007). Des détails concernant cette approche par l'analyse des isotopes stables sont fournis dans le Chapitre I. En outre, les signatures isotopiques des individus échantillonnés permettent également de déduire l'habitat d'où ils proviennent. Parmi les espèces de petits mammifères de Madagascar, les rats (genre *Rattus*) sont bien connus pour être omnivores mais la vraie étendue de leur niche trophique et la connaissance de leurs déplacements dans leurs milieux de vie permettraient de voir sous un autre angle leurs impacts éventuels sur les espèces endémiques.

Outre ces différents aspects, les espèces du genre *Rattus* tiennent également des rôles dans la transmission des zoonoses chez les petits mammifères endémiques et chez l'homme. A

titre d'illustration, *Rattus rattus* est le principal réservoir de la peste à Madagascar (Duplantier & Duchemin, 2003) suivi de *Rattus norvegicus*. La susceptibilité de *Rattus rattus* à la peste a déjà été confirmée (Tollenaere *et al.*, 2010). Des souches de l'agent pathogène de la peste *Yersinia pestis* ont été isolées chez la musaraigne introduit *Suncus murinus* (Famille des Soricidae) et le tenrec endémique *Hemicentetes nigriceps* (Famille des Tenrecidae), mais leur rôle en tant que réservoir n'est pas encore confirmé (Duplantier *et al.*, 2005).

Par ailleurs, la première preuve directe de l'existence de leptospires, agents pathogènes de la leptospirose, chez les petits mammifères à Madagascar a été publiée en 2010 (Rahelinirina *et al.*, 2010a). Un taux d'infection élevé de leptospirose était alors confirmé chez les petits mammifères dans la région de Moramanga, de Mahajanga et de Toliara (Rahelinirina *et al.*, 2010a). Les résultats de cette dernière étude suggèrent fortement un niveau élevé de contamination de l'environnement, conformément à une transmission probable de l'infection vers l'homme. Les espèces introduites *Rattus norvegicus* et *Rattus rattus* qui sont commensales sont favorables à la transmission des leptospires. C'est d'ailleurs une hypothèse qui a été déjà avancée par Duplantier & Duchemin (2003) suite aux conditions environnementales et socio-économiques de Madagascar, son climat, la plantation de riz et de canne à sucre, l'élevage et la présence des bidonvilles. Ces différents facteurs favorisent la transmission de la leptospirose dans la Grande île.

Ces résultats soulignent l'importance potentielle des zoonoses pour la santé des petits mammifères endémiques et des humains. Sachant que Madagascar abrite une large biodiversité d'espèces endémiques de petits mammifères non-volants, ces dernières pourraient être impliquées dans ces zoonoses. Les espèces introduites qui sont souvent impliquées dans l'épidémiologie de ces maladies, habitent aussi les forêts, surtout *Rattus rattus* ; ainsi ces maladies peuvent créer les risques pour les espèces endémiques à Madagascar.

Les tiques (Ordre des Ixodida), acariens ectoparasites des vertébrés (Guglielmone *et al.*, 2010) constituent un des vecteurs de certaines maladies. En effet, ils sont des vecteurs potentiels d'agents pathogènes responsables de plusieurs maladies, à l'origine d'un taux de mortalité élevé dans le monde. Les tiques sont en seconde place après les moustiques en tant qu'arthropodes d'importance médicale et vétérinaire (Oliver, 1989). Par ailleurs, les parasites ont une grande sensibilité à la variation des conditions écologiques du milieu, la diversité et l'abondance des réservoirs et aux interventions humaines dans l'environnement. Ainsi, la

considération de ces variables environnementales dans les processus d'échantillonnages des animaux est également cruciale.

La présente thèse aborde dans un premier temps une revue en détails de ces différents contextes qui traitent les habitats fréquentés par les micromammifères malgaches, les analyses des isotopes stables pour étudier la niche trophique des animaux et les tiques des petits mammifères malgaches. Dans un second temps, l'étude vise à documenter la diversité et l'écologie des communautés de petits mammifères non-volants endémiques et introduites dans les habitats forestiers et anthropogéniques du District de Moramanga, Centre-est de Madagascar. Ensuite, elle aborde une étude de la niche de trophique des deux espèces du genre *Rattus* (*Rattus norvegicus* et *Rattus rattus*) dans ces habitats par l'approche des isotopes stables et les implications éventuelles pour les espèces endémiques. Enfin, cette thèse présente la diversité éco-biologique des tiques chez les petits mammifères étudiés. Outre l'écologie et la biologie des petits mammifères et de leurs tiques dans les différents habitats, les résultats obtenus contribueront à mieux comprendre les risques des zoonoses véhiculées par les petits mammifères et les risques de transmission des parasites par les espèces introduites vers celles qui sont endémiques.

## **CHAPITRE I. CONTEXTE GENERAL DE L'ETUDE**

### **I.1. CONNAISSANCES ANTERIEURES SUR LES HABITATS FREQUENTES PAR LES PETITS MAMMIFERES A MADAGASCAR**

Parmi les 59 espèces de petits mammifères non volants endémiques, répertoriées à Madagascar (32 de la Famille des Tenrecidae et 27 de la Famille des Nesomyidae), la plupart ne sont connues que dans les habitats forestiers naturels à savoir la forêt humide sempervirente, la forêt sèche caducifoliée et le fourré épineux (Soarimalala & Goodman, 2011). Par contre, certaines de ces espèces sont aussi répertoriées dans les habitats ouverts anthropogéniques, les champs de culture, les milieux villageois, les milieux urbains et les maisons. Par ailleurs, outre les captures réalisées dans les maisons et ses alentours afin d'éradiquer les espèces introduites et nuisibles de la Famille des Muridae ou pour étudier les transmissions des pathogènes vers l'homme (ex. Duplantier & Duchemin, 2003 ; Duplantier *et al.*, 2003, 2005), la plupart des échantillonnages des petits mammifères réalisés à Madagascar ont été effectuées dans les habitats naturels forestiers.

Les petits mammifères non volants de Madagascar appartiennent à trois Ordres : Afrosoricida, Soricomorpha et Rodentia. Les tenrecs sont les formes communément connues qui appartiennent à l'Ordre des Afrosoricida. L'Ordre des Soricomorpha rassemble les musaraignes en général et celui des Rodentia regroupe les rongeurs. Un résumé des connaissances antérieures sur les habitats fréquentés par ces animaux est fourni en Annexe 1. Les parties ci-dessous mentionnent principalement les espèces qui ont été recensées en dehors des habitats forestiers.

#### **I.1.1. Afrosoricida**

Les recherches menées à travers Madagascar depuis plus de deux décennies, ont révélé que les espèces appartenant à l'Ordre des Afrosoricida qui sont toutes endémiques de l'île, ont été essentiellement répertoriées dans les forêts naturelles. Cela suggèrerait que ces animaux sont en général dépendants de ce type d'habitat. Cependant, quelques exceptions, citées ci-dessous, ont été constatées.

Tout d'abord, dans la Sous-famille des Tenrecinae qui regroupe cinq espèces, la plupart d'entre elles sont connues aussi bien dans les forêts naturelles que dans les habitats ouverts. A titre d'illustration, *Echinops telfairi* Martin, 1838, est largement répandue dans la forêt sèche caducifoliée et le bush épineux du Sud-ouest qui sont des habitats naturels, mais

elle est également rencontrée dans les habitats forestiers secondaires et les savanes anthropogéniques (Soarimalala & Goodman, 2011). Ensuite, *Hemicentetes semispinosus* (G. Cuvier, 1798) peut être rencontrée dans les champs de paddy, de manioc, en ville ou près des villages outre les forêts humides. Eisenberg & Gould (1970) mentionnent la présence de *Hemicentetes* dans des zones d'agriculture et des jardins. Deux autres cas concernent *Setifer setosus* (Schreber, 1777) qui est commune dans les savanes anthropogéniques (Soarimalala & Goodman, 2011) et *Tenrec ecaudatus* (Schreber, 1777) qui se trouve à la fois dans les habitats forestiers naturels et les habitats ouverts comme les champs de culture et les habitats à proximité des villages (Ganzhorn *et al.*, 2003).

Ensuite, *Geogale aurita* Milne Edwards & A. Grandidier, 1872 est la seule espèce dans la Sous-famille des Geogalinae. Cette espèce est également bien connue dans les savanes anthropogéniques, loin de la forêt naturelle, où abondent des termitières (Tingel *et al.*, 2003).

En outre, dans la Sous-famille des Oryzorictinae, *Limnogale mergulus* Major, 1896, a été répertoriée en dehors de la forêt naturelle dans des rivières le long de plantations de pins (Benstead & Olson, 2003). Par ailleurs, *Oryzorictes hova* A. Grandidier, 1870, fréquente les rizières et les habitats marécageux ouverts (Goodman, 2003). Enfin, *Microgale pusilla* Major, 1896 et *Microgale cowani* Thomas, 1882 sont connues dans les forêts hautement dégradées avec des activités anthropiques avancées (MacPhee, 1987 ; Goodman *et al.*, 1997 ; Goodman & Rakotondravony, 2000), les champs de culture, les plantations de plantes exotiques, les habitats non forestiers (Jenkins, 2003) et les rizières (Soarimalala & Goodman, 2011). A Ankazomivady, sur le haut plateau malgache, *Microgale cowani* a été également signalée le long de marécages entourés de rizières et de formations herbeuses mais toujours à proximité de la forêt (Goodman *et al.*, 1998). La Figure 1 ci-après donne des illustrations d'espèces appartenant à l'Ordre des Afrosoricida.



a) *Hemicentetes semispinosus*



b) *Microgale dobsoni*

**Figure 1.** Photos illustrant deux espèces appartenant à l'Ordre des Afrosoricida (Source : Randriamoria, 2014).

### I.1.2. Soricomorpha

Cet Ordre est représenté à Madagascar par un genre avec deux espèces introduites (Omar *et al.*, 2011) à savoir *Suncus etruscus* (Savi, 1822) et *Suncus murinus* (Linné, 1766). La première est connue dans la forêt sèche caducifoliée, le bush épineux et rarement dans les forêts humides sempervirentes. La Figure 2 présente une illustration de *Suncus etruscus*. La seconde espèce est plutôt synanthropique, c'est-à-dire qui vit à proximité des habitations humaines. *Suncus murinus* est ainsi commune dans les types d'habitats urbains et ruraux, dans les maisons, les greniers et les entrepôts. Elle fréquente aussi les forêts humides sempervirentes de basse altitude et de montagne (Soarimalala & Goodman, 2011).



**Figure 2.** Photo illustrant le soricomorphe *Suncus etruscus* (Source : Randriamoria, 2015).

### I.1.3. Rodentia

#### a) *Rongeurs endémiques*

Parmi les 27 espèces de rongeurs endémiques de Madagascar, rassemblées dans la Sous-famille des Nesomyinae, deux seulement ont été enregistrées dans les zones en dehors des forêts naturelles. La première concerne *Brachyuromys betsileoensis* Major, 1896 qui est connue dans les rizières abandonnées à proximité de la forêt et les habitats marécageux de haute montagne du massif d'Andringitra (Langrand & Goodman, 1997 ; Jansa & Carleton, 2003) où la température peut descendre jusqu'à -7 °C et dès fois avec de la neige

(Saboureaux, 1962). La seconde s'agit de *Eliurus webbi*, qui a été répertoriée dans une forêt littorale dégradée associée à des plantations exotiques (Rakotondravony *et al.*, 1998). La Figure 3 ci-dessous fournit une illustration d'une espèce du genre *Eliurus*.



**Figure 3.** Photo illustrant le rongeur endémique *Eliurus minor* (Source : Randriamoria, 2014).

### ***b) Rongeurs introduits***

A la différence des rongeurs endémiques, les trois espèces de rongeurs introduits à Madagascar sont avant tout des animaux synanthropiques. Ils sont largement distribués à travers la grande île. Ainsi, ces espèces fréquentent les habitations humaines, les bâtiments associés au stockage des produits agricoles, les entrepôts et tous les types de milieux ruraux et urbains. Parmi ces espèces, *Rattus rattus* (Linné, 1758) est capable de coloniser différents types d'habitats naturels forestiers non perturbés ou dégradés (Soarimalala & Goodman, 2011). En effet, dans ces forêts naturelles, elle est suspectée d'entrer en compétition avec les espèces de rongeurs endémiques (Miljutin & Lethonen, 2008). Par contre, *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) est rarement rencontrée dans les habitats naturels forestiers (Duplantier & Duchemin, 2003 ; Soarimalala & Goodman, 2011). La dernière, *Mus musculus* Linné, 1758, est également rencontrée dans les différents types de forêts naturelles à Madagascar.

Un tableau récapitulatif des types d'habitats majeurs fréquentés par les petits mammifères de Madagascar est fourni en Annexe 1. Ce qui permet de compléter les informations susmentionnées.

## **I.2. PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX INFLUENCANT LA DISTRIBUTION DES PETITS MAMMIFERES**

Plusieurs paramètres environnementaux physiques et biologiques sont impliqués dans la variation de la distribution et de l'abondance des petits mammifères. En général, ces

facteurs peuvent agir et être abordés aussi bien d'une manière complémentaire qu'isolée. Les connaissances de ces paramètres sont importantes pour appréhender les résultats issus dans la présente étude.

### **I.2.1. Facteurs physiques**

#### ***a) Habitat et microhabitat***

En écologie, les variabilités des ressources physiques et des conditions biotiques constituent habituellement les bases de définition d'un habitat (Morris, 2003). Autrement dit, l'habitat peut être défini comme l'ensemble des facteurs physiques et chimiques dans lequel une communauté de plantes et d'animaux existent (Mitchell, 2005). C'est un ensemble écologique qui couvre une échelle géographique relativement large, allant de quelques mètres carrés à des milliers d'hectares. A titre d'illustration, la forêt humide sempervirente qui est rencontrée à Madagascar constitue un type d'habitat. A l'inverse, le microhabitat qui est un sous-ensemble de l'habitat se détermine sur une échelle plus petite, et est composé par exemple de la litière, de l'humus, des galeries sous-terraines, des cavités dans les troncs d'arbres, etc. Les animaux exploitent différents types d'habitats en sélectionnant des microhabitats distincts et hétérogènes (Johnson, 1980). Ainsi, des espèces qui ont des exigences écologiques similaires en termes de ressources devraient avoir les mêmes critères de sélection d'habitat et seraient rassemblées dans un habitat donné pour former des communautés avec des compositions spécifiques distinctes (Menge & Olson, 1990). Cependant, une compétition pourrait s'imposer entre ces espèces et cet aspect est abordé au Chapitre III. En outre, à cause de son évolution, un habitat n'implique pas nécessairement une viabilité à long terme pour les espèces qui y vivent, mais au moins une viabilité à court terme (Rosenberg *et al.*, 1997).

A travers le monde, chez les petits mammifères, les espèces ont des préférences différentes vis-à-vis de l'habitat et du microhabitat (M'Closkey, 1975 ; Smith *et al.*, 1980). La végétation est un facteur important qui détermine la distribution de ces animaux. Plusieurs études ont montré que la dégradation de la couverture végétale engendrée par les activités anthropiques (par exemple l'agriculture) ou les processus naturels (par exemple les feux naturels) entraînent des changements dans la composition des communautés de petits mammifères (Batzli, 1985 ; Groves & Steenhof, 1988 ; Swihart & Slade, 1990 ; Jones *et al.*, 2003). En outre, la composition des communautés micromammaliennes dans les prairies est



influencée par la répartition des ressources le long d'un gradient de couverture végétale (Grant *et al.*, 1977 ; Grant & Birney, 1979 ; Batzli, 1985 ; Reed *et al.*, 2006). La structure et la densité de la couverture végétale, qui déterminent le risque de prédation, peuvent également influencer le taux de survie et la répartition des populations de micromammifères (Birney *et al.*, 1976 ; Taitt & Krebs, 1985 ; Saucy, 1988 ; Fedriani *et al.*, 2002 ; Hambäck *et al.*, 2002 ; Ylönen *et al.*, 2002). Pour les rongeurs, le couvert végétal peut devenir une protection contre les intempéries telles que les changements de température, de vents et des radiations solaires (McCafferty *et al.*, 2003).

Par rapport à ces contextes, une partie des espèces de petits mammifères endémiques de Madagascar n'est rencontrée que dans des types d'habitats bien définis ; certaines ont d'ailleurs une distribution restreinte, dans des localités précises (Soarimalala & Goodman, 2011). Il est alors évident que les petits mammifères malgaches sont sensibles à la fragmentation de leur habitat originel et cela se traduit généralement par une diminution de la richesse spécifique (ex. Stephenson, 1994 ; Goodman & Rakotondravony, 2000 ; Ganzhorn *et al.*, 2003 ; Scott *et al.*, 2006). En outre, la perturbation de l'habitat liée aux activités touristiques, qui nécessitent l'aménagement de pistes et l'installation de certaines infrastructures, aurait favorisé l'invasion ainsi que l'abondance des espèces introduites. Ceci est corrélé avec une diminution de la richesse spécifique (Stephenson, 1993). Aussi bien chez les Tenrecidae que chez les rongeurs endémiques de Madagascar, les caractéristiques du microhabitat constituent des facteurs déterminants dans la distribution spatiale des espèces au sein d'une communauté (Stephenson, 1995 ; Rakotondraparany, 2011 ; Dammhahn *et al.*, 2013). En effet, les petits mammifères qui ont des capacités de déplacements plus restreints (Mace & Harvey, 1983) par rapport aux autres groupes comme les grands mammifères ou les oiseaux (Gosz, 1992), sont plus vulnérables aux changements de leur habitat à une échelle locale (Schmid-Holmes & Drickamer, 2001). Dans la présente étude, plusieurs gammes d'habitats naturels, secondaires et anthropogéniques (détaillés dans le Chapitre II) sont échantillonnés pour mieux comprendre les aspects écologiques de la distribution et le mode de vie des petits mammifères.

### ***b) Sol***

La nature et la texture du sol ont une influence sur la répartition de certaines espèces de plantes à Madagascar (Ramananjahary *et al.*, 2010). Le sol contient des minéraux et des

matières organiques essentiels pour la répartition de la végétation qui est à base de la chaîne alimentaire, donc importante pour les espèces herbivores, granivores ou frugivores. En plus, la végétation constitue également l'habitat essentiel de nombreuses espèces. Le sol est également un facteur important pour les micromammifères fouisseurs car il constitue leur habitat et leur lieu de prélèvement de nourriture. Les propriétés physiques comme la texture, la structure et la porosité peuvent constituer une contrainte lors de l'excavation des galeries (pénétrabilité ou accessibilité) et à leur maintien (stabilité). En addition, les paramètres comme le pH, l'humidité, la température et la teneur en matières organiques peuvent être des facteurs déterminants pour l'installation de la faune terricole (Bachelier, 1978). Funmilayo *et al.* (1977) et Edwards *et al.* (1999) ont montré que les propriétés chimiques du sol, qui influencent l'abondance des invertébrés du sol peuvent être limitantes pour les micromammifères, en termes de disponibilité des ressources alimentaires. D'ailleurs, ces invertébrés terricoles constituent la base du régime alimentaire des afrosoricides à Madagascar (Goodman *et al.*, 1996a ; Soarimalala, 1998 ; Soarimalala & Goodman, 2003).

### **I.2.2. Facteurs biologiques**

En analysant certains des facteurs cités précédemment, il en ressort que le régime alimentaire des espèces de petits mammifères influent leur distribution à petite ou à grande échelle. D'une manière générale, chaque espèce possède une alimentation à base de plantes, d'invertébrés ou des ressources variées suivant la saison et la disponibilité même de ces nourritures. Ainsi, il peut en résulter des déplacements des individus en quête d'autres ressources pour leur survie. Cette différence au niveau de la base du régime alimentaire et du mode d'exploitation spatial et temporel sont reconnus parmi les processus permettant à des espèces de cohabiter dans un même habitat (Hutchinson, 1957 ; Mac Arthur & Levins, 1967 ; Tilman, 1982 ; Chesson, 2000a,b).

Par ailleurs, dans les habitats dégradés, l'introduction des espèces envahissantes induisent des menaces sévères pour les espèces endémiques qui sont déjà soumises aux pressions de la modification de leur habitat (Kot *et al.*, 1996 ; Kupfer *et al.*, 2006). A Madagascar, trois espèces de petits mammifères introduites (*Mus musculus*, *Rattus rattus* et *Rattus norvegicus*) peuvent constituer des facteurs influant ou menaçant les espèces endémiques. En effet, ces intrus sont connus mondialement pour être impliqués dans l'extinction d'au moins 11 espèces de petits mammifères insulaires (Drake & Hunt, 2009 ;

Harris, 2009). Selon une étude menée à Madagascar, le rat noir *Rattus rattus* a été suspecté d'entrer en compétition avec les espèces de rongeurs endémiques, entraînant ainsi le déclin des populations de ces derniers ou leur déplacement (Miljutin & Lethonen, 2008). Enfin, le parasitisme constitue aussi un facteur qui peut entraîner le déclin des populations des petits mammifères. Quelques aspects y afférents sont traités dans le paragraphe I.5.

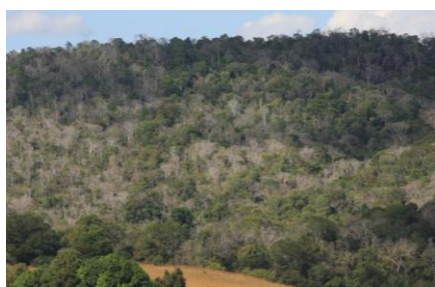
### **I.2.3. Autres facteurs**

D'autres paramètres comme le climat influencent la distribution de petits mammifères. A Madagascar, le climat est principalement déterminé par la position géographique (Donque, 1975). L'humidité constitue un facteur prépondérant qui détermine l'abondance et la diversité des insectivores et de leurs proies invertébrées (Churchfield, 1990). A l'échelle régionale, il est évident que les conditions climatiques influencent les périodes de floraison, de fructification et de renouvellement des feuilles ainsi que l'abondance des insectes et d'autres vertébrés qui en dépendent. Ces aspects sont importants en termes de disponibilité de nourriture pour les micromammifères qui se nourrissent de plantes ou d'invertébrés. Par rapport à la présente thèse, les variations annuelles de la température et de la pluviométrie, déterminant la saisonnalité, dans le District de Moramanga, seront considérées dans les variations de la distribution et de l'abondance des petits mammifères.

Par ailleurs, la diminution de la richesse spécifique au fur et à mesure que l'altitude augmente est bien connue (Begon *et al.*, 1990) et il s'avère que les communautés des hautes altitudes occupent de surface plus faible et demeurent plus isolées que celles des altitudes plus basses (Pulliam & Dunning, 1994). A Madagascar, plusieurs espèces de petits mammifères ne se rencontrent que dans des gammes d'altitudes limitées (Goodman *et al.*, 2013). Enfin, plusieurs aspects écologiques et géographiques qui sont corrélées avec la distribution des micromammifères malgaches par rapport aux variations de la latitude et de la longitude ont été mis en exergue par Soarimalala (2007).

La Figure 4 ci-après donne deux principaux types d'habitats typiques (forêt sèche caducifoliée et forêt humide sempervirente) exploités par les petits mammifères à Madagascar. Ces deux différents types de couverture végétale qui poussent sur différents types de sol, évoluent sous différents régimes climatiques et généralement trouvés sur des altitudes

différents constituent deux exemples qui expliquent l'influence des paramètres environnementaux sur la distribution des petits mammifères.



a) Forêt sèche caducifoliée



b) Forêt humide sempervirente

**Figure 4.** Illustration d'habitats typiques des micromammifères malgaches. (Source : Randriamoria, 2009, 2014).

### **I.3. HISTORIQUE DU CHANGEMENT DES HABITATS DANS LE CENTRE-EST DE MADAGASCAR**

#### **I.3.1. Evolution du changement des habitats dans le Centre-est de Madagascar**

Aux alentours de 40 000 années passées, c'est-à-dire pendant le Quaternaire, les hauts plateaux de Madagascar furent couverts par un assemblage d'arbres, d'arbustes et de formations à graminées éparses qui n'est rencontré actuellement que dans les hautes montagnes malgaches (Burney, 1987a,b,c ; Rakotondrazafy, 1992 ; Straka, 1993 ; Gasse & Van Campo, 1998 ; Goodman & Jungers, 2014). Cette distribution serait due aux périodes glaciaires pendant le Quaternaire qui auraient favorisé la migration descendante des végétations de hautes montagnes jusqu'à 1000 m d'altitude et leur couverture d'une grande partie des hauts plateaux et de la partie orientale de Madagascar (Burney, 1996). Dans la même hypothèse, les espèces végétales des forêts humides adaptées à des conditions climatiques chaudes se seraient retirées à des altitudes plus basses dans les parties Est et Nord-ouest de l'île et se sont répandues à leur gamme d'altitude initiale pendant les périodes interglaciaires plus chaudes. Ainsi, il y a 2 000 ans passés, la partie Centre-est de Madagascar, notamment le long de l'escarpement oriental, était couverte d'une mosaïque d'habitats forestiers naturels dont seuls des vestiges sont rencontrés de nos jours (Burney, 2003). Il s'agit de la forêt humide sempervirente.

Depuis longtemps, il a été habituellement admis que ces fragments de forêts humides sempervirentes actuels ne soient que les vestiges de vastes couvertures forestières essentiellement continues et ayant couvert jadis la majeure partie des terres malgaches avant l'arrivée de l'homme (Perrier de la Bâthie, 1921, 1936 ; Humbert, 1927, 1949a,b, 1955). Les activités humaines qui consistent à abattre et à brûler les forêts naturelles pour acquérir des surfaces agricoles et pour l'élevage du bétail constituent les principales raisons évoquées (Sussman *et al.*, 1994 ; Hume, 2006). Il est évident que durant les 100 dernières années, les activités anthropiques ont largement contribué à l'augmentation considérable du taux de déforestation et sont à l'origine des habitats secondaires comme le *savoka*, la savane et la prairie dans la grande île (Koechlin, 1993) qui couvrent, d'ailleurs, actuellement une grande partie du paysage de la partie du centre et du Centre-est de Madagascar (Kull, 2012). Le *savoka* est une formation secondaire d'aspect et de composition floristique variés avec des plantes exotiques à croissance rapide tels que *Clidemia hirta* et *Lantana camara*. Il est issu de la régénération de la végétation après déforestation d'une parcelle de terre définie, destinée pour la pratique de culture sur brûlis (Humbert, 1965). Par ailleurs, la savane qui est également reconnue comme l'équivalent de la prairie ou la pseudosteppe est une formation herbeuse constituée par des graminées vivaces. White (1983) définit la savane comme étant un paysage dominé par une étendue de formation herbeuse avec la présence ou non des plantes ligneuses qui couvrent moins de 10 % de la surface totale. Les savanes sont des formations secondaires résultant du régime des incendies annuels pratiqués par l'homme après la destruction de la forêt naturelle dans un but d'élevage extensif des bovins et elles couvrent d'immenses surfaces à travers Madagascar (Humbert, 1965).

Un peu plus tôt que les travaux précédents, Mayeur (1913) a mentionné la présence de vastes paysages dominés par des savanes sur les hauts plateaux de Madagascar où il n'y a aucun village, ni population humaine, ni bétail. Vers les années 1900, Madagascar abritait près de 2,5 millions de personnes inégalement réparties à travers la Grande île, avec des régions totalement inhabitées (Koechlin, 1993). Ainsi, en tenant compte de l'arrivée de l'homme sur Madagascar, il y a environ 2000 ans, le doute se pose sur le fait que les activités anthropiques aient pu entraîner une déforestation d'une ampleur significative pour convertir les vastes couvertures forestières proposées par les hypothèses de Perrier de la Bâthie et Humbert en savanes et prairies dans un laps de temps relativement court (MacPhee *et al.*, 1985 ; Burney *et*

*al.*, 1986, 1987a,b,c, 1993, 1997 ; Matsumoto & Burney, 1994). Ces travaux basés sur l'analyse stratigraphique des pollens collectés dans les profondeurs des lacs dans plusieurs sites épars de Madagascar démontrent que la végétation primaire dans ces zones était des savanes, des savanes arborées, des forêts sèches ou encore des faciès de bush il y a 3500 à 1200 ans. Notamment dans les hauts plateaux de Madagascar, Lowry *et al.* (1997) ont rapporté que la végétation pendant l'Holocène, avant l'arrivée de l'homme, aurait été constituée par de vastes surfaces de prairies secondaires formées par un assemblage de mosaïque de types de végétation arborée. D'une certaine manière, les feux naturels ont tenus un rôle dans l'établissement de ces types d'habitats naturels avant l'arrivée de l'homme (Burney, 1998). Récemment, basé sur des comparaisons de la flore de Madagascar et de l'Afrique combinés avec l'analyse des faunes endémiques spécialistes des habitats savanicoles, il a été proposé que ces habitats ne sont pas totalement d'origine anthropique et font alors partie des habitats naturels de Madagascar (Bond *et al.*, 2008 ; Vorontsova *et al.*, 2016). La connaissance de ces différents contextes sur l'évolution des habitats naturels à travers Madagascar et dans le Centre-est sont essentiels pour une meilleure compréhension et pour fournir des explications plausibles sur la distribution actuelle de la faune malgache, y compris les petits mammifères.

### **I.3.2. Données disponibles sur la surface des habitats dans le District de**

#### **Moramanga**

Les échantillonnages réalisés dans la présente étude sont menés dans le District de Moramanga à travers différents types d'habitats. La plupart des données officielles disponibles sur la distribution des surfaces de différents types d'habitats dans la région d'Alaotra-Mangoro et du District de Moramanga sont en général issues d'études réalisées par les Ministères de l'Etat malgache. En 1994, l'Inventaire Ecologique Forestier National (IEFN) a fourni des données officielles sur la répartition, en termes de surface, des différents écosystèmes rencontrés dans le District de Moramanga selon la classification nationale, dont le Tableau 1 ci-dessous fournit le résumé.

**Tableau 1.** Répartition des différents types d'habitats recensés dans le District de Moramanga en 1994 (Source : IEFN). FDHS\* : Forêt Dense Humide Sempervirente.

| Type d'habitat (Classification nationale)                                    | Surface (ha)   |
|------------------------------------------------------------------------------|----------------|
| FDHS* de basse altitude (0-800 m)                                            | 4 569          |
| FDHS* de basse altitude (0-800 m) dégradées et/ou secondaires                | 3 857          |
| FDHS* de moyenne altitude (800-1800 m)                                       | 186 151        |
| FDHS* de moyenne altitude (800-1800 m) dégradées et/ou secondaires           | 53 612         |
| Formations marécageuses                                                      | 2 326          |
| Mosaïque de cultures, jachères, lambeaux forestiers, formations graminéennes | 72 054         |
| Peuplements d' <i>Eucalyptus</i>                                             | 12 519         |
| Peuplement de Pins                                                           | 44 155         |
| Peuplements mélangés                                                         | 7 468          |
| Plans d'eau                                                                  | 179            |
| Prairies côtières, savanes et/ou pseudosteppes avec éléments ligneux         | 9 400          |
| Prairies côtières, savanes et/ou pseudosteppes sans éléments ligneux         | 1 384          |
| Rizières                                                                     | 83 755         |
| Savanes et/ou pseudosteppes avec éléments ligneux                            | 94 646         |
| Savanes et/ou pseudosteppes sans éléments ligneux                            | 59 112         |
| <b>Surface totale (ha)</b>                                                   | <b>635 192</b> |

En 2005, à travers la Région d'Alaotra-Mangoro, les ressources forestières naturelles ont été estimées à 494 450 ha dont le District de Moramanga abrite le plus de forêts naturelles avec une surface évaluée à plus de 170 000 ha (MEFT, USAID & CI, 2009). En termes de déforestation, de 1990 à 2005, la couverture forestière était passée de 206 075 ha à 172 810 ha. Ce qui correspond à un taux de déforestation annuel de 1,3 % entre 1990 à 2000 et 0,5 % entre 2000 à 2005. Par ailleurs, les plantations de pins sont évaluées à près de 57 360 ha et les plantations d'*Eucalyptus* occupent une superficie de 34 500 ha environ. En outre, le riz est le principal produit cultivé dans le District de Moramanga. Sur une surface cultivée de 45 180 ha, les rizières occupent près de 37 780 ha (MEFT, USAID & CI, 2009). Parmi les 7 000 ha de surfaces cultivées restantes, d'autres plantes vivrières sont trouvées à savoir le manioc (3 640 ha), le maïs (2 070 ha), la patate (220 ha), le haricot (1 320 ha) et la pomme de terre (150 ha). Toutefois, dues aux crises politiques ayant frappées le pays en 2009, les trafics de bois précieux à travers plusieurs parties de l'île auraient eu probablement des impacts sur ce taux de déforestation. Une mise à jour de ces données s'avère actuellement nécessaire.

Ces données montrent qu'à part les forêts naturelles, d'autres types d'habitats couvrent aussi bien le District de Moramanga. La plupart des types d'habitats cités ci-dessous sont échantillonnés dans la présente étude (Chapitre II, section II.5.).

#### **I.4. ECOLOGIE ALIMENTAIRE DE *RATTUS* SPP. PAR LA METHODE D'ISOTOPE STABLE**

##### **I.4.1. Contexte de l'étude sur *Rattus* spp.**

Cette partie est axée sur l'étude des niches trophiques des espèces du genre *Rattus* par l'approche des isotopes stables. Les différents contextes qui ont permis d'orienter le choix sur les espèces cibles et la méthode sont alors exposés dans les sections suivantes.

L'invasion des écosystèmes par les espèces introduites constitue une des principales menaces pour la conservation de la biodiversité de nos jours (Mack *et al.*, 2000). De ce fait, l'étude des modèles, des processus et des conséquences de l'invasion de ces organismes non endémiques est particulièrement intéressant en écologie (Elton, 1958 ; Mack *et al.*, 2000). Une des importantes questions à résoudre est d'identifier si les espèces envahissantes sont caractérisées par des traits spécifiques (van Kleunen *et al.*, 2010). Si c'est le cas, il faut déterminer les caractéristiques qui leur confèrent souvent le rôle de ravageur pour les communautés endémiques. Par exemple, chez les mammifères, les espèces ayant des portées élevées, un rythme de reproduction fréquent et une longue durée de vie reproductive sont plus susceptibles d'établir des populations et de se propager rapidement après leur introduction (Capellini *et al.*, 2015). La présence des espèces envahissantes peut modifier les pressions de sélection et par conséquent l'évolution des espèces endémiques par l'interaction génétique direct comme l'hybridation ou l'introgession (Mooney & Cleland, 2001), ou encore en altérant les interactions écologiques dans les communautés à savoir la compétition directe, la prédation et le parasitisme (Mack *et al.*, 2000). Dans des cas extrêmes, l'invasion par les espèces introduites peut conduire à l'extinction des espèces indigènes (Fritts & Rodda, 1998 ; Davis, 2003) ou à la scission des communautés (Sanders *et al.*, 2003). En effet, les espèces envahissantes qui jouent plusieurs rôles écologiques semblent avoir le plus d'impact sur les communautés endémiques.

Les rats du genre *Rattus* constituent un des exemples courants d'espèces envahissantes et fréquemment cités dans les études d'invasions biologiques. L'aptitude de ces animaux à



vivre avec succès avec les hommes a facilité leur transport et leur propagation (Alderton, 1996). De nos jours, le rat noir (*Rattus rattus*), le rat brun ou surmulot (*Rattus norvegicus*) et le rat polynésien (*Rattus exulans*) se sont établis dans plusieurs écosystèmes à travers le monde et figurent parmi les espèces envahissantes les plus répandues et les plus dévastatrices (Townsend *et al.*, 2006 ; Angels *et al.*, 2009). L'introduction de ces rats dans différentes communautés insulaires a sévèrement affecté des colonies d'oiseaux nichant au ras du sol dans plusieurs régions du monde (Jones *et al.*, 2008). En addition, les rats étant des proies alternatives pour les prédateurs, des impacts indirects pour les autres espèces de proies peuvent se produire par une compétition apparente (Holt, 1997 ; Holt *et al.*, 1994). Par exemple, dans les îles tropicales de l'ouest de l'Inde, les rats introduits se nourrissent d'oiseaux nichant au sol mais, ces rats et ces oiseaux constituent également des sources de nourritures pour certaines espèces de prédateurs endémiques et introduites. Ce modèle peut alors conduire à une hyper prédation (Ringler *et al.*, 2015). En outre, l'apport de nouveaux parasites et pathogènes par les espèces du genre *Rattus* et qui pourraient être transmis aux hôtes endémiques aurait un impact négatif sur les communautés endémiques (Morand *et al.*, 2015). Enfin, par exemple à Madagascar, les chevauchements de niche alimentaire (Goodman & Sterling, 1996) et de caractères morphologiques (Miljutin & Lehtonen, 2008) suggèrent une interférence et une compétition entre les rats introduits et les rongeurs endémiques. Ainsi, les rongeurs envahissants peuvent affecter ceux qui sont endémiques par la compétition et la transmission des maladies. En effet, les espèces les plus vulnérables à ces interactions écologiques modifiées appartiennent aux faunes insulaires avec des histoires évolutives distinctes et indépendantes (Mack *et al.*, 2000 ; Ganzhorn, 2003).

Madagascar s'est séparé de l'Afrique et de l'Inde depuis 90 millions d'années (Rabinowitz *et al.*, 1983) et abrite actuellement des radiations indépendantes de mammifères terrestres répartis dans quatre ordres (Poux *et al.*, 2005). Parmi les petits mammifères terrestres, deux espèces de rats envahissants (*Rattus norvegicus* et *Rattus rattus*) sont introduits sur la Grande île (Soarimalala & Goodman, 2011). *Rattus rattus* figure parmi le top 100 des organismes les plus envahissants au monde (Lowe *et al.*, 2004) et est le plus envahissant des deux espèces du genre *Rattus* à Madagascar à travers les différents types d'habitats existants, à la différence de *Rattus norvegicus* qui est plutôt synanthropique (Soarimalala & Goodman, 2011). Les populations de *Rattus rattus* à Madagascar sont

monophylétiques, originaires d'une même source de population mais qui ont été introduites à deux évènements (Tollenaere *et al.*, 2010). Les marins venant du Péninsule Arabe avec des entrepôts de l'Afrique de l'est et des îles de l'Océan Indien ont apportés les rats à Madagascar au cours du Moyen Age, lorsque les activités commerciales et les circulations humaines ont commencé à se développer dans cette zone (Goodman, 1995 ; Tollenaere *et al.*, 2010 ; Brouat *et al.*, 2014).

Actuellement, *Rattus rattus* est largement présente à Madagascar dans les différents types d'habitats naturels et anthropogéniques (Goodman, 1995 ; Duplantier *et al.*, 2005) représentant plus de 95 % des captures des rongeurs dans certaines forêts naturelles, zones agricoles et dans les villages (Goodman *et al.*, 1997 ; Duplantier & Rakotondravony, 1999). Dans les zones où *Rattus rattus* a colonisé des forêts relativement intactes à dégradées, il existe un déclin des populations de rongeurs endémiques qui sont strictement forestières. Les chevauchements de certains caractères morphologiques entre les rats introduits et les rongeurs endémiques (Miljutin & Lehtonen, 2008) et de ressources alimentaires (Goodman & Sterling, 1996) suggèrent l'existence des compétitions entre ces rongeurs. Cependant, l'évaluation des impacts directs de *Rattus rattus* sur la faune endémique mammalienne de Madagascar demeure difficile (Miljutin & Lehtonen, 2008 ; Ganzhorn, 2003), dû en partie aux manques d'informations précises et complètes sur la composition du régime alimentaire et de l'utilisation des habitats de cette espèce. Et il en est de même pour les rongeurs endémiques.

Le but de ce chapitre est de mettre en exergue l'écologie trophique de *Rattus norvegicus* et de *Rattus rattus* dans les différents types d'habitats échantillonnés, à savoir principalement la forêt naturelle, les champs agricoles et la steppe anthropogénique. Les signatures en isotopes stables du carbone et de l'azote assimilés dans les échantillons de poils sont utilisées pour évaluer la variation de la niche trophique de *Rattus norvegicus* et de *Rattus rattus*.

#### **I.4.2. Notion de chaîne et de réseau alimentaire**

L'activité de tout être vivant nécessite l'utilisation d'une source d'énergie. Le concept de la chaîne alimentaire est apparu à partir des travaux d'Elton (1927). D'une manière générale, la chaîne alimentaire, ou encore chaîne trophique, peut être définie comme un ensemble d'interactions interspécifiques des organismes suivant un ordre hiérarchique défini dans lequel les organismes se nourrissent de ceux qui les précèdent dans la chaîne avant d'être

consommés à leur tour par ceux qui les suivent. Les espèces ou les individus de chaque maillon de la chaîne constitue un niveau trophique. Il y a alors un transfert de matières organiques d'un niveau trophique à l'autre. Autrement dit, la chaîne alimentaire assure le transfert d'énergie et de matière à travers les différents niveaux trophiques d'un écosystème dans lequel les êtres vivants se répartissent en trois catégories. Il y a d'abord les producteurs primaires ou autotrophes, constitués par les végétaux chlorophylliens qui utilisent l'énergie solaire pour élaborer des substances organiques à partir du CO<sub>2</sub>, de l'eau et des sels minéraux. Les producteurs primaires sont à la base de la chaîne alimentaire. Ensuite, les consommateurs ou hétérotrophes qui ne peuvent se nourrir qu'avec des matières organiques déjà synthétisées par d'autres êtres vivants. Les consommateurs de premier ordre sont les phytophages, ou végétariens, ou herbivores. Ces derniers forment les producteurs secondaires. Ils forment le second niveau trophique. Enfin, les consommateurs d'ordre supérieur qui sont les zoophages ou carnivores. Ces derniers forment le troisième, le quatrième ou le dernier niveau trophique. Tous les consommateurs fabriquent aussi de la matière organique et ils sont par conséquent des producteurs secondaires. La longueur des chaînes et le nombre de niveaux trophiques peuvent varier largement selon les écosystèmes (Imb & Fuglei, 2005). En effet, seule une partie de la matière organique est transférée d'un maillon au suivant, ce qui limite le nombre de niveaux trophiques. En outre, il existe les décomposeurs (bactéries et champignons) et les détritivores (ver de terre, microfaune du sol) qui utilisent la matière organique morte (débris végétaux, excréments et cadavres). Ce sont eux qui assurent la décomposition puis la minéralisation, recyclant ainsi les minéraux pour être disponibles aux autotrophes.

Cette succession d'espèces qui occupent chacune leur niveau trophique respectif constitue une chaîne alimentaire. Dans la réalité, il existe des espèces qui sont des maillons communs à deux ou plusieurs chaînes alimentaires. Un maillon commun peut être occupé par une espèce du milieu qui peut être consommée par différentes espèces (maillon commun divergent), ou consommateur des espèces différentes (maillon commun convergent). Deux chaînes alimentaires montrant un maillon commun sont alors liées et dépendantes l'une de l'autre. Ainsi, différentes chaînes trophiques s'imbriquent les unes dans les autres et forment un réseau trophique ou réseau alimentaire.

### **I.4.3. Contexte de l'étude d'un réseau trophique par les isotopes stables**

L'étude des isotopes stables est une méthode de plus en plus utilisée en écologie. C'est une approche indirecte qui permet de franchir certaines limites rencontrées dans les études d'écologie avec les méthodes classiques comme l'analyse des contenus stomacaux et des fèces ou l'observation directe des comportements alimentaires (Kelly, 2000 ; Koch, 2007). Les limites de ces analyses classiques sont la difficulté d'obtenir des données complètes et non biaisées (Putman, 1984). Elles ne peuvent d'ailleurs être réalisées que lorsque les individus sont accessibles en échantillon, visibles. De plus, les variations du temps de digestion des proies peuvent entraîner une sous- ou sur-estimation de leur proportions durant les analyses stomacales (Bearhop *et al.*, 2004). En outre, ces analyses classiques permettent de n'avoir qu'un aperçu du régime alimentaire à une période définie, pendant les échantillonnages, qui peut ne pas être représentatif des habitudes alimentaires des individus à plus long terme (Kelly, 2000 ; Bearhop *et al.*, 2004). Ces variations temporelles augmentent quand les ressources alimentaires sont généralement distribuées de manière hétérogène et variable dans le temps. Ces fluctuations temporelles jouent ainsi un rôle déterminant dans la dynamique démographique, l'évolution et la conservation des populations et il ressort la nécessité d'intégrer différentes échelles temporelles dans les études (Durrell, 2000 ; Brown *et al.*, 2001 ; Dalerum & Angerbjörn, 2005 ; Cherel *et al.*, 2006). En ce qui concerne particulièrement les mammifères, d'autres approches en écologie alimentaire incluent le radio-tracking et le marquage (Harris *et al.*, 1990 ; Webster *et al.*, 2002), mais ces méthodes ont aussi des inconvénients. Par exemple, les individus marqués peuvent ne plus être re-capturés durant les échantillonnages alors que les transmetteurs satellites sont coûteux et/ou trop grands pour les espèces de petites tailles et les transmetteurs radio ne fonctionnent que dans un espace limité (Rubstein & Hobson, 2004).

### **I.4.4. Généralités et principes des analyses sur les isotopes stables**

En physique nucléaire et en chimie, les isotopes sont des atomes possédant le même numéro atomique (même nombre de protons), ils sont donc représentatifs du même élément chimique dans la classification périodique de Mendeleiev, mais ils ont des masses atomiques différentes (nombre de neutrons différents). Les isotopes stables sont des isotopes qui ne se modifient pas dans le temps, donc traçables, et également appelés « non-radioactifs » à l'inverse des isotopes radioactifs qui se désintègrent au fil du temps. Parmi les 118 éléments

chimiques connus sur Terre, il existe 80 éléments ayant au moins un isotope stable, de l'hydrogène  $^1\text{H}$  au plomb  $^{82}\text{Pb}$ . Le technétium  $^{43}\text{Tc}$  et le prométhium  $^{61}\text{Pm}$  n'ont, quant à eux, aucun isotope stable. Dans le milieu naturel, l'isotope le plus léger pour chaque élément chimique est largement majoritaire. A titre d'illustration, les proportions isotopiques terrestres de quelques éléments communs sont données ci-après :

- carbone :  $^{12}\text{C}$  : 98,9 % ;  $^{13}\text{C}$  : 0,011 % ;
- azote :  $^{14}\text{N}$  : 99,6 % ;  $^{15}\text{N}$  : 1,4 % ;
- oxygène :  $^{16}\text{O}$  : 99,8 % ;  $^{17}\text{O}$  : 0,04 % ;  $^{18}\text{O}$  : 0,2 % ;
- hydrogène :  $^1\text{H}$  : 99,985 % ;  $^2\text{H}$  : 0,00015 %.

Cette faible abondance des isotopes stables les plus lourds leur confère un excellent rôle de traceurs. Les applications des études des teneurs en isotopes couvrent un vaste champ de disciplines : chimie, géologie, océanologie, archéologie, physiologie, astrophysique, répression des fraudes, etc.

Avec des masses atomiques distinctes, les isotopes d'un même élément chimique ont des propriétés physiques différentes. Les paramètres servant à décrire et à mesurer les phénomènes de répartition isotopique sont définis comme ci-après. Premièrement, le rapport isotopique  $R$  est égal au quotient du nombre d'isotopes lourds par le nombre d'isotopes légers d'un élément donné  $R = \text{Lourd} / \text{Léger}$ . Par exemple, le rapport isotopique du carbone-13 est défini comme :

$$R = {}^{13}\text{C} / {}^{12}\text{C}$$

Ensuite, certains isotopes sont préférentiellement intégrés dans des processus biogéochimiques, par un processus appelé discrimination. Les matières vivantes ou inertes sont hétérogènes d'un point de vue isotopique (Peterson & Fry, 1987 ; Kelly, 2000 ; Rubenstein & Hobson, 2004) et la proportion des isotopes d'une matière peut être mesurée grâce à un spectromètre de masse. Cette proportion isotopique est exprimée par le standard international  $\delta$ , exprimé en pour mille, qui désigne l'écart entre la teneur de l'échantillon considéré et un standard conventionnel pris comme référence. La déviation isotopique  $\delta$  est alors définie comme suit :

$$\delta^H X (\text{‰}) = 1000 * (R_{ech} - R_{ref}) / R_{ref}$$

Avec  $X$  : élément chimique ;  $^H$  : masse de l'isotope lourd ;  $R_{ech}$  : rapport isotopique de l'échantillon à mesurer ;  $R_{ref}$  : rapport isotopique de l'échantillon de référence.

Ainsi, la proportion pour le carbone  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  est  $\delta^{13}\text{C}$  et pour l'azote  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  est  $\delta^{15}\text{N}$ . Le standard conventionnel utilisé pour le  $\delta^{13}\text{C}$  est le Pee Dee Belemnite (PDB) obtenu grâce au fossile marin *Belemnita americana* en Caroline du Sud (USA), il est égal à  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C} = 0,0112372$  ; le standard conventionnel utilisé pour  $\delta^{15}\text{N}$  est celui de l'atmosphère,  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N} = 0,0036765$  (Peterson & Fry, 1987 ; Hobson *et al.*, 1994 ; Anderson & Polis 1998).

Les variations des proportions des isotopes stables pour certains éléments dans l'environnement sont indispensables pour les écologistes car les tissus des organismes sont synthétisés à partir de nutriments trouvés dans la nature et reflètent la composition de leur régime alimentaire d'une certaine manière. Par exemple, le rapport isotopique de l'hydrogène dans les précipitations au Canada diffère de celui de l'Amérique du Sud et ce modèle a été retrouvé lors des analyses de tissus des chauves-souris migrateurs qui se ravitaillent en nourriture dans les deux régions respectives (Cryan *et al.*, 2004). De la même façon, les rapports isotopiques de l'azote et du carbone dans les tissus des ours *Ursus arctos* qui se nourrissent de saumon dans les rivières et dans les baies sont différentes (Ben-David *et al.*, 2004).

Par ailleurs, les différents types de tissus évoluent différemment et intègrent les informations sur le régime alimentaire et l'habitat des organismes dans des intervalles de temps et d'espaces variés (Tieszen *et al.*, 1983 ; Bearhop *et al.*, 2003 ; Rubenstein & Hobson, 2004 ; Dalerum & Angerbjorn, 2005). Le plasma sanguin se renouvelle rapidement, ce qui fournit des informations sur le régime alimentaire dans une intervalle de quelques jours avant l'échantillonnage tandis que les globules rouges peuvent avoir une durée de vie de plusieurs mois, et indiquent des informations sur une période de temps plus prolongée (Hilderbrand *et al.*, 1996 ; Shaner *et al.*, 2007). En outre, les tissus kératinisés ou phanères (poils, cheveux et ongles) sont métaboliquement inertes après leur formation et intègrent alors une signature isotopique du régime alimentaire locale de l'individu au moment de la synthèse du tissu concerné (Hobson & Schell, 1998 ; Greaves *et al.*, 2004 ; Zhao & Schell, 2004 ; Lee *et al.*, 2005). Ces différents aspects confèrent aux analyses d'isotopes stables des avantages nets par rapport aux approches classiques car les résultats fournis concernent un laps de temps plus étendu à partir d'un unique échantillonnage. Pour les mammifères, cette technique permet aussi de recueillir des informations sur le régime alimentaire pendant les stades biologiques durant lesquels les animaux sont difficiles à capturer (Crawford *et al.*, 2008).

#### I.4.5. Applications en écologie alimentaire

Les éléments physiques et les processus biochimiques permettent aux différents isotopes d'être exploités pour appréhender plusieurs questions écologiques (Rubenstein & Hobson, 2004 ; Fry, 2006). Les isotopes stables sont étudiés depuis le début du 20<sup>ème</sup> siècle. Leur application en écologie a commencé vers la fin des années 70, particulièrement suite aux travaux fondateurs de DeNiro & Epstein (1978, 1981) sur les isotopes de carbone et d'azote. En effet, ces derniers éléments sont les plus utilisés car ils représentent bien la niche trophique d'un organisme et sont largement représentatifs pour examiner différents aspects d'un réseau trophique (Layman *et al.*, 2007). Les isotopes de carbone et d'azote sont parfois associés avec l'analyse d'autres ratios isotopiques comme ceux de l'oxygène ( $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ), de l'hydrogène ( $^2\text{H}/^1\text{H}$ ) et du soufre ( $^{34}\text{S}/^{32}\text{S}$ ) (ex. Dufour & Gerdeaux, 2001 ; Hobson *et al.*, 2004).

Dans le règne animal, une analyse du carbone total de l'individu fournit une indication précise sur son régime alimentaire (Ponsard & Ardit, 2000). En effet, les proportions isotopiques du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) sont d'excellents traceurs de différentes sources de carbone au sein d'un réseau trophique. Dans les écosystèmes terrestres, les valeurs du  $\delta^{13}\text{C}$  sont souvent utilisées pour différencier les régimes alimentaires à base de plantes (Rounick & Winterbourn, 1986 ; Peterson & Fry, 1987 ; O'Leary *et al.*, 1992). Les tissus animaux sont faiblement enrichis en  $^{13}\text{C}$  par rapport à leur source de nourriture ( $0,4 \pm 1,4 \text{ ‰}$ ) et les valeurs du  $\delta^{13}\text{C}$  sont alors conservées le long des chaînes trophiques. Une analyse du carbone total d'un consommateur fournit ainsi une indication concernant le producteur primaire. Il s'avère que  $\delta^{13}\text{C}$  varie selon la voie métabolique utilisée par les plantes durant la photosynthèse, notamment au cours de l'assimilation du gaz carbonique ( $\text{CO}_2$ ). Autrement dit, le  $\text{CO}_2$  atmosphérique est préférentiellement intégré pendant le cycle photosynthétique par les enzymes fixatrices du  $\text{CO}_2$  des végétaux (Kelly, 2000). Les plantes qui fixent le carbone en  $\text{C}_3$  (Calvin & Benson, 1948) ont une valeur du  $\delta^{13}\text{C}$  de l'ordre de  $-28 \text{ ‰}$  en moyenne en zone tempérée (Medina *et al.*, 1999 ; Remaud & Akoka, 2004 ; Staddon, 2004) et de  $-30 \text{ ‰}$  en zone tropicale. Les herbes possèdent en général une valeur du  $\delta^{13}\text{C}$  plus faible que les arbres (Medina *et al.*, 1999 ; Staddon, 2004). Pour les plantes qui fixent le carbone en  $\text{C}_4$  (Hatch & Slack, 1970) et celles qui utilisent le métabolisme acide crassulacéen (CAM), la valeur du  $\delta^{13}\text{C}$  se situe entre  $-12$  et  $-14 \text{ ‰}$  (Lajtha & Michener, 1994 ; Medina *et al.*, 1999 ; Remaud & Akoka, 2004 ; Staddon, 2004). Ce gradient est communément utilisé comme l'a démontré une

étude sur l'importance des plantes à C<sub>3</sub> et à C<sub>4</sub> sur le régime alimentaire du babouin *Papio ursinus* dans deux régions d'Afrique du Sud (Codron *et al.*, 2006). Dans cette étude, les arbres à C<sub>3</sub> ont une valeur de  $\delta^{13}\text{C}$  de -26 ‰ et les herbes à C<sub>4</sub> de -12 ‰. Il a été possible d'estimer que les babouins à l'intérieur d'une région mangeaient approximativement 25 % de plantes à C<sub>4</sub> en plus que ceux de l'autre région. Ainsi, la proportion des isotopes du carbone permet de distinguer un régime alimentaire à base de végétaux en C<sub>3</sub> ou en C<sub>4</sub> chez les herbivores (Kelly, 2000).

Ensuite, l'isotope de l'azote  $^{14}\text{N}$  étant préférentiellement excrété par rapport à l'azote lourd  $^{15}\text{N}$  (Steele & Daniel, 1978), le rapport  $\delta^{15}\text{N}$  augmente à chaque niveau trophique, en moyenne de 3 à 5 ‰ (DeNiro & Epstein, 1981 ; Minagawa & Wada, 1984 ; Kelly, 2000). Cette caractéristique permet de déduire directement la nature du régime alimentaire du consommateur et reflète ainsi le niveau trophique relatif des individus (Ponsard & Ardit, 2000). Autrement dit, la position trophique des prédateurs est estimée en utilisant les valeurs du  $\delta^{15}\text{N}$  des consommateurs de base, comme les herbivores, car leur signature isotopique tend à varier plus faiblement que celle des producteurs primaires (Vander Zanden & Rasmussen, 1999). Cela permet aussi de mieux connaître la structure d'un réseau trophique et la disponibilité des ressources (Post, 2002 ; Roemer *et al.*, 2002). La niche trophique du consommateur possédant le niveau le plus élevé dans la chaîne alimentaire peut être donc déterminée à partir de la composition en azote des producteurs primaires. En plus, les proportions isotopiques en azote peuvent varier en fonction des caractéristiques du milieu (Rubenstein & Hobson, 2004). Par exemple, l'utilisation des engrais et le rejet des eaux usées dans les égouts peuvent générer un gradient à petite échelle de la teneur en azote dans un écosystème terrestre ou aquatique (Anderson & Cabana, 2006).

Certains logiciels, comme Isosource, permettent de calculer la proportion de chaque ressource dans le régime alimentaire d'une espèce donnée à partir des résultats apportés par l'analyse isotopique (Phillips & Gregg, 2003). En outre, la connaissance des ratios  $\delta^{15}\text{N}$  des proies potentielles et le développement d'outils mathématiques tels que les modèles mixtes (ex. Phillips *et al.*, 2005) permettent d'estimer les proportions relatives des proies dans le régime alimentaire d'un prédateur.



#### **I.4.6. Etudes écologiques entreprises par les isotopes stables à Madagascar**

Les applications de l'utilisation des isotopes stables en écologie à Madagascar sont récentes. En paléoécologie, les résultats d'analyse de l'isotope du carbone ont permis d'identifier un régime exclusivement à base de plante C<sub>4</sub> pour des spécimens de *Hippopotamus laloumena* contre un régime à base de C<sub>3</sub> pour *Hippopotamus lemerlei* qui sont tous les deux des hippopotames disparus de Madagascar (Burney *et al.*, 2004). Par ailleurs, Vågen *et al.* (2005) ont eu recours à l'isotope du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) combiné avec la stéréoscopie pour étudier les impacts de la déforestation et du changement des habitats sur les propriétés des écosystèmes et sur l'évolution de la fertilité du carbone du sol dans les hauts plateaux de Madagascar. Plus tard, en combinant les résultats de travaux basés sur les isotopes stables, il a été possible d'en déduire que les formations savanicoles sont parmi les habitats naturels à Madagascar (Bond *et al.*, 2008 ; Vorontsova *et al.*, 2016), différemment à ce qui a été proposé auparavant (ex. Perrier de la Bâthie, 1921).

Chez les mammifères de Madagascar, l'approche par les isotopes stables a été utilisée pour élucider des aspects de compétition, de co-existence et de différenciation en terme de niche trophique chez les lémuriers (Dammhahn & Kappeler, 2010 ; Kappeler & Dammhahn, 2013). Les travaux de Dammhahn *et al.* (2013) ont démontré que l'existence d'une diversité de la structure trophique associée à une différenciation de l'exploitation de microhabitats ont permis d'expliquer la co-existence des espèces dans une communauté micromammalienne. L'approche par les analyses des isotopes stables ont également permis de révéler la différenciation en termes de niche trophique et de l'utilisation des microhabitats au sein d'une communauté de chauves-souris dans une forêt sèche malgache (Dammhahn & Goodman, 2014).

### **I.5. ETUDES DES TIQUES DES PETITS MAMMIFERES DU DISTRICT DE MORAMANGA**

#### **I.5.1. Contexte**

Les parasites représentent la majorité des espèces vivantes dans le monde et aucune espèce libre ne semble échapper au parasitisme (Poulin & Morand, 2000 ; de Meeüs & Renaud, 2003 ; Dobson *et al.*, 2008). D'une manière générale, le parasitisme fait partie des formes d'association possible entre deux organismes (Combes, 1995). En effet, comme la

symbiose ou le commensalisme, le parasitisme est une relation hétérotypique qui implique des interactions étroites entre les partenaires concernés dans l'association. Dans ce contexte, les parasites peuvent être définis comme des organismes présents durant un temps significatif dans ou sur un autre organisme vivant, appelé hôte où ils obtiennent toute ou une partie des nutriments dont ils ont besoin et auquel ils ont la capacité de nuire. Le parasite se distingue des parasitoïdes par le fait qu'il ne tue pas systématiquement son hôte (Eggleton & Gaston, 1990). Les parasites sont en général divisés en deux grandes catégories selon leur taille (Anderson & May, 1979 ; May & Anderson, 1979 ; Bush *et al.*, 2001) : les microparasites (bactéries et protozoaires) et les macroparasites (helminthes et arthropodes). Un autre critère de classification des parasites, indépendant du premier, est basé sur leur localisation au sein de leur hôte (Bush *et al.*, 2001). Il existe ainsi les ectoparasites qui sont confinés à l'extérieur du corps de leur hôte (téguments, phanères), les mésoparasites qui occupent les cavités en communication avec le milieu extérieur (cavité pulmonaire, système digestif) et les endoparasites qui se développent dans le milieu intérieur (appareil circulatoire, milieu intercellulaire, cellules).

L'influence infligée par un parasite à son hôte peut se situer au niveau de l'individu et à celui de la population (Combes, 1995). Plusieurs travaux ont établi certaines importances des parasites en tant que facteur sélectif à travers leurs multiples impacts sur leurs hôtes que ce soit au niveau physiologique, comportemental ou encore démographique (Gulland, 1992 ; Moore, 2002 ; Leendertz *et al.*, 2006 ; Magnanou *et al.*, 2006 ; Pedersen & Grieves, 2008). En raison de ces multiples effets sur les hôtes, les parasites peuvent jouer un rôle important et significatif dans la dynamique et la composition des écosystèmes (Torchin *et al.*, 2002 ; Wood *et al.*, 2007 ; Kuris *et al.*, 2008). Ainsi, aborder le parasitisme et ses impacts est un des éléments clés pour comprendre le fonctionnement des populations hôtes et des écosystèmes. L'étude des parasites devient ainsi une étape incontournable pour étudier les processus écologiques et évolutifs qui génèrent, maintiennent ou érodent la biodiversité (Daszak *et al.*, 2000).

Les tiques sont des acariens ectoparasites des vertébrés (Guglielmone *et al.*, 2010). La Figure 5 donne une illustration d'une espèce de tique. D'une part, les tiques constituent des vecteurs potentiels d'agents pathogènes responsables de plusieurs maladies et à l'origine d'un taux de mortalité élevé à travers le monde. En effet, ces ectoparasites tiennent la deuxième

place après les moustiques en tant qu'arthropodes d'importance médicale et vétérinaire (Oliver, 1989). En plus de leur effets néfastes sur la santé humaine, les tiques et les pathogènes qu'elles transmettent peuvent décimer les bétails, entraînant des impacts négatifs sur l'économie (Nicholson *et al.*, 2009). D'autre part, l'étude des tiques permet d'étudier les relations hôtes-parasites (Combes, 1995). Par exemple, certaines espèces de tiques, quand elles se nourrissent, peuvent causer une paralysie ou certaines formes d'intoxications chez leur hôte (Durden & Mans, 2015). En effet, les tiques hématophages exercent une pression directe sur leurs hôtes qui se traduit par une pression trophique, et les réactions inflammatoires liées à la piqûre peuvent représenter un coût important pour les individus (Doby & Bigaignon, 1997). Cette influence est renforcée par l'importance et la variabilité de l'infestation (Humair *et al.*, 1993). Ainsi, ces ectoparasites semblent être également un bon modèle pour étudier les impacts parasitaires au sein des populations naturelles.

A travers le monde, chez les petits mammifères, les études axées sur l'utilisation spatiale du corps de l'hôte par les ectoparasites sont encore peu avancées (Castro *et al.*, 1990, 1995, 1996a, 1996b ; Cicchino & Castro, 1994 ; Pereira, 1994). Ces études ont été principalement focalisées sur le positionnement des poux sur le corps de l'hôte lors de leur reproduction. Seulement quelques études tiennent compte de la préférence de l'emplacement des ectoparasites sur l'ensemble du corps des petits mammifères hôtes (Peraira, 1994). Ainsi, l'identification d'un modèle de distribution des ectoparasites sur le corps de leur hôte peut aider à l'identification des ectoparasites et à l'acquisition d'informations sur leurs répartitions naturelles sur leur hôte (Bittencourt & Rocha, 2002).



**Figure 5.** Photo illustrant une femelle de la tique *Ixodes ricinus* (Source : <http://www.dinosoria.com/tique.htm>).

### **I.5.2. Interactions tiques-petits mammifères**

Le système hôte-parasite illustré par les associations petits mammifères-tiques est le résultat des interactions de facteurs écologiques complexes (Morand *et al.*, 2006). Les

dynamiques des populations des tiques sont influencées par des facteurs biotiques et abiotiques des habitats dont le principal facteur est la ressource hôte, ainsi que les paramètres climatiques locales ou générales (Randolph & Storey, 1999 ; Brunner & Ostfeld, 2008). Les modèles de parasitisme des tiques sont directement influencés par les variations de la structure de la communauté de micromammifères hôtes (Krasnov *et al.*, 2007), la fréquentation des microhabitats par les hôtes (Laurance & Coan, 1987 ; Adler *et al.*, 1992), le sexe, l'âge des hôtes ainsi que par les fluctuations démographiques de ces populations hôtes. Etant donné que les espèces de tiques possèdent une capacité de déplacement très limitée (Daniels & Fish, 1990), leur distribution est fortement influencée par les distributions de leurs hôtes (Holt & Boulinier, 2005). Ainsi, les microhabitats utilisés par les tiques peuvent être mesurés indirectement à travers l'étude des microhabitats utilisés par leurs hôtes (Guerra *et al.*, 2002).

### **I.5.3. Etudes sur les tiques entreprises à Madagascar**

A Madagascar, la première étude axée sur les tiques a été entreprise par Bück (1935) sur les animaux domestiques. Plus tard, des informations additionnelles qui incluent les tiques des faunes sauvages malgaches ont été apportées (Hoogstraal, 1953). Suite à ces travaux, une clé de détermination des tiques de Madagascar a été publiée dans les années 70 décrivant 32 espèces de tiques dont sept appartenaient à la Famille des Argasidae et 25 à la Famille des Ixodidae (Uilenberg *et al.*, 1979). Dernièrement, une synthèse des données sur les tiques malgaches a été réalisée par Klompen (2003) qui a dénombré 34 espèces de tiques de Vertébrés présents à Madagascar parmi lesquelles huit sont des Argasidae et 26 des Ixodidae. Tout récemment, une nouvelle espèce (*Ixodes microgalei*) a été décrite (Apanaskevich *et al.*, 2013). Ainsi, actuellement, 35 espèces de tiques dont 30 endémiques et cinq introduites sont connues à Madagascar.

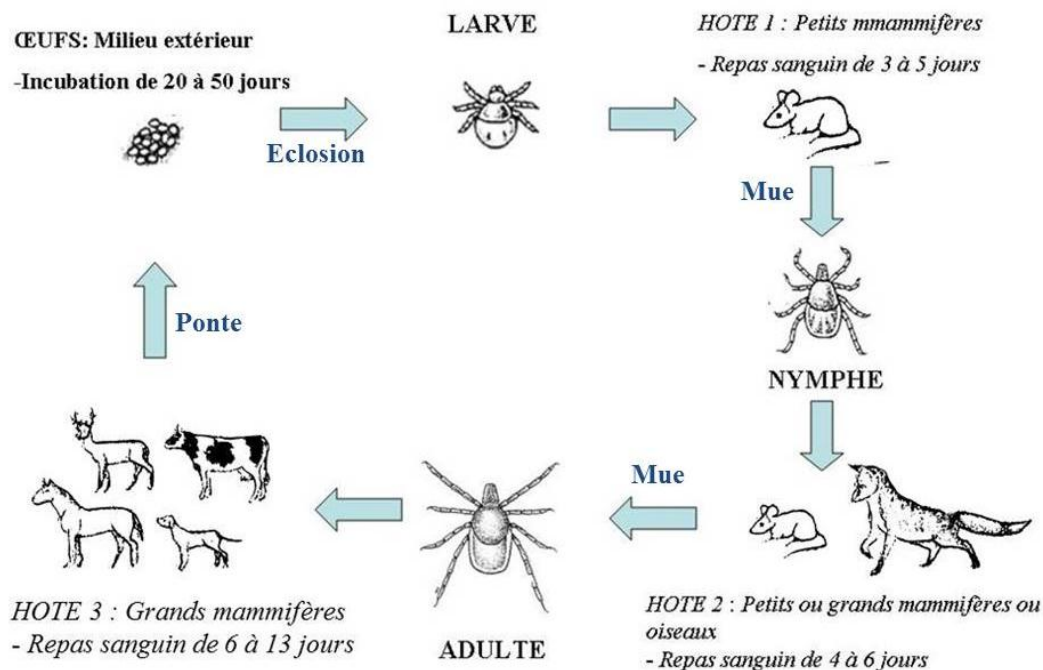
Parmi les ouvrages académiques, Randriamaherijaona (2011) présente une étude du peuplement des puces, des tiques et des acariens chez une communauté de Tenrecidae dans la forêt de Maromiza dans la partie Centre-est de Madagascar. Par la suite, une autre étude axée sur les tiques et les acariens a été réalisé mais cette fois-ci en considérant l'ensemble de la communauté micromammalienne de la Réserve Spéciale d'Ambohitantely, sur les hauts plateaux du centre (Rakotomanga, 2015). Une des particularités de ces travaux est l'analyse de la répartition spatiale de ces ectoparasites sur le corps de leur hôte petit mammifère.

#### **I.5.4. Cycle de développement des tiques et influence des paramètres environnementaux**

Les paramètres environnementaux ont des influences sur le rythme d'activité et la distribution spatiale des tiques. Afin de mieux appréhender l'importance de ces paramètres, il est essentiel de connaître le cycle de développement des tiques.

##### ***a) Cycle de développement***

Les tiques sont des ectoparasites hématophages obligatoires ou temporaires des Vertébrés avec, en général, trois hôtes différentes (même ou différentes espèces) (Walker *et al.*, 2003 ; Socolovschi *et al.*, 2008). Le cycle de développement des Ixodidae comprend quatre stades évolutifs : l'œuf, la larve, la nymphe et l'adulte. Chaque stade est séparé par un repas sanguin qui peut durer plusieurs jours et suivi d'une mue. Après l'accouplement qui s'effectue sur l'hôte pour la plupart des espèces ou au sol avant la quête de l'hôte, le mâle meurt. Les adultes mâles se nourrissent peu et brièvement, voire pas du tout (Halos, 2005). La femelle se gorge de sang pendant plusieurs jours. Une fois rassasiée, elle se détache de son hôte et cherche un endroit à l'abri du soleil pour effectuer sa ponte allant de 2 000 œufs par exemple pour *Ixodes ricinus* à plus de 23 000 œufs chez *Amblyomma nuttali* (Arthur, 1961). Les femelles meurent également après la ponte. Des larves hexapodes éclosent ainsi dans l'environnement après une période d'incubation d'environ un mois. Ces larves partent ensuite en quête de leur premier hôte pour s'y nourrir pendant quelques jours avant de se détacher pour chercher une zone de mue pour se transformer en nymphe octopode. La nymphe, à son tour, cherchera un second hôte pour prendre un repas sanguin, puis tombe de leur hôte pour subir une mue et se transformer en tique adulte qui cherchera à nouveau le troisième hôte. Ce cycle dure entre quelques mois à six ans avec une durée moyenne de deux à trois ans. Cette variation de durée dépend des conditions environnementales comme la température, l'humidité relative et la photopériode (Halos, 2005). Une représentation schématique de ce cycle de développement est fournie dans la Figure 6.



**Figure 6.** Représentation schématique du cycle de développement des tiques. Cas de *Ixodes ricinus*. D'après Bourdeau (1993a,b).

### **b) Paramètres environnementaux**

La température et l'humidité relative constituent des facteurs importants dans le maintien des populations de tiques. En effet, une humidité relative faible et des moyennes annuelles de températures journalières supérieures à 0 °C peuvent limiter le cycle de développement des tiques ainsi que leur survie (Bertrand & Wilson, 1996 ; Lindsay *et al.*, 1998 ; Ogden *et al.*, 2004, 2005 ; Rodgers *et al.*, 2007). Ces facteurs environnementaux affectent alors le rythme d'activité des ectoparasites, influençant leur capacité à trouver des hôtes (Vail & Smith, 2002). Une étude menée dans l'Illinois pendant huit ans (Jones & Kitron, 2000) a révélé que la précipitation favorise l'accroissement des populations de tiques. Des constatations similaires ont été rencontrées avec l'effet de l'humidité relative du milieu sur la vie des tiques (Subak, 2003 ; McBabe & Bunnell, 2004). A travers une expérimentation sur deux années mettant en jeu des périodes de sécheresse élevée, la précipitation ralentit significativement le cycle de développement des tiques (Jones & Kitron, 2000). Ainsi, une faible variation des conditions environnementales semble avoir moins d'influences sur les populations des tiques. Toutefois, d'autres études réalisées également à long terme et

examinant les influences des facteurs abiotiques isolés ou combinés avec d'autres facteurs tel que l'abondance des populations hôtes et la végétation ont démontré de faibles ou aucuns effets de la température et de la précipitation sur le cycle de développement des tiques (Ostfeld *et al.*, 2001, 2006 ; Schulze *et al.*, 2009).

## **I.6. OBJECTIFS ET PLAN**

Trois chapitres vont suivre afin de répondre aux buts de cette thèse. Le premier chapitre vise à analyser la diversité et l'écologie des petits mammifères du District de Moramanga en répondant aux objectifs principaux suivants :

- évaluer la richesse et la composition spécifique dans les habitats forestiers et anthropogéniques ;
- estimer l'abondance relative, les indices de diversité et les paramètres démographiques des espèces/populations dans les habitats étudiés et selon les saisons ;
- comparer la méthode d'évaluation de l'âge relatif par les caractères reproductifs avec celle des observations des critères des dents avec comme modèle *Rattus rattus* ;
- voire s'il existe une relation entre le poids des petits mammifères capturés et la taille des types de pièges standards utilisés, puis comparer le succès de capture des petits mammifères par les types de pièges standards.

Le second chapitre aborde l'approche par les isotopes stables afin d'étudier la différenciation de niche trophique chez *Rattus norvegicus* *rattus* et *Rattus* dans les types d'habitats étudiés, ainsi que certains aspects de l'écologie de ces espèces en répondant aux objectifs ci-après :

- comparer l'étendue de la niche trophique des deux espèces ;
- étudier les variations des ressources alimentaires de *Rattus rattus* dans les types habitats étudiés ;
- évaluer les déplacements éventuels de *Rattus rattus* entre les différents habitats à l'aide des signatures isotopiques.

Le dernier chapitre expose la diversité et l'écologie des tiques chez les petits mammifères des sites étudiés à travers les objectifs principaux suivants :

- évaluer la diversité des tiques dans les différents types d'habitats étudiés et les hôtes petits mammifères qu'elles fréquentent ;
- déterminer les indices de parasitisme chez ces espèces hôtes ;
- évaluer le rythme d'activité saisonnier des différents stades de développement des tiques ;
- étudier l'emplacement des tiques sur le corps de leurs hôtes.



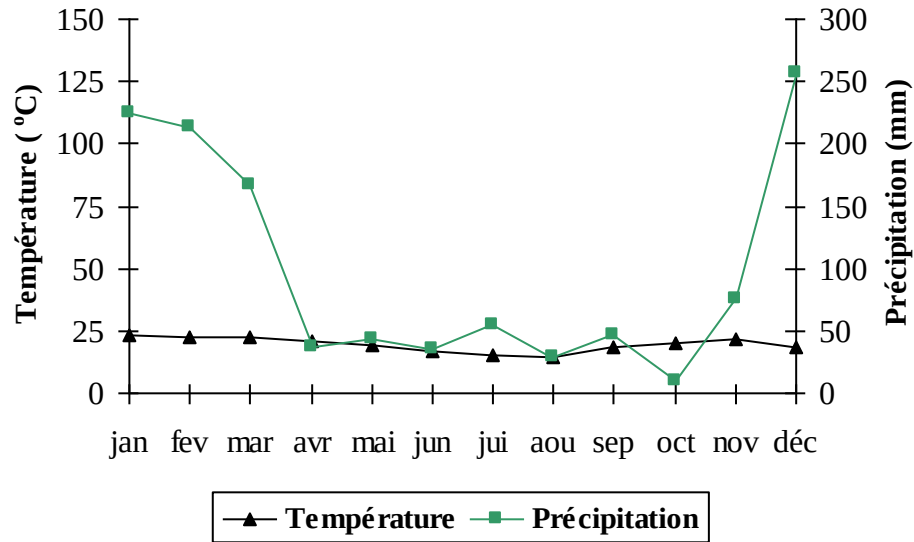
## **CHAPITRE II. ANALYSE DE LA DIVERSITE ET DE L'ECOLOGIE DES PETITS MAMMIFERES DU DISTRICT DE MORAMANGA**

### **II.1. CARACTERISTIQUES DU MILIEU D'ETUDE**

#### **II.1.1. Climatologie**

La région de Moramanga fait partie des zones soumises à un climat tropical de type humide (Koechlin *et al.*, 1974) ou climat tempéré humide dans la classification de Köppen-Geiger (Donque, 1975). D'après les données de la station météorologique de Moramanga de 1991 à 2000 (Annexe 2), cette partie de l'île reçoit environ une moyenne annuelle de 1 143 mm de pluies qui se concentrent sur près de 143 jours. Les pluies sont très abondantes entre le mois de décembre et de février, avec une moyenne maximale de 257 mm en décembre. L'abondance des pluies pendant cette période s'explique, d'une part, par la descente vers le sud de la zone de convergence intertropicale et d'autre part, par le passage des perturbations cycloniques issues de l'océan indien et/ou du canal de Mozambique. A partir du mois d'avril, les pluies diminuent et atteignent une valeur moyenne minimale de 9 mm en septembre. En général, ce régime pluviométrique est dû au contact de l'escarpement oriental avec les masses d'air chaudes provenant de la mer qui effectuent un mouvement ascendant (Donque, 1975). Ce mouvement accélère le refroidissement de l'air et précipite leur saturation. Ainsi, la présence de cet escarpement contribue à l'augmentation de la quantité de pluies qui tombent au cours de l'année dans cette partie orientale.

La température moyenne annuelle est de 19,5 °C. Les mois les plus chauds correspondent plus ou moins à ceux avec des précipitations élevées. En effet, en décembre les valeurs maximales peuvent atteindre les 32 °C. Vers le mois de juillet, la température diminue considérablement jusqu'à un niveau minimal de l'ordre de 8 °C. Selon la courbe ombrothermique du District de Moramanga de 1991 à 2000 (Figure 7), la saison des pluies, humide et chaude, commence en novembre jusqu'au mois d'avril. Les valeurs les plus faibles des précipitations se situent du mois d'avril à octobre. Cependant, la courbe des précipitations ne situent pas nettement en dessous de celle des températures pendant cette période. Néanmoins, cette période correspond relativement à la saison sèche et fraîche, durant laquelle de faibles précipitations mensuelles sont enregistrées.



**Figure 7.** Courbe ombrothermique du District de Moramanga de 1991 à 2000 (Source : Direction Générale de la Météorologie, Ampandrianomby, Antananarivo).

### II.1.2. Géologie

La Région d'Alaotra Mangoro fait partie du socle cristallin, paragneissique précambrien malgache qui est vieux de plus de 500 millions d'années, rattaché au système Androyen (Laplaine, 1950 ; Besairie, 1972). D'après Rantoanina (1962), la région de Moramanga est subdivisée en quatre groupes géologiques qui sont d'Est en l'Ouest :

- Le groupe de Beforona correspondant au système du Vohibory qui est essentiellement caractérisé par la fréquence des faciès amphiboliques (roches éruptives basiques).
- Le groupe de Manampotsy, système du graphite, qui est constitué par l'abondance des formations à graphite et sillimanite. La série de Mangoro est sans graphite et est marquée par la présence des amphiboles migmatitiques avec de nombreux bancs de migmatites granitoïdes disposés souvent en lames.
- Les roches éruptives anciennes et récentes, représentées par des roches acides (granites, pegmatites, granites migmatitiques, syénites et trachytes) et d'une importante série de roches basiques et ultrabasiques (gabbros, dolérites, basaltes, andésites et périclites).
- Au centre, il y a les formations supérieures récentes, constituées par du sable et des alluvions. Les alluvions lacustres couvrent la vaste dépression du Mangoro, et les cuirasses ferrugineuses constituant les gisements minéraux d'Ambatovy (Mandimbiharison *et al.*, 2002).

Les formations de ces quatre groupes sont altérées en sols ferralitiques typiques à horizons rouges et jaunes sur rouges sur des schistes cristallins ou des roches granitoïdes, marquant la présence d'un manteau forestier soumis à un climat tropical humide (Riquier, 1965 ; Bourgeat & Aubert, 1971).

### **II.1.3. Topographie**

La zone de Moramanga se situe sur l'escarpement oriental de Madagascar qui s'étend du Nord au Sud de l'île. Cette zone est positionnée entre deux falaises à directions Nord-Sud dont la falaise de l'Angavo à l'Ouest et la falaise Betsimisaraka à l'Est. La ville de Moramanga se présente comme une cuvette surmontée par des escarpements de montagnes. Les prospections géologiques entreprises par Rantoanina (1962) ont permis de distinguer dans la zone de Moramanga quatre formations naturelles qui sont respectivement d'Est en Ouest :

- Les collines qui sont rapprochées et déterminent entre elles des vallées encaissées. Elles sont situées directement à l'Est de Moramanga et constituent une longue bande orientée Nord-Sud dont l'altitude diminue à partir de l'Est (1100 m) vers l'Ouest (environ 950 m au contact des alluvions). Leur pente est de l'ordre de 20 degrés.

- Les plateaux qui se rencontrent dans la partie sud ainsi que la plus grande partie du centre. Ils sont également alternés par des vallées. Leur altitude diminue progressivement du sud (980 m) où les pentes des vallées peuvent atteindre 45 ° au nord (925 à 950 m) où les vallées sont très évasées et à pente faible de l'ordre de 10 degrés.

- La plaine de Mangoro, parcourue par le fleuve Mangoro, qui correspond à une vaste dépression tectonique recouverte d'alluvions fluvio-lacustres. Des collines granitiques de 900 à 950 m émergent au milieu de cette plaine.

- Le massif de l'Ifody qui est situé à l'Ouest. C'est une longue chaîne de montagnes, orientée vers le Nord, d'altitude élevée jusqu'à 1 300 m. Les pentes d'Est en Ouest y sont de l'ordre de 45 degrés.

### **II.1.4. Hydrologie**

La zone d'étude fait partie du Bassin de la Mangoro dans le versant Est de Madagascar (Chaperon *et al.*, 1993). Deux grands fleuves sillonnent cette partie : d'abord, le fleuve Mangoro situé à l'Ouest et au Sud-ouest de Moramanga ; puis, le fleuve de Vohitra, localisé au Nord-est de la ville. Ensuite, cinq principales rivières se distinguent : d'abord, Sahatandra qui est un affluent de Vohitra à l'Est de Moramanga, du côté d'Andasibe. Au Sud-est de la

ville se trouvent les rivières Antsapazana, Sahamarirana, Sandrangato et Ranomena. Ces cours d'eaux sont en général non navigables car ils sont entrecoupés par des chutes rapides. De forts débits d'eau à caractère brutal sont enregistrés pendant la saison des pluies vers le mois de décembre jusqu'au mois d'avril. Les crues sont soudaines et violentes pendant cette saison. Les maxima de débit avec une crue durable sont recensés lors des passages de dépressions tropicales ou de cyclones. En outre, l'étiage n'est pas prononcé à cause de l'inexistence d'une véritable saison sèche et la présence de couvertures végétales qui régularisent dans une certaine mesure le débit des cours d'eaux.

### **II.1.5. Végétation**

Différentes classifications ont été attribuées auparavant aux forêts naturelles de la zone étudiée (Humbert & Cours Darne, 1965 ; Cornet & Guillaumet, 1976 ; White, 1983 ; Faramalala, 1995 ; Du Puy & Moat, 1996 ; Moat & Smith 2007). Ces classifications diffèrent les unes des autres de par le fait que les descriptions fournies sont soit relativement vagues, soit relativement plus restreintes en termes de structure de la végétation ou des limitations des gammes d'altitude. Le long de cette thèse, la classification de Du Puy & Moat (1996) est retenue : « Forêt humide sempervirente de moyenne altitude (800-1800 m) ». En effet, les termes utilisés dans cette dernière englobent les caractéristiques des forêts naturelles échantillonnées et leur gamme d'altitude.

A proximité des villages situés en dehors des forêts naturelles actuelles, d'autres types de végétation sont rencontrés. Il s'agit entre autres :

- des *tavy* : c'est un terme malgache pour désigner les zones où sont pratiquées les cultures sur brûlis (Humbert, 1965). En général, ces surfaces sont destinées à la riziculture non irriguée. Le paddy est directement implanté dans le sol humifère enrichi en nutriments par les cendres provenant des végétaux brûlés. La moisson a lieu au bout de quelques mois. D'autres plantes vivrières y sont également cultivées par la même méthode comme le maïs, les lentilles et les patates douces.

- des *savoka* : c'est un terme malgache qui désigne des formations végétales secondaires au stade de régénération avancée, après la pratique du *tavy*. Il s'agit d'une pratique itinérante de culture sur brûlis. De ce fait, ces zones sont laissées à la jachère pour permettre la reconstitution de la fertilité du sol. Ainsi prennent place des peuplements de plantes endémiques pionnières et héliophiles, entre autres *Harungana madagascarensis*

(Hypericaceae) et *Aframomum angustifolium* (Zingiberaceae) mélangés à des plantes introduites envahissantes comme *Lantana camara* (Verbenaceae), constituant les *savoka* proprement dit qui sont souvent presque impénétrables. C'est une végétation généralement dense et basse, à croissance rapide. En effet, les *savoka* correspondent à la période de jachère des cultures sur brûlis. D'après la nomenclature de Moat & Smith (2007), les *savoka* correspondent à la « forêt humide dégradée » et abritent des espèces rudérales comme celles citées précédemment ou encore des buissons allogènes telles que *Clidemia hirta* (Melastomataceae) et *Erica* sp. (Ericaceae).

- des savanes : dans d'autres cas, les défrichements abandonnés laissent place à une savane composée essentiellement par des espèces d'herbes rudérales et introduites de la Famille des Poaceae comme *Eulalia villosa*, *Heteropogon contortus*, *Hyparrhenia rufa*, *Imperata cylindrica* et *Sporobolus indicus* (Moat & Smith, 2007). Les savanes sont parfois parsemées d'arbres et d'arbustes introduits tels que *Pinus* (Pinaceae) et *Eucalyptus* (Myrtaceae). L'abondance de ces espèces ligneuses détermine la qualification des savanes dans l'ordre croissant suivant : la savane herbeuse, la savane arbustive, la savane arborée et la savane boisée.

- des plantations d'*Eucalyptus* : dans cette partie orientale de Madagascar, des plantations d'*Eucalyptus* sont souvent rencontrées aux alentours des villages. Outre leur utilisation pour les reboisements, ces arbres sont notamment exploités pour la production de charbon de bois, de bois de chauffe et de bois de construction. Dans les villages situés à proximité des aires protégées, les plantations d'*Eucalyptus* constituent une des alternatives aux coupes d'arbre dans les forêts naturelles.

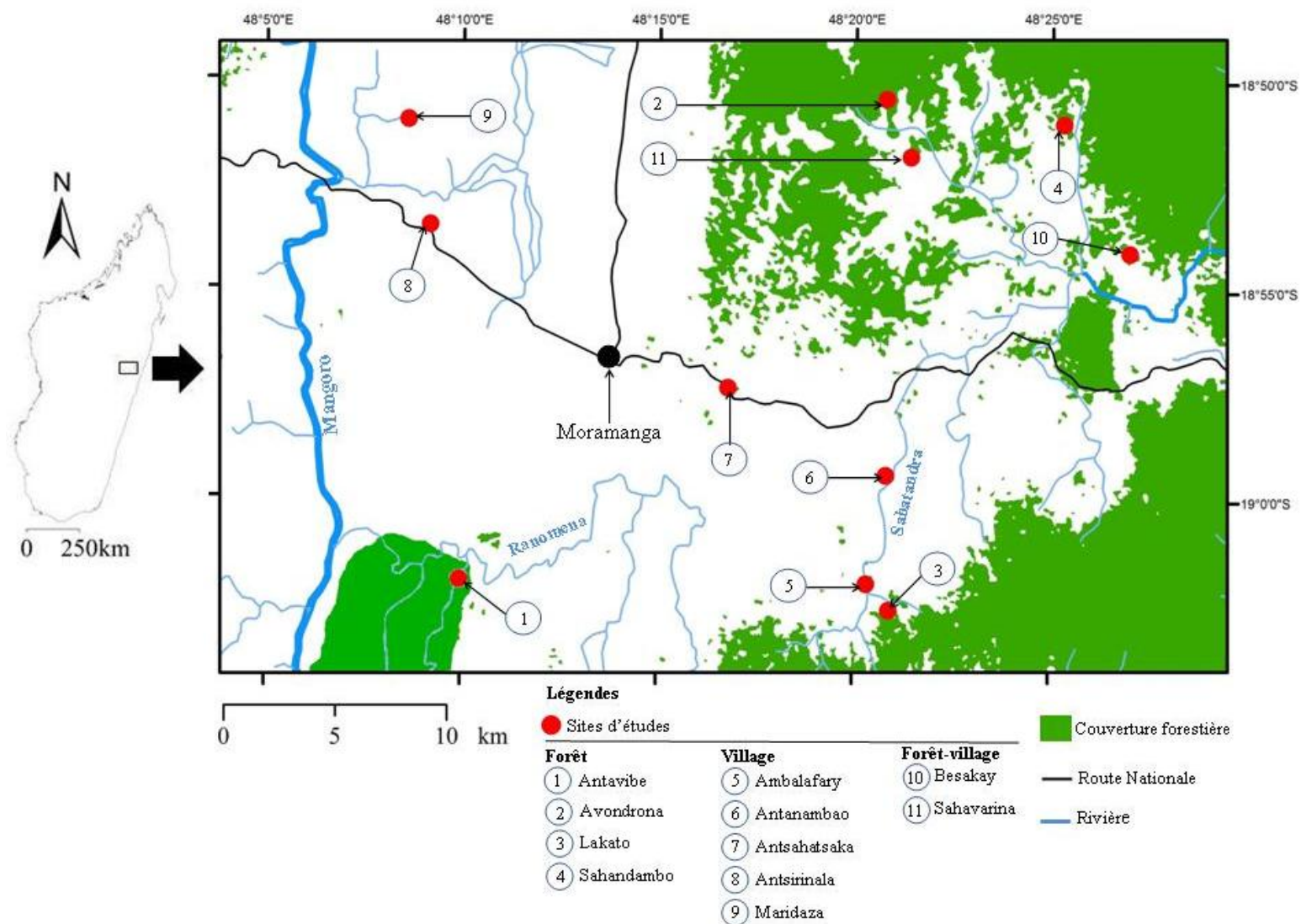
## II.2. SITES ET PERIODES D'ETUDES

Les études ont été menées dans onze sites inclus dans le District de Moramanga, Région (administrative) d'Alaotra Mangoro, situé dans la partie Centre-est de Madagascar. Moramanga est limité au Nord par le District d'Ambatondrazaka, à l'Ouest par ceux de Manjakandriana et d'Anjozorobe, au Sud par celui d'Anosibe An'Ala et à l'Est par le District de Brickaville.

Les échantillonnages ont été effectués à partir du mois de juillet 2013 jusqu'au mois de février 2015 en tenant compte de la variation saisonnière (Tableau 2). Afin de répondre aux objectifs fixés, les sites ont été répartis en trois catégories selon les types d'habitats ciblés :

- les forêts naturelles (4 sites) : Antavibe, Avondrona, Lakato et Sahandambo.
- les villages (5 sites) : Ambalafary, Antanambao, Antsahatsaka, Antsirinala et Maridaza.
- les combinaisons entre les forêts naturelles et les villages (2 sites) : Besakay et Sahavarina.

Chaque site a été exploré pendant la saison de pluie et la saison sèche, à l'exception de la forêt de Sahandambo, des villages d'Antsirinala et de Maridaza qui ont été visités pendant une seule saison. La Figure 8 fournit une carte indiquant la localisation des sites d'études à travers le District de Moramanga. Les descriptions et les coordonnées géographiques du centre de chaque site sont données dans les paragraphes suivants.



**Figure 8.** Carte de localisation des 11 sites d'études dans le District de Moramanga (Source : BD 500 FTM et Royal Botanical Gardens, Kew ; modifiée par Randriamoria, 2016).

### **II.2.1. Sites forêts naturelles**

#### **a) Antavibe -- 19°01'57,7" S, 48°09'57,6" E à 900 m**

Ce site est inclus dans la Commune Rurale d'Ambohibary, Fokontany d'Antsily et situé à 1 km à vol d'oiseau au Sud-est du village de Mangiritsiry. C'est une forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude et dégradée avec une voûte forestière allant de 10 à 14 m. La canopée est généralement semi-ouverte. Le sous-bois est bien fourni. Les lianes sont très fréquentes. La strate herbacée est fournie, discontinue et souvent formée par des plantules d'arbres et d'arbustes. Sous la canopée ouverte, il existe souvent des enchevêtrements de *Lantana camara* et des pieds de *Clidemia hirta* qui témoignent un niveau avancé de dégradation. Des clairières, dûes à des anciens défrichements, sont également trouvées à l'intérieur de la forêt. La rivière Ranomena, affluent de la Mangoro, sillonne la forêt d'Antavibe. La session de piégeage a été menée pendant la saison sèche du 26 au 30 septembre 2014, puis durant la saison des pluies du 12 au 16 février 2015.

#### **b) Avondrona -- 18°50'25,5" S, 48°20'46,7" E à 975 m**

Cette localité fait partie de la Commune Rurale d'Andasibe, Fokontany de Menalamba, situé à 4,5 km au Nord-ouest du village d'Antaniditra et à 7 km à vol d'oiseau environ au Sud-est du site minier d'Ambatovy-Moramanga. C'est une forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude et perturbée caractérisée par une canopée semi-ouverte à une hauteur de 12 à 16 m. Des émergents de plus de 20 m de hauteur sont parfois trouvés dans les vallées et les versants. Le sous-bois est bien fourni. Les lianes et *Pandanus* spp. sont fréquentes. La strate herbacée est dense par endroit. Des ruisseaux permanents et temporaires longent des affleurements rocheux à l'intérieur de la forêt. Les échantillonnages ont eu lieu pendant la saison des pluies du 21 au 25 février 2014 et durant la saison sèche du 02 au 06 août 2014.

#### **c) Lakato -- 19°02'38" S, 48°20'55" E à 1010 m**

Cette forêt est incluse dans la Commune Rurale d'Ampasimpotsy Gara, Fokontany d'Ambodiriana et situé à 1 km environ à vol d'oiseau au Sud-est du village d'Ambalafary. Le site échantillonné fait partie de la périphérie nord du grand bloc forestier de Lakato. De ce fait, dans la présente étude le site a été nommé ainsi. C'est une forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude faiblement dégradée caractérisée par une hauteur des arbres allant de 10 à 15 m de hauteur. La canopée est essentiellement semi-ouverte. Le sous-bois est abondant. Les lianes et *Pandanus* spp. sont fréquentes. La strate herbacée est fournie et discontinue. Le site



est parcouru dans sa partie Nord par la rivière d'Anivomaro dont quelques ruisseaux temporaires y affèrent pendant la saison des pluies. Le site a été visité pendant la saison sèche du 31 juillet au 04 août 2013 et durant la saison humide du 21 au 25 mars 2014.

**d) Sahandambo -- 18°50'58,8" S, 48°25'17,6" E à 1070 m**

Ce site se trouve dans la Commune Rurale d'Andasibe, Fokontany de Falierana et situé à 7,2 km à vol d'oiseau au Nord du village d'Andasibe. C'est une forêt dense humide à feuilles persistantes le long de l'année (sempervirente), de moyenne altitude et dégradée. Une grande partie de la forêt est dévastée. Cette forêt est caractérisée par des grands arbres allants de 10 à 20 m de hauteur avec une canopée semi-ouverte et un sous-bois plus ou moins dense. Le sol est couvert par des plantes herbacées et *Clidemia hirta* qui une espèce herbacée envahissante. Dans ce site, les investigations ont été menées du 14 au 18 décembre 2014 pendant la saison humide.

**II.2.2. Sites villages**

**a) Ambalafary -- 19°02'00,4" S, 48°20'20,3" E à 980 m**

Ce site est inclus dans la Commune Rurale d'Ampasimpotsy Gara, Fokontany d'Ambodiriana et situé à 1 km environ à vol d'oiseau au Sud du village d'Ambodiriana. Le village d'Ambalafary comprend une vingtaine de maisons plus ou moins rassemblées. Différents types d'habitats sont rencontrés aux alentours, à savoir : la forêt d'*Eucalyptus*, le *savoka* et la riziculture sur brûlis. Une des particularités du village est la culture du riz qui est exclusivement pratiquée sur les versants à forte pente. La rivière Sahatandra parcourt le côté Ouest du village. Les échantillonnages ont eu lieu durant la saison sèche du 05 au 09 octobre 2013 et pendant la saison humide du 12 au 16 avril 2014.

**b) Antanambao -- 18°59'24,7" S, 48°20'49,2" E à 950 m**

Cette localité est incluse dans la Commune Rurale d'Ampasimpotsy Gara, Fokontany d'Ambodiriana et situé à 2,5 km au Sud du village d'Ampasimpotsy. Antanambao est un village composé d'une vingtaine de toits très épars. Les habitats, objets des échantillonnages concernent : le *savoka*, la rizière irriguée et les mélanges de *savoka-Eucalyptus* et champ de culture. Les captures ont été menées pendant la saison humide du 25 au 29 janvier 2015.

**c) Antsahatsaka -- 18°57'20,6" S, 48°16'47,3" E à 940 m**

Ce site fait partie de la Commune Rurale d'Ampasipotsy Gara, Fokontany de Tsiazompody. Il est situé à 3,4 km à vol d'oiseau au Sud-est de Moramanga et à 6 km de

Moramanga le long de la Route Nationale 2 vers Toamasina. Le village d'Antsahatsaka est formé par une quarantaine de toits qui sont épars. Plusieurs types d'habitats sont identifiés aux environs du village : la rizière irriguée, la rizière sur brûlis, le champ de culture (manioc, maïs et fruits divers), le *savoka*, la forêt d'*Eucalyptus* et la forêt de bambous. Les études ont été menées pendant la saison sèche de l'année 2013 du 24 au 29 août et durant la saison sèche en 2014 du 25 au 29 janvier.

**d) Antsirinala -- 18°53'29,1'' S, 48°09'10'' E à 920 m**

Ce village est inclus dans la Commune Rurale d'Ambohibary, Fokontany d'Antsirinala et se trouve approximativement à 11 km à vol d'oiseau au Nord-ouest de Moramanga. Le site échantillonné comprend une dizaine de maisons très éparses. Il est caractérisé par la prédominance des savanes qui s'installent principalement sur des plaines. Les vallées sont moins encaissées. D'autres types d'habitats y sont aussi rencontrés : la rizière irriguée, le *savoka*, le buisson à *Erica* sp., le champ de culture (brèdes, citronnelles et fruits divers) et la forêt d'*Eucalyptus*. Les investigations ont eu lieu pendant la saison sèche de l'année 2013 du 13 au 17 septembre.

**e) Maridaza -- 18°50'58,7'' S, 48°08'36,0'' E à 910 m**

Ce site fait partie de la Commune Rurale d'Ambohibary, Fokontany d'Ankarahara et situé à 4,5 km au Nord-nord-est du village d'Ankarahara. Le village de Maridaza est formé par une quinzaine de toits rassemblés. Plusieurs types d'habitats sont trouvés aux environs : la savane, les plantations d'*Eucalyptus*, de *Mimosa* et *Pinus*, le champ de culture (brèdes, manioc et bananiers), le *savoka* et la rizière irriguée. Maridaza est installé sur une plaine. Les pentes des collines sont relativement faibles. Les échantillonnages ont été menés pendant la saison sèche, du 06 au 10 septembre 2014 et pendant la saison humide de 07 au 11 janvier 2015.

### **II.2.3. Sites forêts naturelles-villages**

**a) Besakay -- 18°54'04,2'' S, 48°27'00,0'' E à 985 m**

Cette localité fait partie de la Commune Rurale d'Andasibe, Fokontany d'Andasifahatelo et situé 4,7 km à vol d'oiseau au Nord-est du village d'Andasibe. Besakay est un village composé d'une dizaine de toits qui sont très éparses. Il se trouve à proximité des petits fragments de forêts naturelles qui sont encore rattachés ou non à des grands blocs forestiers. Ainsi, une variété d'habitats est rencontrée à la périphérie parmi lesquels figure la

forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude et dégradée. Cette forêt est caractérisée par une hauteur des arbres allant de 10 à 14 m. Le sous-bois est relativement clair. La strate herbacée est principalement constituée par des plantules d'arbres et d'arbustes. Les lianes sont peu nombreuses. De nombreux pieds d'arbres sont abattus par les gens pour servir de bois de construction, de chauffage ou simplement abattus pour la récolte de miels. En outre, les autres types d'habitats concernent le champ de culture (maniocs et maïs) et le *savoka*. Des collines à forte pente y sont trouvées. Les villageois ne semblent pas pratiquer la riziculture dans cette localité ou au moins dans les environs immédiats. Les investigations ont été effectuées à trois reprises : pendant la saison sèche du 06 au 10 juillet 2013 et du 21 au 25 août 2014 et durant la saison humide du 12 au 16 janvier 2014.

**b) Sahavarina -- 18°51'48,3" S, 48°21'23,9" E à 925 m**

Cette localité est incluse dans la Commune Rurale d'Andasibe, Fokontany de Menalamba. Le site d'étude se trouve à 1,5 km au Nord du village de Sahavarina proprement dit. Ce village est formé par une trentaine de maisons plus ou moins éparses. Il se trouve sur une plaine entourée de rizières irriguées qui constituent la majorité des habitats qui y sont rencontrés. Sur les collines à pente faible sont rencontrées des formations buissonnantes dominées par *Erica* et des plantations de bananiers et de canne à sucre. Deux blocs de forêts naturelles se trouvent à proximité du village dont le premier se trouve à près de 200 m et le second à 500 m environ à vol d'oiseau. Ce sont des forêts denses humides sempervirentes de moyenne altitude et hautement dégradée dû aux coupes des arbres pour bois de construction et de chauffage. Ces blocs forestiers sont caractérisés par une hauteur des arbres allant de 10 à 14 m. La canopée est généralement ouverte. Le sous-bois est abondant et dense. Les lianes sont rares. La strate herbacée est fournie et constituée principalement par des plantules d'arbres et d'arbustes. Les études ont été menées en 2014 du 07 au 11 mars pendant la saison humide et du 17 au 21 juillet durant la saison sèche.

**Tableau 2.** Liste des sites et des périodes d'études.

| TYPE DE SITE               | NOM DU SITE  | PERIODE DE VISITE          | COMMUNE RURALE    | FOKONTANY      | LATITUDE SUD | LONGITUDE EST | ALTITUDE (m) |
|----------------------------|--------------|----------------------------|-------------------|----------------|--------------|---------------|--------------|
| FORET NATURELLE            | Antavibe     | 26 au 30 septembre 2014    | Ambohibary        | Antsily        | 19°01'57,7"  | 48°09'57,6"   | 900          |
|                            |              | 12 au 16 février 2015      |                   |                |              |               |              |
|                            | Avondrona    | 21 au 25 février 2014      | Andasibe          | Menalamba      | 18°50'25,5"  | 48°20'46,7"   | 975          |
|                            |              | 02 au 06 août 2014         |                   |                |              |               |              |
|                            | Lakato       | 31 juillet au 04 août 2013 | Ampasimpotsy Gara | Ambodiriana    | 19°02'38,0"  | 48°20'55"     | 1010         |
|                            |              | 21 au 25 mars 2014         |                   |                |              |               |              |
|                            | Sahandambo   | 14 au 18 décembre 2014     | Andasibe          | Mahatsara      | 18°50'58,8"  | 48°25'17,6"   | 1070         |
| VILLAGE                    | Ambalafary   | 05 au 09 octobre 2013      | Ampasimpotsy Gara | Ambodiriana    | 19°02'00,4"  | 48°20'20,3"   | 980          |
|                            |              | 12 au 16 avril 2014        |                   |                |              |               |              |
|                            | Antanambao   | 25 au 29 janvier 2015      | Ampasimpotsy Gara | Ambodiriana    | 18°59'24,7'  | 48°20'49,2"   | 950          |
|                            | Antsahatsaka | 24 au 28 août 2013         | Ampasimpotsy Gara | Tsiazompody    | 18°57'20,6"  | 48°16'47,3"   | 940          |
|                            |              | 25 au 29 janvier 2014      |                   |                |              |               |              |
|                            | Antsirinala  | 13 au 17 septembre 2013    | Ambohibary        | Antsirinala    | 18°53'29,1"  | 48°09'10"     | 920          |
| FORET NATURELLE ET VILLAGE | Besakay      | 06 au 10 septembre 2014    | Ambohibary        | Ankarahara     | 18°50'58,7"  | 48°08'36,0"   | 910          |
|                            |              | 07 au 11 janvier 2015      |                   |                |              |               |              |
|                            |              |                            |                   |                |              |               |              |
|                            | Sahavarina   | 6 au 10 juillet 2013       | Andasibe          | Andasifahatelo | 18°54'4,2"   | 48°27'00,0"   | 985          |
|                            |              | 12 au 16 janvier 2014      |                   |                |              |               |              |
|                            |              | 21 au 25 août 2014         |                   |                |              |               |              |
|                            | Sahavarina   | 07 au 11 mars 2014         | Andasibe          | Menalamba      | 18°51'48,3"  | 48°21'23,9"   | 925          |
|                            |              | 17 au 21 juillet 2014      |                   |                |              |               |              |

## II. 3. CLASSIFICATION DES ESPECES ETUDIEES

La faune des petits mammifères non volants de Madagascar est composée de trois Ordres : Afrosoricida, Soricomorpha et Rodentia. Des descriptions de chaque Ordre avec les travaux des auteurs pris comme référence sont fournies dans les paragraphes suivants.

### II.3.1. Afrosoricida

CLASSE : MAMMALIA  
ORDRE : AFROSORICIDA  
FAMILLE : TENRECIDAE  
SOUS-FAMILLE : GEOGALINAE  
ORYZORICTINAE  
TENRECINAE

A Madagascar, cet ordre est représenté par une seule famille : Tenrecidae (Bronner & Jenkins, 2005). Elle regroupe 32 espèces (Soarimalala & Goodman, 2011) de petits mammifères qui sont essentiellement insectivores et qui constituent une radiation monophylétique, endémique de l'île (Olson & Goodman, 2003). Les Tenrecidae de Madagascar sont composés de trois Sous-famille dont Geogalinae, Oryzorictinae et Tenrecinae.

La Sous-famille des Geogalinae est monospécifique et représentée par *Geogale aurita*. C'est une espèce rencontrée dans les régions sèches du Sud-ouest de Madagascar (Goodman *et al.*, 2008).

La Sous-famille des Oryzorictinae regroupe 26 espèces (Soarimalala & Goodman, 2011). Elle comporte trois genres, à savoir *Limnogale* (une espèce), *Microgale* (23 espèces) et *Oryzorictes* (deux espèces).

La Sous-famille des Tenrecinae rassemble les tenrecs à épines. Elle renferme cinq espèces : *Echinops telfairi*, *Hemicentetes nigriceps*, *Hemicentetes semispinosus*, *Setifer setosus* et *Tenrec ecaudatus*.

### II.3.2. Soricomorpha

CLASSE : MAMMALIA  
ORDRE : SORICOMORPHA  
FAMILLE : SORICIDAE  
SOUS-FAMILLE : CROCIDURINAE

A Madagascar, cet ordre regroupe les musaraignes qui appartiennent à la Famille des Soricidae. Cette famille est représentée dans la Grande île par deux espèces introduites (allochtones), *Suncus etruscus* et *Suncus murinus* (Omar *et al.*, 2011 ; Soarimalala & Goodman, 2011). Elles se nourrissent principalement d'invertébrés.

### **II.3.3. Rodentia**

CLASSE : MAMMALIA  
ORDRE : RODENTIA  
FAMILLE : NESOMYIDAE  
SOUS-FAMILLE : NESOMYINAE  
et  
FAMILLE : MURIDAE  
SOUS-FAMILLE : MURINAE

L'Ordre des Rodentia, appelé communément rongeurs, à Madagascar comprend deux familles. D'abord, la Famille des Nesomyidae, représentée par la Sous-famille des Nesomyinae et qui englobe tous les rongeurs endémiques de Madagascar d'après une révision de la classification des mammifères (Jansa & Carleton, 2003b ; Musser & Carleton, 2005). Cette Sous-famille regroupe, au total, 27 espèces incluses dans neuf genres : *Brachytarsomys*, *Brachyuromys*, *Eliurus*, *Gymnuromys*, *Hypogeomys*, *Macrotarsomys*, *Monticolomys*, *Nesomys* et *Voalavo*. Ensuite, la Famille des Muridae, représentée par la Sous-famille des Murinae, qui regroupe trois espèces dans la Grande île : *Mus musculus*, *Rattus norvegicus* et *Rattus rattus*. Ce sont tous des rongeurs introduits sur l'île (Soarimalala & Goodman, 2011). Les Rodentia sont principalement granivores et frugivores.

### **II.4. METHODES DE CAPTURES DES PETITS MAMMIFERES**

Deux méthodes de piégeage ont été appliquées : les trous-pièges et les pièges standards. Ce sont des techniques complémentaires pour inventorier les communautés de petits mammifères non volants (Bury & Corn, 1987 ; Kalko & Handley, 1993 ; Mitchell *et al.*, 1993) et utilisées par plusieurs chercheurs à Madagascar depuis plus d'une vingtaine d'années (ex. Goodman & Ganzhorn, 1994 ; Stephenson, 1995 ; Rakotondraparany & Medard, 2005 ; Soarimalala, 2007, 2008). 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 ainsi que pour estimer, entre autres, le mode d'exploitation des habitats par les espèces de petits mammifères.

#### **II.4.1. Méthode des trous-pièges ou « pit-fall »**

Cette méthode consiste à enfoncer des seaux en plastique dans le sol tous les 10 m jusqu'à leur bord supérieur, le long d'une ligne de 100 m. Chaque ligne comporte ainsi 11 seaux qui présentent chacun une capacité de 15 l (275 mm de profondeur, 290 mm de diamètre à l'ouverture et 220 mm de diamètre au fond). Une bande en plastique noir de 0,5 m de hauteur est dressée verticalement, à l'aide de piquets, le long de la ligne et passe par le centre de chaque seau. Ce qui constitue une sorte de barrière. La base de cette bande plastique, environ 10 cm, est étalée horizontalement à la surface du sol, puis recouverte de litières et d'autres débris organiques pour la dissimuler. La barrière sert à empêcher les animaux de passer d'un côté à l'autre de la ligne et permet ainsi de les guider vers les seaux. Le fond de chaque seau est percé de plusieurs petits trous pour faire écouler l'eau emmagasinée en cas de pluie, ce qui évite la noyade des animaux. Ce système de piégeage passif n'utilise pas d'appât. 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. Une illustration de ce type de piégeage est fournie dans la Figure 9.

Les trous-pièges conviennent aux Soricomorpha et aux Afrosoricida. En effet, ce système constitue une excellente méthode pour déterminer la diversité des Afrosoricida, spécifiquement les Tenrecidae, vivant dans les forêts humides (Goodman *et al.*, 1999 ; Goodman & Rakotondravony, 2000).



**Figure 9.** Illustrations de trous-pièges installés dans une forêt (Source : Randriamoria, 2014).

#### II.4.2. Méthode des pièges standards

Les pièges standards comprennent : les pièges « BTS » (de dimension 30 x 10 x 10 cm), les pièges « National » (de dimension 39,2 x 12,3 x 12,3 cm) et les pièges « Sherman » (de dimension 22,5 x 8,6 x 7,4 cm). Une illustration de chacun de ces types de pièges est donnée dans la Figure 10. Ils sont utilisés pour capturer les animaux vivants et principalement destinés aux rongeurs. Dans chaque habitat, 120 pièges répartis dans 10 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. En effet, ces dernières fréquentent également le sol. Ainsi, 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.



a) Piège BTS

b) Piège National

c) Piège Sherman

**Figure 10.** Illustration des trois types de pièges standards utilisés dans cette étude (Source : Randriamoria, 2014).



## II.5. HABITATS ECHANTILLONNES

En se basant sur des photos satellitaires, chaque site a été délimité, à l'aide de cartographie, à un carré de 700 x 700 m de côtés, dans lequel les lignes de piégeage ont été reparties. Les coordonnées géographiques des lignes de piégeage ont été enregistrées avec un GPS pour permettre de réinstaller ultérieurement les mêmes lignes aux mêmes emplacements pendant les différentes saisons d'échantillonnage.

### II.5.1. Trous-pièges

#### a) Sites forêts naturelles

Dans les sites forestiers, trois lignes de trous-pièges ont été respectivement installées dans une vallée, sur un versant et sur une crête.

#### b) Sites villages

Dans chaque site de village, trois lignes de trous-pièges ont été mises en place dans les différents types d'habitats. Les descriptions de ces habitats sont fournies ci-dessous. Des photos illustrant les habitats types échantillonnés sont donnés dans la Figure 11.

##### b.1) Ambalafary

**Trous-pièges 1.** La ligne est installée dans une vallée, dans un *savoka* dominé par des *Psiadia altissima* et des *Helichrysum mutisiaefolium* allant de 2 à 3 m de hauteur et qui sont des plantes endémiques. La strate herbacée est dense et mélangée avec des pieds de *Clidemia hirta* (plante introduite). Pendant la saison humide, des goyaviers de Chine, *Psidium cattleianum* (plante introduite) arborent des fruits mûrs. Le sol est recouvert par des feuilles sèches de ces arbustes et buissons.

**Trous-pièges 2.** La ligne se situe sur un versant, dans un *savoka* dominé par des *Helichrysum mutisiaefolium* d'environ 2 m de hauteur. La strate herbacée est dense et dominée par des fougères jusqu'à 1 m de hauteur. Le sol est recouvert par des feuilles sèches des arbustes et des buissons.

**Trous-pièges 3.** Les trous-pièges ont été installés sur un versant, dans une plantation d'*Eucalyptus* de 4 m de hauteur en moyenne. La strate herbacée est clairsemée avec quelques pieds de *Lantana camara* par endroit. Le sol est recouvert des feuilles sèches d'*Eucalyptus* de manière discontinue.

### **b.2) Antanambao**

**Trous-pièges 1.** La ligne de trous-pièges a été installée sur un versant, dans une plantation d'*Eucalyptus* allant de 2 à 4 m de hauteur. Des pieds d'*Erica* d'environ 1,5 m de hauteur sont rencontrés à la périphérie de la plantation. Le sol est recouvert de feuilles sèches d'*Eucalyptus* de façon discontinue. Des zones de fabrication de charbon de bois sont trouvées aux alentours durant les descentes sur terrain.

**Trous-pièges 2.** La ligne a été mise en place dans une vallée dominée par une formation continue d'herbacées d'environ 0,2 m de hauteur le long de rizières irriguées à jeunes plants de riz. Des bananiers avec des jeunes fruits sont trouvés le long de la ligne. Les derniers seaux sont situés près d'une plantation de maniocs mélangée avec des buissons d'environ 1,5 m de hauteur.

**Trous-pièges 3.** Cette ligne a été installée dans une vallée. L'habitat est caractérisé par des amas de graminées et des herbacées d'environ 1 m de hauteur et continus. La ligne se trouvait près dans une plantation de canne à sucre d'environ 2 m de hauteur et qui sont abondants avec des bananiers à jeunes fruits par endroit.

### **b.3) Antsahatsaka**

**Trous-pièges 1.** La ligne a été installée sur un versant, dans une plantation d'*Eucalyptus* allant de 2 à 5 m de hauteur. Des buissons sont rencontrés par endroit. La strate herbacée est pauvre. Le sol est recouvert partiellement de feuilles sèches d'*Eucalyptus* de façon discontinue. Des signes de fabrication de charbon de bois ont été observés pendant les études sur terrain.

**Trous-pièges 2.** La ligne de trous-pièges a été mise en place le long de rizières et d'un canal d'irrigation de 0,8 m de large environ, dans une formation d'herbacées et de graminées de plus ou moins 0,6 m de hauteur. Pendant la saison humide, les plants de riz étaient en voie de pousser des graines alors que durant la saison sèche, les plants étaient déjà coupés à cause de la récolte.

**Trous-pièges 3.** Cette ligne a été installée sur un versant, dans une zone de plantation d'ananas (sans fruits pendant la saison sèche) et de maïs (avec quelques gousses restants pendant la saison sèche). Des pieds de maniocs sont trouvés par endroit. La ligne se trouvait près d'une plantation d'*Eucalyptus* de 4 m de hauteur environ. Durant la saison humide, des plants abondants de grenadilles avec des fruits parcouraient le sol.

#### **b.4) Antsirinala**

**Trous-pièges 1.** La ligne est installée dans une plaine, dans une plantation d'*Eucalyptus* allant de 2 à 4 m de hauteur environ. La strate herbacée et clairsemée avec quelques buissons rencontrés par endroit. Le sol est recouvert des feuilles sèches d'*Eucalyptus* de manière discontinue. Cette plantation d'*Eucalyptus* est destinée à l'exploitation et de fabrication des charbons de bois, faits observés dans la partie périphérique de la plantation durant les études sur terrain.

**Trous-pièges 2.** Les trous-pièges sont mis en place sur un versant, dans un milieu ouvert dominé essentiellement par des *Erica* qui forment une strate herbacée dense et des buissons comme *Acacia* par endroit. Le sol est relativement nu avec des feuilles sèches amassées par endroit. Les seaux sont situés entre 1 à 3 m de rizières.

**Trous-pièges 3.** Cette ligne est installée sur un versant, dans un milieu ouvert qui se rapproche relativement d'une savane boisée. En effet, les graminées sont moins fournies avec des pieds épars de *Pinus* de 6 à 10 m de hauteur. Le sol est couvert de verticilles secs de graminées.

#### **b.5) Maridaza**

**Trous-pièges 1.** La ligne a été installée sur un versant, dans un *savoka* dominé par des *Psiadia altissima* de 2,0 à 2,4 m de hauteur et des graminées de 1,0 m de hauteur en moyenne qui dominent la strate herbacée. Le sol est recouvert par endroit des feuilles mortes. La ligne se trouvait près d'une savane qui ne présentait aucun arbuste ni buisson.

**Trous-pièges 2.** Les trous-pièges ont été mises en place dans un *savoka* caractérisé par des formations denses des herbacées de 1 m de hauteur en moyenne avec des pieds de *Psidium guajava* de 1,0 à 1,5 m de hauteur et sans fruits. Les seaux sont situés entre 2 à 5 m directement à partir des rizières à plants de riz déjà récoltés.

**Trous-pièges 3.** La ligne de trous-pièges a été installée dans une plaine, dans une plantation de *Mimosa* de 2 m de hauteur en général dont les pieds sont espacés de moins de 1 m. Les pieds étaient encore stériles. Des pieds de *Pinus* de 2 à 6 m de hauteur sont rencontrés par endroit. La strate herbacée est fournie et formée par des herbes vertes qui sont remplacées progressivement par des graminées sèches à partir du seau 9 jusqu'au seau 11. Des pieds de *Lantana camara* de 1,0 à 1,5 m de hauteur environ sont trouvés par endroit.

### **c) Sites forêts naturelles-villages**

Dans les sites où les villages et les forêts naturelles ont été combinés, une ligne de trous-pièges a été installée dans une forêt naturelle. Les deux autres lignes ont été posées dans d'autres habitats aux alentours des villages.

#### **c.1) Besakay**

**Trous-pièges 1.** La ligne de trous-pièges a été installée sur un versant, le long d'une plantation de manioc, dépourvus de feuilles pendant la saison sèche. Pendant la saison humide, des plants de maïs en cours de fructification s'y sont ajoutés. Le sol est quasi-nu. Les seaux sont situés entre 5 (seau 1) à 40 m (seau 11) de la lisière d'un bloc de forêt naturelle dégradée.

**Trous-pièges 2.** La ligne a été installée dans un *savoka* dominé par des fougères de 1,0 à 1,5 m de hauteur environ, des herbacées et des graminées. Des pieds de *Psidium cattleyanum* sans fruits sont également rencontrés le long de la ligne, de même que des *Psiadia altissima* et des *Harungana*. Le sol est recouvert par endroit de feuilles sèches de fougères et des herbacées. La ligne se trouvait sur une crête.

**Trous-pièges 3.** L'habitat est une forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude et hautement dégradée. Les arbres ont une hauteur allant de 10 à 12 m environ avec une canopée qui est majoritairement ouverte. Le sous-bois est abondant et dense. La strate herbacée est fournie et discontinue. Les lianes sont rares. Les zones d'exploitation et de confection de bois de construction sont fréquentes. La ligne de trous-pièges est située sur un versant.

#### **c.2) Sahavarina**

**Trous-pièges 1.** La ligne de trous-pièges est installée dans une forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude et dégradée, dû à l'exploitation des arbres pour bois de chauffage et de construction. La canopée est généralement semi-ouverte avec une hauteur des arbres allant de 10 à 14 m. Le sous-bois est dense. Les lianes sont peu abondantes. La strate herbacée est bien fournie. Les pieds de *Pandanus* sont fréquents. La ligne se situe dans une crête.

**Trous-pièges 2.** L'habitat correspond à un *savoka* sur une zone de plantation de cannes à sucre et de bananiers dans une vallée. La strate herbacée est dominée par des fougères. Des *Bidens bipinnata* (plante introduite de la famille des Asteraceae) de 1,5 m de hauteur sont abondants le long de la ligne. Le sol est recouvert par endroit des feuilles sèches des arbustes comme *Harungana* par endroit. Tous les seaux situés entre 1 à 6 m d'un canal d'irrigation

d'eau et des rizières dont les plants de riz étaient en voie de former des graines pendant la saison humide et récoltés durant la descente pendant la saison sèche.

**Trous-pièges 3.** La ligne est mise en place sur un versant, dans un amas de buissons dominé par des *Erica* de l'ordre de 1 m de hauteur environ avec une allure dense. Vers le début de la ligne de trous-pièges, le sol est couvert de lichens par endroit alors que vers la fin, le sol est couvert de feuilles sèches d'*Eucalyptus* et de *Pinus* qui poussent dans les environs.



a) Trous-pièges installés dans un savoka le long d'une plantation de bananiers et de canne à sucre à Sahavarina.



b) Trous-pièges installés dans une plantation d'*Eucalyptus* à Antanambao.

**Figure 11.** Illustrations de lignes de trous-pièges installés dans les habitats villageois.

## II.5.2. Pièges standards

### a) Sites forêts naturelles

Dans les forêts naturelles, les 10 lignes de pièges standards ont été réparties dans les différents types d'habitats disponibles tels que le long des cours d'eaux et selon la topographie (vallée, versant, crête). Les détails sur l'emplacement et la numérotation des pièges sont fournis en Annexe 3.

### b) Sites villages

Dix lignes de pièges standards ont été réparties dans chaque site villageois, dans les différents types d'habitats identifiés à savoir : les champs agricoles (bananiers, bibassier, canne à sucre, maniocs, maïs), les plantations de bambous, les plantations d'*Eucalyptus* et de *Pinus*, la riziculture, la savane et le savoka. Dans chaque site, seuls quelques types de ces habitats sont trouvés. En général, le type d'habitat reste peu changé entre deux saisons

d'échantillonnages. Les détails sur l'emplacement et la numérotation des pièges sont donnés en Annexe 4.

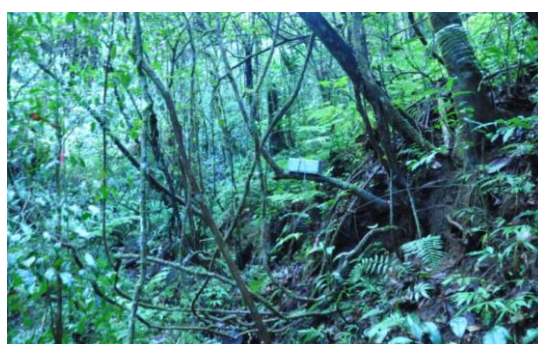
### ***c) Sites forêts naturelles-villages***

Dans les villages à proximité de blocs de forêts naturelles, les 10 lignes de pièges standards ont été réparties à la fois dans les habitats villageois et les habitats forestiers. Les détails sur l'emplacement et la numérotation des pièges sont fournis en Annexe 5.

La Figure 12 fournit des illustrations des habitats typiques échantillonnés dans les villages et les forêts.



a) Piège standard installé au sol le long d'une rizière à Sahavarina.



b) Piège standard installé sur une liane dans la forêt d'Avondrona.

**Figure 12.** Illustrations des pièges standards installés en milieux villageois et forestiers.

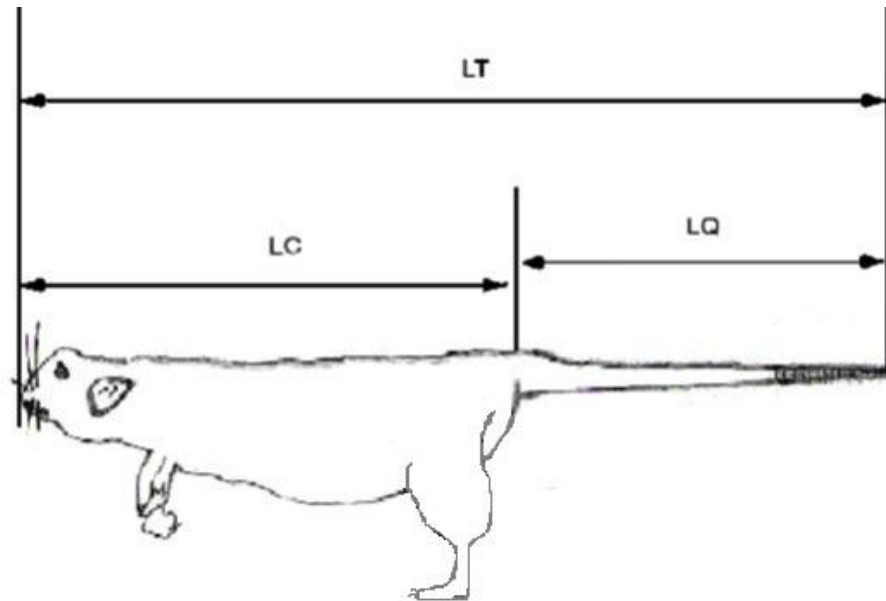
## **II.6. DONNEES RECOLTEES**

### **II.6.1. Mensuration et pesage**

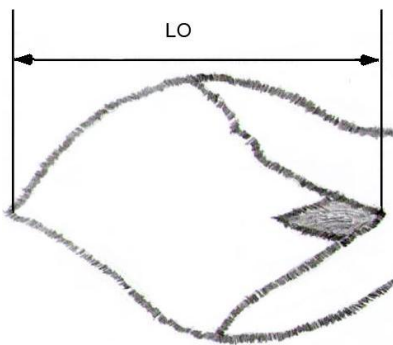
Chaque animal capturé est soumis à une série de mensurations morphologiques externes en utilisant une règle double décimètre en plastique plus ou moins souple. Ces mensurations (Figure 13) sont exprimées en mm (à 0,5 mm près) et elles comprennent :

- la longueur totale (LT) : elle indique la longueur de l'extrémité antérieure du museau jusqu'à la dernière vertèbre caudale,
- la longueur de la tête et du corps (LC) : elle correspond à l'écart entre la pointe du museau et l'extrémité proximale de la queue, soit au niveau du bord postérieur de l'orifice cloacal,

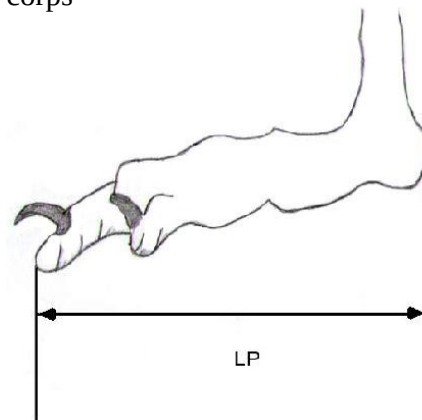
- la longueur de la queue (LQ) : elle correspond à la longueur des vertèbres caudales à partir de l'ouverture du cloaque jusqu'à l'extrémité de la queue,
- la longueur du pied sans les griffes (LP) : elle indique la distance entre le talon de l'animal et l'extrémité distale du tarse, sans les griffes,
- la longueur de l'oreille (LO) : elle correspond à la hauteur de l'échancrure à l'extrémité distale de l'oreille.



a) Longueurs externes du corps



b) Longueur externe de l'oreille (LO) en vue de face)



c) Longueur externe de la patte sans griffe (LP)

**Figure 13.** Technique de mensuration de la morphologie externe d'un petit mammifère. LT : longueur totale ; LC : longueur de la tête-corps ; LQ : longueur de la queue ; LO : longueur d'une oreille ; LP : longueur d'une patte.

Par la suite, le poids, exprimé en gramme, de chaque animal est pris à l'aide d'une balance de précision de marque « Pesola ». Ces différentes mesures externes constituent un des paramètres principaux utilisés pour l'identification des espèces (Soarimalala & Goodman, 2011). Le sexe et la classe d'âge de chaque animal sont déterminés à partir des observations du développement des organes génitaux et des caractères reproductifs (Annexe 6).

#### **II.6.2. Spécimens de référence**

Dans chaque station d'échantillonnage, au maximum deux individus par espèce endémique et dix individus par espèce introduite sont collectés pour servir de spécimens muséologiques et pour l'identification définitive des individus d'après les Autorisations 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.

Les spécimens sont préparés de deux manières. La première consiste à conserver les spécimens sous forme de peaux par empaillage ou de cadavres entiers dans du formol à 12,5 %. Ces derniers sont conservés au moins pendant cinq jours dans cette solution avant d'être nettoyés à l'eau durant trois jours pour éliminer le formol à l'intérieur de leur corps. Puis, la conservation définitive s'effectue dans de l'éthanol à 70 %. La deuxième technique consiste à conserver d'abord le squelette entier ou le crâne dans de l'éthanol à 70 %. Une fois arrivés au laboratoire, ces échantillons sont laissés nettoyés par des coléoptères du genre *Dermestes* qui se nourrissent de la chair jusqu'à ce qu'il ne reste plus que les os. Puis, les squelettes entiers et les os crâniens sont introduits dans un congélateur pendant 48 h afin de tuer les œufs ainsi que les larves des coléoptères et par la suite immergés dans de l'ammoniac à 10 % pendant environ 10 h. L'ammoniac possède une action dégraissante. Enfin, les os sont rincés à l'eau, nettoyés une dernière fois et séchés. Chaque spécimen est étiqueté, catalogué avec les informations qui le concernent et déposé à la salle de collection du Département de Biologie Animale de l'Université d'Antananarivo. Des échantillons de tissus musculaires sont collectés sur les spécimens. Ces morceaux de tissus sont conservés dans des tubes de 1,0 ou 1,8 ml contenant de l'EDTA (acide éthylène-diamine-tetra-acétique) et serviront pour d'éventuelles analyses moléculaires.



### **II.6.3. Identification des spécimens**

Au cours de ces deux dernières décennies, la taxonomie des petits mammifères endémiques de Madagascar a fait l'objet de révisions à plusieurs reprises, suite aux nouveaux matériels biologiques rassemblés lors des expéditions sur terrain (ex. Carleton *et al.*, 2001 ; Omar *et al.*, 2011). Soarimalala & Goodman (2011) ont fourni une compilation et une mise à jour de ces bases de données dans un ouvrage. D'autres publications ont été également consultées, entre autres Carleton & Schmidt (1990), Goodman & Carleton (1996, 1998) pour les rongeurs, MacPhee (1987) et Olson *et al.* (2004) pour les Tenrecidae, spécifiquement du genre *Microgale*. D'autre part, les spécimens muséologiques du Département de Biologie Animale de l'Université d'Antananarivo ont été également utilisés comme référence pour comparaison avec les spécimens nouvellement collectés dans la présente étude.

### **II.6.4. Comparaison de l'âge relatif basé sur les caractères reproductifs et dentaires chez *Rattus rattus***

Cette approche consiste à comparer l'âge relatif de *Rattus rattus* qui a été déduit par deux approches différentes : l'examen des caractères reproductifs et l'examen des caractères dentaires. La première est utilisée pour toutes les espèces capturées dans cette étude alors que la seconde est uniquement appliquée pour *Rattus rattus*. L'espèce est prise comme modèle car elle est bien connue dans la grande majorité des types d'habitats sur lesquels cette thèse s'intéresse (Soarimalala & Goodman, 2011) et que plus de spécimens seraient alors disponibles. En outre, la technique de détermination de l'âge relatif par les critères dentaires est mieux connue chez *Rattus*. Ainsi, cette étude constitue une opportunité pour aborder cette approche car :

- des spécimens, avec des effectifs plus élevés, seraient alors collectés à la fois dans les habitats naturels et anthropogéniques ;
- elle est encore peu exploitée pour les petits mammifères de Madagascar ;
- elle permettrait de fournir d'amples informations sur la biologie de *Rattus rattus* ;
- elle pourrait servir de base pour tous autres études ultérieures en termes de biologie de reproduction sur la même espèce ou les autres espèces de micromammifères de Madagascar.

Le but est de connaître si les classifications d'âge relatif en fonction des critères reproductifs et dentaires concordent ou non. Dans un premier temps, le stade reproductif des individus de *Rattus rattus* pris comme référence est identifié à partir de leur critère reproductif (Annexe 6). Ensuite, ce stade est une deuxième fois évalué à partir des critères dentaires. Cette classification qui repose les critères dentaires (des molaires) s'appuient sur les travaux de Strecker *et al.* (1962) et se résume comme suit :

- juvénile : troisième molaire non sortie ou en train de sortir et n'est pas située au même niveau que deux autres molaires ;
- sub-adulte : troisième molaire sortie et non érodée ;
- adulte : toutes les molaires sont sorties et érodées.

## II.7. ANALYSE DES DONNEES

### II.7.1. Analyse de la structure des communautés de petits mammifères

#### a) *Abondance relative*

L'abondance relative qui est obtenue par le taux de capture est calculée pour chaque groupe de petits mammifères. Pour les Rodentia, c'est le nombre de nuits-pièges des pièges standards qui est principalement considéré tandis que c'est le nombre de nuits-trous-pièges qui est pris en compte pour les Afrosoricida et les Soricomorpha. 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.

#### b) *Diversité spécifique*

L'indice de Shannon-Weaver  $H'$  (Magurran, 1988) est utilisé pour estimer la diversité spécifique. La diversité spécifique exprime la structure d'une communauté. Cet indice considère à la fois la présence ou l'absence des espèces dans le milieu et l'abondance relative de chaque espèce. Autrement dit, il permet de décrire en même temps la richesse spécifique et

la régularité du peuplement. Un peuplement est de forte diversité (ou plus diversifié), c'est-à-dire  $H'$  élevé, s'il renferme une majorité d'espèces bien représentées, si non, il est appelé peuplement d'espèces rares. Elle est calculée selon la formule :

$$H' = - \sum_{i=1}^S (ni/N) \log (ni/N)$$

Avec  $H'$  : Indice de diversité spécifique,

$ni$  : Effectif de l'espèce  $i$ ,

$N$  : Effectif total des individus recensés.

### ***c) Equitabilité***

L'équitabilité est fonction de la diversité. C'est le rapport de la distribution du nombre d'individus par espèce avec la diversité maximale théorique. Elle est calculée suivant la formule :

$$E = H' / \log S$$

Avec  $H'$  : Indice de diversité spécifique,

$S$  : Nombre total d'espèces,

$E$  : Equitabilité.

Plus la valeur de  $E$  est élevée, plus la diversité est en équilibre et la répartition des effectifs est homogène. Lorsque la valeur de  $E$  est faible, il n'y a pas un équilibre, il y a tendance à la dominance de quelques espèces seulement dans la communauté. Autrement dit, les autres espèces sont cachées par ces espèces dominantes. Pour chaque saison, les résultats obtenus par les trous-pièges et les pièges standards ont été combinés pour évaluer les indices de diversité spécifique et d'équitabilité des petits mammifères dans les sites étudiés.

### ***d) Analyses de similarité des sites d'études et analyses biogéographiques***

Les sites qui partagent en commun des espèces identiques ont des traits écologiques similaires ou des histoires communes en termes de peuplement animal. En effet, plus la similarité est grande, plus le nombre d'espèces en commun est élevé. L'indice de Jaccard est calculé pour étudier les relations entre les communautés de petits mammifères des sites étudiés. Ensuite, une analyse de l'affinité biogéographique entre ces sites d'études et d'autres sites situés à proximité est faite en utilisant le même indice. Cet indice a été choisi car l'effet de la taille de l'échantillonnage est faible comparé aux autres coefficients (Shi, 1993). Le

critère présence/absence des espèces dans chacun des sites a été utilisé. La comparaison deux à deux de la communauté de petits mammifères des sites permet de calculer le coefficient de similarité de Jaccard (Magurran, 1988) suivant la formule :

$$J = C / (A + B - C)$$

Avec  $J$  : Coefficient de Jaccard,

$C$  : Nombre d'espèces communes entre les deux sites,

$A$  : Nombre d'espèces dans le site 1,

$B$  : Nombre d'espèces dans le site 2.

Deux zones sont similaires si la valeur du coefficient de Jaccard est proche de 1. Le taux de similarité est faible si la valeur du coefficient de Jaccard est proche de la valeur nulle ou 0. Un dendrogramme de similarité des sites est produit en utilisant « Biodiversity Professional, version 2 » (MacAleece, 1997) sous Windows.

En addition des six sites présentant des habitats forestiers lors de la présente étude, d'autres sites forestiers de la partie Centre-est de Madagascar ont été pris en compte pour voir les similarités biogéographiques. D'abord, trois sites inclus dans le District de Moramanga, à savoir Ambatovy, Maromiza et Torotorofotsy. Puis Anjozorobe-Angavo, un site des hauts plateaux du centre et Ranomafana, un site qui se trouve dans le Centre-sud de Madagascar mais qui fait partie des forêts orientales malgaches.

## **II.7.2. Analyses statistiques**

### ***a) Test de Chi2***

C'est un test qui permet de comparer des fréquences obtenues dans différents groupes ou de comparer des fréquences observées à des fréquences théoriques (Lewis, 1966). Le test de Chi2 est utilisé pour analyser les différences de distribution des Afrosoricida et des Rodentia par classe d'âges et par sexe entre la saison sèche et la saison humide. Ensuite, la même approche est employée pour voir s'il y a des différences significatives dans le succès de capture entre les trois types de pièges standards pendant chaque période de capture. En alternatif au test de Chi2, le test non paramétrique de Fisher est utilisé pour des effectifs inférieurs à 5 (Baillergeon, 1984).

### ***b) Test du Signe***

Le test du Signe permet de comparer deux séries de mesures ordinales appariées (Siegel & Castella, 1988). Le principe consiste à tester si deux types de mesures réalisées sur

une même population diffèrent significativement. Le test du Signe est utilisé pour voir les différences entre la détermination de l'âge relative de *Rattus rattus* par deux méthodes différentes.

### ***c) Régression linéaire***

La régression linéaire simple permet d'analyser s'il existe un lien linéaire entre deux variables X et Y. L'analyse engendre une pente positive ou négative qui traduit la forme de relation entre les variables considérées. Une probabilité  $p < 0,05$  indique que la pente n'est pas nulle. La valeur du coefficient de corrélation  $r^2$  issu de l'analyse renseigne sur l'intensité de la relation entre les deux variables. Cette relation est forte lorsque ce coefficient se situe entre 0,8 et 1 (Dytham, 2011). Dans la présente étude, l'analyse est utilisée pour discuter des relations entre la taille de chaque type de piège standard et le poids des micromammifères qui y ont été respectivement capturés. Quand la distribution des données ne suit pas une loi normale, le test n'est pas exécuté.

### ***d) Test de corrélation de Spearman***

La corrélation de Spearman ou rho de Spearman, est utilisée pour voir la corrélation entre deux variables pris en compte. La méthode consiste à trouver un coefficient de corrélation entre les rangs des valeurs et non les valeurs exactes. Elle permet de repérer des corrélations monotones. Cette valeur renseigne ainsi sur l'intensité de corrélation entre les deux variables considérées (Lehner, 1979). En effet, la valeur de la corrélation ( $r_s$ ) se situe entre -1, 0 à 1 qui indiquent respectivement une corrélation négative parfaite, aucune corrélation et une corrélation positive parfaite (Dytham, 2011). Le test est valable pour les effectifs compris entre 5 à 30. C'est pourquoi, dans le cadre de la présente étude, en raison des effectifs faibles, ce test a été choisi. Le test est utilisé pour voir les corrélations entre la richesse spécifique et la distance par rapport à la forêt naturelle la plus proche.

Toutes 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. Quand la valeur de la probabilité calculée est inférieure au seuil de risque de 0,05, l'hypothèse nulle est rejetée (Dytham, 2011).

## II.8. RESULTATS ET INTERPRETATIONS

### II.8.1. Richesse et composition spécifique

Au total, 25 espèces de petits mammifères ont été répertoriées dans tous les sites. Parmi ces espèces, 13 sont des Afrosoricida endémiques, deux des Soricomorpha introduites et 10 des Rodentia dont sept endémiques (Famille des Nesomyidae) et trois introduites (Famille des Muridae). Dans les sites forestiers, 22 espèces ont été recensées dont 12 Afrosoricida, 01 Soricomorpha, 06 Nesomyidae et 03 Muridae. Dans les sites villages, 12 espèces (06 Afrosoricida, 02 Soricomorpha, 01 Nesomyidae et 03 Muridae) ont été enregistrées. En outre, dans les sites combinant forêt et village, 20 espèces sont présentes, à savoir 10 espèces d'Afrosoricida, 02 Soricomorpha, 05 Nesomyidae et 03 Muridae.

Le Tableau 3 résume la liste des espèces répertoriées à travers toutes les localités échantillonnées. Le plus grand nombre d'espèces ( $n = 19$ ) a été enregistré à Besakay, un site combinant des habitats de forêts naturelles et de 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 Sahandambo abritent 11 espèces. Finalement, parmi les forêts, celui d'Antavibe détient la richesse spécifique minimale avec six espèces. Parmi les villages, la richesse spécifique varie entre cinq à 10 espèces dont les trois espèces de rongeurs introduits (*Mus musculus*, *Rattus rattus* et *Rattus norvegicus*) et le soricomorphe *Suncus murinus* sont toujours présents. Ainsi, à l'exception du village d'Antsirinala, les villages abritent entre une à cinq espèce(s) d'Afrosoricida. A l'inverse, parmi tous les villages, seul Antsirinala a présenté un rongeur endémique (*Brachyuromys betsileoensis*). Les Afrosoricida constituent le groupe des espèces endémiques qui sont représentés dans presque tous les types de sites étudiés et avec une diversité plus élevée par rapport aux Rodentia dans les forêts naturelles. Ces observations montrent que la richesse spécifique des sites ne dépend pas toujours des types d'habitats.

**Tableau 3.** Liste des espèces de petits mammifères répertoriées dans les 11 localités échantillonnées. 1 : espèce présente ; 0 : espèce absente ; \* : espèce introduite.

| TYPE DE SITE                                 | FORET    |           |          |            | VILLAGE    |            |              |             |          | FORET-VILLAGE |            |
|----------------------------------------------|----------|-----------|----------|------------|------------|------------|--------------|-------------|----------|---------------|------------|
| Taxon                                        | Antavibe | Avondrona | Lakato   | Sahandambo | Ambalafary | Antanambao | Antsahatsaka | Antsirinala | Maridaza | Besakay       | Sahavarina |
| <b>Afrosoricida</b>                          |          |           |          |            |            |            |              |             |          |               |            |
| <i>Hemicentetes semispinosus</i>             | 0        | 1         | 1        | 1          | 1          | 0          | 1            | 0           | 0        | 1             | 1          |
| <i>Microgale cowani</i>                      | 0        | 1         | 0        | 1          | 0          | 0          | 0            | 0           | 0        | 1             | 1          |
| <i>Microgale dobsoni</i>                     | 0        | 0         | 1        | 1          | 0          | 0          | 0            | 0           | 0        | 1             | 0          |
| <i>Microgale drouhardi</i>                   | 0        | 1         | 0        | 0          | 0          | 0          | 0            | 0           | 0        | 0             | 0          |
| <i>Microgale gymnorhyncha</i>                | 0        | 0         | 0        | 0          | 0          | 0          | 0            | 0           | 0        | 1             | 0          |
| <i>Microgale majori</i>                      | 0        | 1         | 1        | 1          | 1          | 1          | 1            | 0           | 0        | 1             | 0          |
| <i>Microgale parvula</i>                     | 0        | 0         | 1        | 0          | 0          | 0          | 0            | 0           | 0        | 0             | 0          |
| <i>Microgale pusilla</i>                     | 0        | 1         | 0        | 0          | 1          | 1          | 1            | 0           | 0        | 1             | 1          |
| <i>Microgale talazaci</i>                    | 0        | 1         | 1        | 0          | 0          | 0          | 0            | 0           | 0        | 1             | 0          |
| <i>Microgale thomasi</i>                     | 0        | 1         | 0        | 1          | 0          | 0          | 0            | 0           | 0        | 1             | 0          |
| <i>Oryzorictes hova</i>                      | 1        | 1         | 1        | 1          | 0          | 0          | 1            | 0           | 0        | 1             | 1          |
| <i>Setifer setosus</i>                       | 1        | 1         | 1        | 0          | 0          | 0          | 1            | 0           | 0        | 1             | 1          |
| <i>Tenrec ecaudatus</i>                      | 0        | 0         | 1        | 1          | 0          | 0          | 0            | 0           | 1        | 0             | 0          |
| <b>Nombre total d'espèces d'Afrosoricida</b> | <b>2</b> | <b>9</b>  | <b>8</b> | <b>7</b>   | <b>3</b>   | <b>2</b>   | <b>5</b>     | <b>0</b>    | <b>1</b> | <b>10</b>     | <b>5</b>   |
| <b>Soricomorpha</b>                          |          |           |          |            |            |            |              |             |          |               |            |
| <i>Suncus etruscus</i> *                     | 0        | 0         | 0        | 0          | 0          | 1          | 1            | 1           | 1        | 0             | 1          |
| <i>Suncus murinus</i> *                      | 1        | 1         | 1        | 1          | 1          | 1          | 1            | 1           | 0        | 1             | 1          |

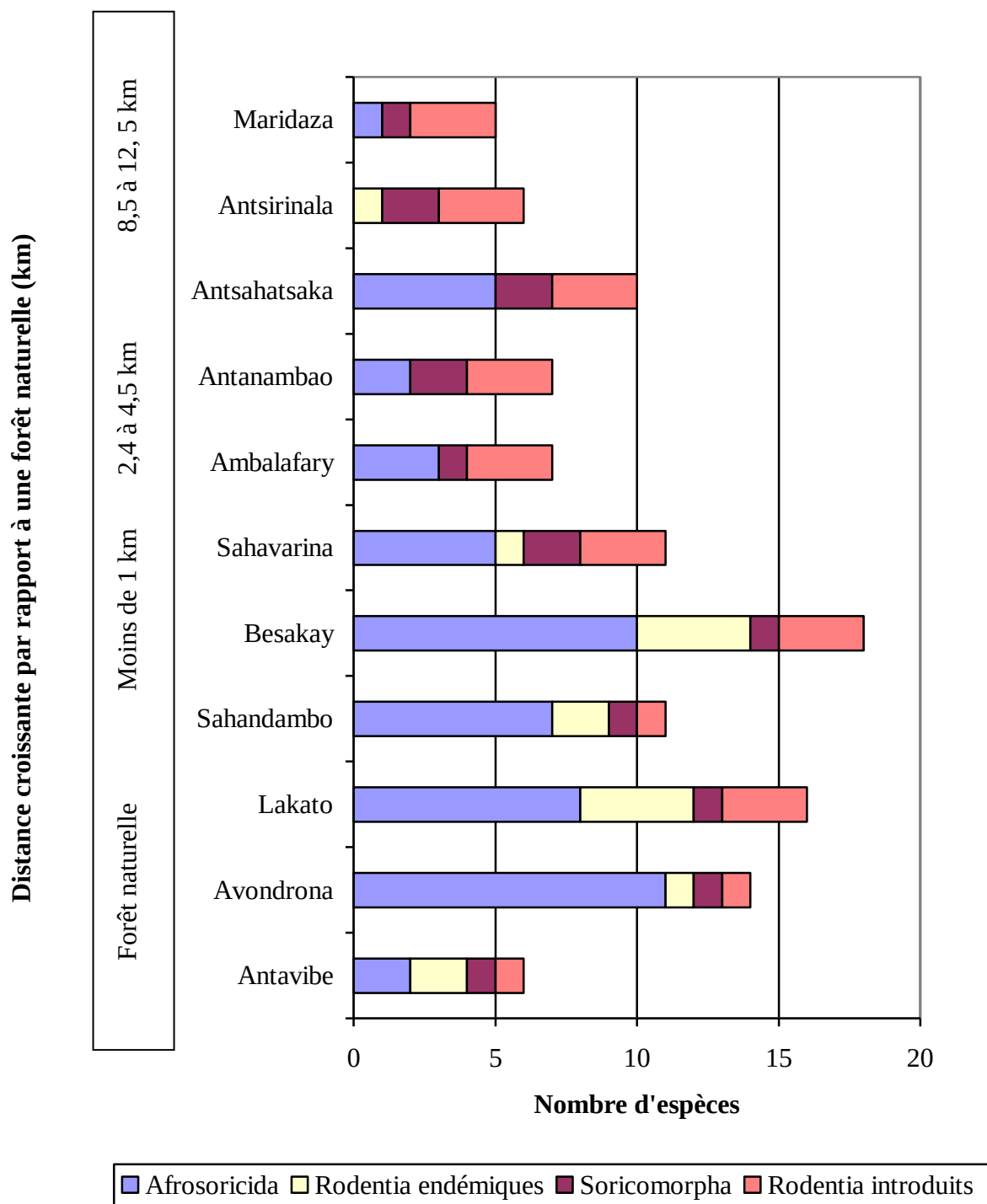
| TYPE DE SITE                                                          | FORET    |           |           |            | VILLAGE    |            |              |             |          | FORET-VILLAGE |            |
|-----------------------------------------------------------------------|----------|-----------|-----------|------------|------------|------------|--------------|-------------|----------|---------------|------------|
| Taxon                                                                 | Antavibe | Avondrona | Lakato    | Sahandambo | Ambalafary | Antanambao | Antsahatsaka | Antsirinala | Maridaza | Besakay       | Sahavarina |
| <b>Nombre total d'espèces de Soricomorpha</b>                         | <b>1</b> | <b>1</b>  | <b>1</b>  | <b>1</b>   | <b>1</b>   | <b>2</b>   | <b>2</b>     | <b>2</b>    | <b>1</b> | <b>1</b>      | <b>2</b>   |
| <b>Rodentia</b>                                                       |          |           |           |            |            |            |              |             |          |               |            |
| <i>Brachyuromys betsileoensis</i>                                     | 0        | 0         | 0         | 0          | 0          | 0          | 0            | 1           | 0        | 0             | 0          |
| <i>Eliurus minor</i>                                                  | 1        | 0         | 1         | 0          | 0          | 0          | 0            | 0           | 0        | 0             | 0          |
| <i>Eliurus tanala</i>                                                 | 0        | 1         | 1         | 1          | 0          | 0          | 0            | 0           | 0        | 1             | 1          |
| <i>Eliurus majori</i>                                                 | 0        | 1         | 0         | 0          | 0          | 0          | 0            | 0           | 0        | 1             | 0          |
| <i>Eliurus webbi</i>                                                  | 1        | 0         | 0         | 0          | 0          | 0          | 0            | 0           | 0        | 1             | 0          |
| <i>Gymnuromys roberti</i>                                             | 0        | 0         | 1         | 0          | 0          | 0          | 0            | 0           | 0        | 1             | 0          |
| <i>Nesomys rufus</i>                                                  | 0        | 0         | 1         | 1          | 0          | 0          | 0            | 0           | 0        | 1             | 0          |
| <i>Mus musculus</i> *                                                 | 0        | 0         | 1         | 0          | 1          | 1          | 1            | 1           | 1        | 1             | 1          |
| <i>Rattus norvegicus</i> *                                            | 0        | 0         | 1         | 0          | 1          | 1          | 1            | 1           | 1        | 1             | 1          |
| <i>Rattus rattus</i> *                                                | 1        | 1         | 1         | 1          | 1          | 1          | 1            | 1           | 1        | 1             | 1          |
| <b>Nombre total d'espèces de Rodentia</b>                             | <b>3</b> | <b>3</b>  | <b>7</b>  | <b>3</b>   | <b>3</b>   | <b>3</b>   | <b>3</b>     | <b>4</b>    | <b>3</b> | <b>8</b>      | <b>4</b>   |
| <b>Nombre total d'espèces de Rodentia endémiques</b>                  | <b>2</b> | <b>2</b>  | <b>4</b>  | <b>2</b>   | <b>0</b>   | <b>0</b>   | <b>0</b>     | <b>1</b>    | <b>0</b> | <b>5</b>      | <b>1</b>   |
| <b>Nombre total général d'espèces de petits mammifères endémiques</b> | <b>4</b> | <b>11</b> | <b>12</b> | <b>9</b>   | <b>3</b>   | <b>2</b>   | <b>5</b>     | <b>1</b>    | <b>1</b> | <b>15</b>     | <b>6</b>   |
| <b>Nombre total général d'espèces de petits mammifères introduits</b> | <b>2</b> | <b>2</b>  | <b>4</b>  | <b>2</b>   | <b>4</b>   | <b>5</b>   | <b>5</b>     | <b>5</b>    | <b>4</b> | <b>4</b>      | <b>5</b>   |
| <b>Nombre total général d'espèces de petits mammifères</b>            | <b>6</b> | <b>13</b> | <b>16</b> | <b>11</b>  | <b>7</b>   | <b>7</b>   | <b>10</b>    | <b>6</b>    | <b>5</b> | <b>19</b>     | <b>11</b>  |



### **a) Richesse spécifique et distance par rapport à une forêt naturelle**

En examinant les photos satellitaires des couvertures forestières sur Google Earth (2015) et du système des aires protégées de Madagascar, les distances des sites par rapport à la forêt naturelle la plus proche ont été identifiées. Ainsi, outre les sites forêts naturelles, ces distances sont respectivement de moins de 1 km pour Ambalafary, Besakay et Sahavarina ; entre 2,5 à 4,5 km pour Antanambao, Antsahatsaka et entre 8,5 à 12,5 km pour Antsirinala et Maridaza. La Figure 14 montre un aperçu de la variation de la richesse et de la composition spécifique par groupe de petits mammifères de chaque site en tenant compte de la distance du site, notamment les villages, par rapport à une forêt naturelle. Le site qui abrite le plus d'espèce concerne Besakay, avec 18 espèces, où les habitats étudiés sont constitués d'une combinaison entre forêt naturelle et milieux villageois. En général, les sites forestiers abritent toujours le plus d'espèces. Un cas remarquable concerne la forêt d'Antavibe qui n'abrite que six espèces au total contre dix pour le village d'Antsahatsaka où cinq espèces d'Afrosoricida ont été rencontrées contre deux espèces à Antavibe. En effet, les Afrosoricida sont représentés dans tous les sites à l'exception du village d'Antsirinala, avec une richesse plus élevée dans les sites forestiers. A l'inverse, les Rodentia endémiques ne sont rencontrés que dans les sites forestiers, sauf pour le village d'Antsirinala où un rongeur endémique terrestre (*Brachyuromys betsileoensis*) a été capturé.

En faisant le test de corrélation de Spearman, il s'avère qu'une corrélation négative ( $r_s = -0,57$ ,  $n = 11$ ) mais statistiquement non significative ( $p = 0,06$ ) 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 tend à diminuer au fur et à mesure que le site étudié soit éloigné de la forêt. D'autre part, en réalisant le même test pour les Afrosoricida uniquement, il apparaît une corrélation statistiquement significative et négative ( $r_s = -0,68$ ,  $p = 0,02$ ,  $n = 11$ ) entre le nombre d'espèces et la distance par rapport à la forêt naturelle la plus proche. Cela signifie que la diversité des Afrosoricida diminue au fur et à mesure que le site étudié est éloigné de la forêt naturelle. En ce qui concerne les espèces introduites (Muridae et Soricomorpha), le test de corrélation de Spearman montre qu'il existe une corrélation positive et significative ( $r_s = 0,68$ ,  $p = 0,01$ ,  $n = 11$ ) entre le nombre d'espèces introduites et la distance par rapport à la forêt. Cela signifie que les espèces introduites sont plus diversifiées dans les villages.



**Figure 14.** Variation de la richesse et de la composition spécifique en fonction de la distance par rapport à une forêt naturelle.

**b) Espèces endémiques forestières capturées en milieux villageois**

L'investigation biologique menée a révélé la présence de quatre espèces d'Afrosoricida (*Microgale cowani*, *Microgale majori*, *Microgale pusilla* et *Microgale thomasi*) et une espèce

de Rodentia endémique (*Brachyuromys betsileoensis*) qui sont généralement des espèces forestières mais qui ont été capturées en dehors de ces habitats naturels pendant cette étude. Les détails sont fournis dans le Tableau 4. En se basant sur les images satellitaires de Google Earth (consulté le 22 mai 2014) et les coordonnées géographiques des points de captures, la distance minimum à vol d'oiseau entre la forêt naturelle la plus proche et le point de capture a été évaluée. Ces résultats constituent les premiers cas de recensements de ces espèces, particulièrement pour *Microgale majori* et *Microgale pusilla* à une distance importante par rapport à une forêt naturelle.

#### **b.1) *Brachyuromys betsileoensis***

L'espèce a été capturée à Antsirinala dans une savane anthropogénique associée à des plantations de pins épars de 7 m de hauteur en moyenne. Un individu a été capturé par un piège Sherman placé dans une touffe de graminées au pied d'un pin. Ce point de capture est situé à une cinquantaine de mètres de rizières, et peu de temps après la moisson, à proximité d'un petit ruisseau permanent le long desquelles poussent des bananiers, des goyaviers, des pêcheurs et des cannes à sucre. Les habitations humaines les plus proches se situent aux environs de 400 m à vol d'oiseau de la ligne de piégeage et environ à 11,5 km à vol d'oiseau de la forêt naturelle la plus proche.

#### **b.2) *Microgale cowani***

Deux individus de cette espèce ont été échantillonnés à Sahavarina pendant la saison humide, dans deux types d'habitats différents. Le premier a été capturé dans un trou-piège situé dans une vallée dominée par des plantations de canne à sucre (de 1,7 m de hauteur en moyenne) et de bananiers (de 2,5 m de hauteur environ et sans fruits). Des pieds de *Harungana* sp. et de *Lantana camara* sont épars le long de la ligne de piégeage. Cet habitat se trouvait le long de rizières à plants de riz en voie de former des graines et d'un canal d'irrigation d'eaux. Des fougères et des plantes herbacées sont abondantes le long de la ligne de trous-pièges. Le second individu a été capturé par le biais d'un piège Sherman placé sur le sol près de touffes d'herbacées et de graminées le long d'un canal d'irrigation d'eau. Ce point de capture se trouvait également dans une vallée et situé à une cinquantaine de mètres de rizières à plants de riz en voie de former des graines. Dans ces deux cas, la forêt naturelle la plus proche se situe entre 240 et 531 m des points de captures, respectivement pour le premier et le second individu.

### ***b.3) Microgale majori***

Au total, six individus de *Microgale cowani* ont été capturés aux alentours de trois sites villages. Le premier site est le village d'Ambalafary où trois individus ont été capturés durant les deux saisons d'études par les trois lignes de trous-pièges installés dans différents habitats. Pendant la saison sèche, deux individus provenant de deux lignes de trous-pièges ont été échantillonnés. Le premier habitat est un *savoka* dominé par *Helichrysum cirrhosum* (environ 2 m de hauteur) et *Psiadia altissima* (environ 3 m de hauteur) qui sont, à titre de rappel, des arbustes introduits. Des pieds de *Lantana camara* de moins de 1 m de hauteur sont associés à diverses herbes pour former une strate herbacée abondante le long de la ligne de piégeage. Cet habitat se situe dans une vallée et à une cinquantaine de mètres d'un ruisseau permanent. Ensuite, le second habitat se trouve dans un versant dans une plantation d'*Eucalyptus* de 3,5 m de hauteur environ sans plante herbacée le long de la ligne de piégeage où le sol est principalement couvert de feuilles sèches d'*Eucalyptus*. Aux alentours, des traces de production de charbon de bois ont été trouvées. Par ailleurs, pendant la saison humide, un individu de *Microgale majori* a été capturé dans un *savoka* dans un versant. Ce *savoka* est caractérisé par la dominance des *Helichrysum cirrhosum* et des fougères formant une strate herbacée dense. Le sol est en partie couvert les feuilles sèches de ces plantes. Dans tous ces cas, le point de capture est situé à 770 et 995 m de la forêt naturelle la plus proche.

Le second village où *Microgale majori* a été recensée est Antsahatsaka où deux individus ont été capturés pendant la saison sèche dans une même ligne de trous-pièges. L'habitat concerné est une plantation d'*Eucalyptus* de 2,0 à 4,5 m de hauteur environ avec plantes herbacées éparses aux alentours et situées dans un versant. Le sol est couvert de litière discontinue formée par feuilles d'*Eucalyptus*. Un ruisseau permanent a été également présent à 50 m de cette ligne de piégeage. Des traces de production de charbon de bois ont été observées à proximité de la ligne. Basé sur les images satellitaires, ce point de capture est situé à 3,4 km de la forêt naturelle la plus proche.

Enfin, le troisième site est le village d'Antanambao où un individu a été capturé par les trous-pièges pendant la saison humide. L'habitat de capture est une plantation d'*Eucalyptus* de 3 à 5 m de hauteur environ avec divers arbustes de 2 m de hauteur environ qui sont répartis le long de la ligne. A 30 m de cet habitat, qui est situé dans un versant, se trouvent des rizières

inondées en voie de labourage et un ruisseau permanent. Le site est situé à 5 km de la forêt naturelle la plus proche.

#### ***b.4) Microgale pusilla***

Des individus de cette espèce ont été capturés en dehors de la forêt naturelle dans cinq habitats villageois différents. D'abord, à Ambalafary, un individu a été capturé dans un *savoka* dominé par *Helichrysum cirrhosum* (environ 2 m de hauteur) et *Psiadia altissima* (environ 3 m de hauteur) qui sont, à titre de rappel, des arbustes introduits. Des *Lantana camara* de moins de 1 m de hauteur sont associés à diverses herbes pour former une strate herbacée abondante le long de la ligne de piégeage. Cet habitat se situe dans une vallée et à une cinquantaine de mètres d'un ruisseau permanent. Le point de capture est situé à 770 m de la forêt naturelle la plus proche.

A Antsahatsaka, un individu y a été capturé pendant la saison sèche contre trois individus en saison de pluies dans une même ligne de trous-pièges. L'habitat est caractérisé par l'abondance de plantes herbacées et de graminées le long de rizières récemment moissonnées (saison sèche) ou avec de jeunes plants de riz sans graines (saison humide). Des plants de maniocs et de maïs sont éparés le long de la ligne de piégeage qui se trouve à quelques mètres d'un canal d'irrigation d'eau. Le site est situé à 3,4 km de la forêt naturelle la plus proche.

Ensuite, à Besakay, deux individus ont été échantillonnés par les trous-pièges pendant la saison humide. L'habitat concerné est un *savoka* dominé par des fougères de 1,5 m de hauteur environ, des *Psidium cattleianum*, des *Harungana* sp., des *Lantana camara* et des *Psiadia altissima*. La ligne de trous-pièges est située sur une crête. Le point de capture est à 90 m de la forêt naturelle la plus proche.

Un autre individu a été capturé à Sahavarina, dans un trou-piège situé sur un versant et pendant la saison humide. L'habitat de capture est caractérisé par la dominance des *Erica* sp. de 1 m de hauteur environ et avec des pieds très rapprochés les uns des autres formant une végétation dense. Le sol est principalement couvert de lichens et légèrement de feuilles sèches des *Erica* sp. Ce point de capture est situé à environ à 50 m de rizières et à 531 m de la forêt naturelle la plus proche.

Enfin, dans le village d'Antanambao, trois individus de *Microgale pusilla* ont été capturés pendant la saison humide. Le premier a été échantillonné dans un trou-piège situé sur

un versant dans une plantation d'*Eucalyptus* de 3 à 5 m de hauteur environ avec divers arbustes de 2 m de hauteur environ qui sont répartis le long de la ligne. Environ à 30 m de cet habitat se trouvent des rizières inondées, sans plants de riz, et un ruisseau permanent. Le second animal a été obtenu par la même méthode mais l'habitat se trouve dans une vallée et consiste en une plantation de canne à sucre (environ de 2 m de hauteur) et de bananiers (de 2,5 m de hauteur environ) avec de jeunes fruits. La strate herbacée est bien fournie et continue. Des rizières avec des plants de riz en cours de fructification ont été trouvées à environ 20 m de cet endroit. Finalement, un individu a été obtenu par le biais d'un piège National qui a été placé dans une touffe d'herbacées et fougères. L'habitat est un *savoka* situé dans une vallée et dominé par des *Lantana camara* de 2 m de hauteur environ et situé le long de rizières à jeunes plants de riz. Le site se situe à 5 km de la forêt naturelle la plus proche.

#### ***b.5) Microgale thomasi***

Un individu a été obtenu à Besakay pendant la saison humide par les trous-pièges. L'habitat est le même que celui de *Microgale pusilla* capturé dans ce site et cité précédemment. Ainsi, la forêt naturelle la plus proche se trouve à près de 90 m du point de capture pour *Microgale cowani*.

En guise de résumé pour toutes ces observations, pour les cas où la forêt naturelle la plus proche est située à moins de 1 km, il est possible de parler d'une migration en dehors de la forêt pour rechercher d'autres habitats ou des ressources alimentaires. Par contre, pour les cas où la forêt naturelle la plus proche se situe à plusieurs kilomètres, il est possible que ces espèces soient rescapées de la perturbation et de la déforestation, arrivant à se stabiliser au fil des années. Au moins dans une échelle temporelle à court terme, la nature de l'habitat ne semble pas compter pour ces espèces.

**Tableau 4.** Détails sur les captures des espèces endémiques forestières capturés en dehors de la forêt naturelle. S : saison sèche ; H : saison humide. M : Mâle ; F : Femelle. \* : distance de la forêt naturelle la plus proche.

| <b>Taxon</b>                      | <b>Site et saison des études</b> | <b>Type de piège</b> | <b>Nombre d'individus capturés/Sexe</b> | <b>Coordonnées géographiques et altitude (m)</b> | <b>Type d'habitat général</b>                  | <b>Distance*</b> |
|-----------------------------------|----------------------------------|----------------------|-----------------------------------------|--------------------------------------------------|------------------------------------------------|------------------|
| <b>Rodentia</b>                   |                                  |                      |                                         |                                                  |                                                |                  |
| <b>Nesomyidae</b>                 |                                  |                      |                                         |                                                  |                                                |                  |
| <i>Brachyuromys betsileoensis</i> | Antsirinala (S)                  | Sherman              | 1 F                                     | 18°53'17,6" S,<br>48°09'10,2" E, 900 m           | Savane                                         | 11,5 km          |
| <b>Afrosoricida</b>               |                                  |                      |                                         |                                                  |                                                |                  |
| <b>Oryzoricinae</b>               |                                  |                      |                                         |                                                  |                                                |                  |
| <i>Microgale cowani</i>           | Sahavarina (H)                   | Trous-pièges         | 1 M                                     | 18°52'01,8" S,<br>48°21'12,3" E, 925 m           | Plantation de canne à sucre le long de rizière | 481 m            |
|                                   | Sahavarina (H)                   | Sherman              | 1 M                                     | 18°51'54,0" S,<br>48°21'12,9" E, 925 m           | Rizière                                        | 240 m            |
| <i>Microgale majori</i>           | Ambalafary (H)                   | Trous-pièges         | 1 M                                     | 19°02'00,91" S,<br>48°20'22,08" E, 980 m         | Savoka                                         | 818 m            |
|                                   | Ambalafary (S)                   | Trous-pièges         | 1 M                                     | 19°01'50,4" S,<br>48°20'28,59" E, 985 m          | Plantation d' <i>Eucalyptus</i>                | 995 m            |
|                                   | Ambalafary (S)                   | Trous-pièges         | 1 M                                     | 19°02'02,42" S,<br>48°20'19,09" E, 985 m         | Savoka                                         | 772 m            |
|                                   | Antanambao (H)                   | Trous-pièges         | 1 M                                     | 18°59'24,7" S,<br>48°20'49,2" E, 950 m           | Plantation d' <i>Eucalyptus</i>                | 5,0 km           |
|                                   | Antsahatsaka (S)                 | Trous-pièges         | 2 M                                     | 18°57'22,0" S,<br>48°16'41,7" E, 950 m           | Plantation d' <i>Eucalyptus</i>                | 3,4 km           |
| <i>Microgale pusilla</i>          | Ambalafary (H)                   | Trous-pièges         | 1 M                                     | 19°02'00,91" S,<br>48°20'22,08" E, 980 m         | Savoka                                         | 772 m            |
|                                   | Antanambao (H)                   | Trous-pièges         | 2 F                                     | 18°59'24,7" S,<br>48°20'49,2" E, 950 m           | Savoka                                         | 5,0 km           |
|                                   | Antanambao (H)                   | National             | 1 M                                     | 18°59'24,7" S,<br>48°20'49,2" E, 950 m           | Savoka                                         | 5,0 km           |

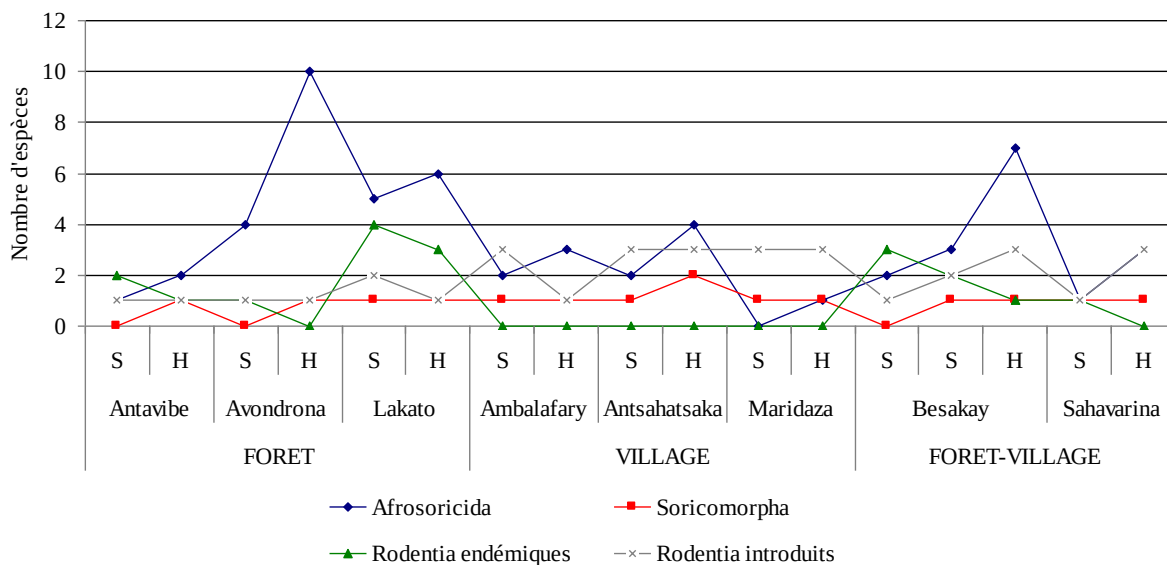
| <b>Taxon</b>             | <b>Site et saison des études</b> | <b>Type de piège</b> | <b>Nombre d'individus capturés/Sexe</b> | <b>Coordonnées géographiques et altitude (m)</b> | <b>Type d'habitat général</b> | <b>Distance*</b> |
|--------------------------|----------------------------------|----------------------|-----------------------------------------|--------------------------------------------------|-------------------------------|------------------|
| <i>Microgale pusilla</i> | Antsahatsaka (S)                 | Trous-pièges         | 1 F                                     | 18°57'10,5" S,<br>48°16'33,9" E, 940 m           | Rizière                       | 3,1 km           |
|                          | Antsahatsaka (H)                 | Trous-pièges         | 2 F, 1 M                                | 18°57'10,5" S,<br>48°16'33,9" E, 940 m           | Rizière                       | 3,1 km           |
|                          | Besakay (H)                      | Trous-pièges         | 1 M                                     | 18°53'59,5" S,<br>48°26'47,1" E, 1015 m          | Savoka                        | 92,6 m           |
|                          | Sahavarina (H)                   | Trous-pièges         | 1 M                                     | 18°52'05,8" S,<br>48°21'12,0" E, 945 m           | Erica sp.                     | 481 m            |
| <i>Microgale thomasi</i> | Besakay (H)                      | Trous-pièges         | 2 M                                     | 18°53'59,5" S,<br>48°26'47,1" E, 1015 m          | Savoka                        | 92,6 m           |



## b) Variation saisonnière de la richesse spécifique

### b.1) Variation saisonnière par site

Dans tous les sites échantillonnés pendant les deux saisons, chez les Afrosoricida, la richesse spécifique augmente pendant la saison humide. Pour les Rodentia endémiques, c'est le contraire qui est constaté. C'est-à-dire que le nombre des espèces capturées diminue pendant la saison humide. Par ailleurs, les Soricomorpha sont généralement rencontrés pendant les deux saisons sauf pour les forêts d'Antavibe et Avondrona pendant la saison sèche. Enfin, pour les Rodentia introduits, les variations saisonnières sont relativement faibles. Ces différentes variations de la richesse spécifique reflètent la phénologie de ces espèces qui sont plus probables à recenser pendant leur pleine période d'activité. Une illustration des résultats est fournie dans la Figure 15 et les détails sont donnés en Annexe 7.



**Figure 15.** Variation saisonnière des communautés micromammaliennes dans les huit sites échantillonnés pendant la saison sèche (S) et la saison humide (H).

### b.2) Variation saisonnière par type d'habitat

La richesse spécifique par groupe de petits mammifères et par type d'habitat a été combinée pour voir la tendance générale entre les deux saisons (Tableau 5). Chez les Afrosoricida, il s'avère que la richesse spécifique augmente pendant la saison humide sauf pour l'habitat du type forêt-village. Cependant, le test exact de Fisher révèle qu'entre les trois principaux types d'habitats étudiés, cette variation saisonnière n'est pas significative ( $p = 0,24$ ). Ce qui signifie que les Afrosoricida sont actifs aussi bien pendant la sèche que la

saison humide. Chez les Rodentia endémiques, il n'existe apparemment aucune variation saisonnière dans le rythme d'activité des animaux. En outre, en combinant le nombre total d'espèces endémiques (Afrosoricida et Nesomyidae) dans chaque type d'habitat, il apparaît que les variations saisonnières ne sont pas statistiquement significatives (test exact de Fisher,  $p = 0,31$ ). Enfin, en incluant les espèces introduites, il en ressort que le nombre total d'espèces recensées ne varie pas pendant les deux saisons d'études (test exact de Fisher,  $p = 0,28$ ). Autrement dit, dans les trois types d'habitats étudiés, le niveau de la richesse spécifique serait le même pendant les deux saisons mais c'est la composition spécifique qui varie (Annexe 7).

**Tableau 5.** Variation saisonnière de la richesse spécifique par groupe de petits pour chaque type d'habitat. S : Saison sèche ; H : Saison humide ; \* : taxon renfermant les espèces introduites.

| TYPE DE SITE                             | FORET     |           | VILLAGE  |           | FORET-VILLAGE |          |
|------------------------------------------|-----------|-----------|----------|-----------|---------------|----------|
| Taxon                                    | S         | H         | S        | H         | S             | H        |
| Afrosoricida                             | 9         | 11        | 3        | 6         | 8             | 3        |
| Soricomorpha*                            | 1         | 1         | 0        | 2         | 1             | 1        |
| Nesomyidae                               | 5         | 5         | 0        | 0         | 2             | 2        |
| Muridae*                                 | 2         | 1         | 3        | 3         | 3             | 3        |
| <b>Nombre total d'espèces</b>            | <b>17</b> | <b>18</b> | <b>6</b> | <b>11</b> | <b>14</b>     | <b>9</b> |
| <b>Nombre total d'espèces endémiques</b> | <b>14</b> | <b>16</b> | <b>3</b> | <b>6</b>  | <b>10</b>     | <b>5</b> |

## II.8.2. Abondance relative

### a) Approche par les trous-pièges

Pour les Afrosoricida et les Soricomorpha, une abondance plus élevée est rencontrée dans les milieux forestiers. Mais pour tous les types de sites où les deux groupes ont été enregistrés, c'est pendant la saison humide qu'une abondance plus élevée est enregistrée. Durant cette période, les animaux seraient plus actifs et la chance de les recenser est plus élevée. Ceci est une tendance générale car il existe des variations au sein de chaque espèce quant au type de site et à la variation saisonnière inter- et intrasite. L'Annexe 8 fournit les détails de tous ces résultats. Par ailleurs, il est à noter qu'une faible proportion de Rodentia a été capturée par les trous-pièges. Il s'agit surtout de *Mus musculus* (Besakay, Maridaza) qui ne peut pas s'échapper des seaux en raison de leur petite taille. Des exceptions concernent des

rongeurs de moyenne taille tel que *Eliurus minor* (Lakato) et *Rattus rattus* (Antanambao), qui sont en général retrouvé dans un état épuisé dans les seaux.

### ***b) Approche par les pièges standards***

Pour les Rodentia, dans tous les types de sites visités, une abondance plus élevée est rencontrée pendant la saison sèche. Pour les rongeurs introduits, ce scénario est bien appréciable, notamment pour *Rattus rattus* qui est toujours capturé dans les sites explorés et avec le plus grand nombre d'individus. Par exemple, dans la forêt d'Avondrona, l'abondance de *Rattus rattus* diminue jusqu'à près de 70 % pendant la saison humide. Dans les sites villages, cette diminution de l'abondance avoisine les 20 %. Cependant, pour une même saison, l'abondance relative de *Rattus rattus* est généralement plus élevée en milieux villageois. Cela signifie que ces milieux seraient alors les plus préférés par ces espèces que les forêts naturelles. Quant aux rongeurs endémiques, une abondance plus élevée est généralement retrouvée pendant la saison sèche et des variations existent entre les espèces. L'Annexe 9 fournit les détails de tous ces résultats. Par ailleurs, il est à noter qu'une faible proportion d'Afrosoricida a été enregistrée au moyen des pièges standards uniquement dans les sites forestiers et pendant la saison humide, ainsi que des Soricomorpha en milieux villageois pendant les deux saisons différentes.

### **II.8.3. Indice de diversité spécifique et équitabilité**

Les indices de diversité spécifique et d'équitabilité sont présentés dans le Tableau 6. Pour les forêts naturelles et les sites forêts naturelles-villages, les valeurs des indices de diversité spécifique et d'équitabilité sont toujours plus élevées pour les Afrosoricida et Soricomorpha par rapport aux Rodentia quelques soient le site et la saison. La diversité la plus élevée est observée en saison humide à Avondrona et à Lakato, respectivement pour les Afrosoricida et les Rodentia. Par contre, des valeurs nulles pour les Afrosoricida et les Soricomorpha ont été rencontrées à Antavibe pendant la saison sèche et pour les Rodentia pendant la saison humide à Avondrona. D'une manière générale, des valeurs de diversité spécifique et d'équitabilité plus élevés pendant la saison humide sont constatés pour les Afrosoricida et Soricomorpha alors que pour les Rodentia, des variations existent selon le site.

Parmi les sites villages, les valeurs des indices varient selon la richesse spécifique. Ainsi, pour les Afrosoricida et Soricomorpha, les indices de diversité spécifique les plus élevés sont rencontrés respectivement à Antsahatsaka et à Antanambao pendant la saison humide. En

effet, ces sites abritent plus d'espèces d'Afrosoricida endémiques par rapport aux autres sites villages avec le soricomorphe *Suncus etruscus* qui est peu capturé à travers les sites étudiés (Tableau 6). Pour les Rodentia, les espèces capturées sont principalement des espèces introduites sauf à Antsirinala où un rongeur endémique a été trouvé et qui détient l'indice de diversité le plus élevé. En termes d'équitabilité, la valeur la plus élevée est rencontrée à Ambalafary pendant la saison sèche pour les Afrosoricida et Soricomorpha, puis à Antsahatsaka pendant la saison sèche pour les Rodentia. En effet, ces résultats montrent que l'indice d'équitabilité tient à la fois compte de la diversité spécifique du site et de la proportion des effectifs des individus recensés pour chaque espèce.

**Tableau 6.** Indices de diversité spécifique de Shannon-Weaver des sites échantillonnés et en fonction de la période de visite pour les pièges standards et les trous-pièges. S : saison sèche ; H : saison humide.

| TYPE DE SITE        |                              | FORET    |     |           |     |        |     |            | VILLAGE    |      |            |              |     |             |          | FORET-VILLAGE |         |     |     |            |     |
|---------------------|------------------------------|----------|-----|-----------|-----|--------|-----|------------|------------|------|------------|--------------|-----|-------------|----------|---------------|---------|-----|-----|------------|-----|
| Site                |                              | Antavibe |     | Avondrona |     | Lakato |     | Sahandambo | Ambalafary |      | Antanambao | Antsahatsaka |     | Antsirinala | Maridaza |               | Besakay |     |     | Sahavarina |     |
| Période de capture  |                              | S        | H   | S         | H   | S      | H   | H          | S          | H    | H          | S            | H   | S           | S        | H             | S       | S   | H   | S          | H   |
| Indice de diversité | Afrosoricida et Soricomorpha | 0        | 0,9 | 0,9       | 2,1 | 1,3    | 1,6 | 1,4        | 1,1        | 0,9  | 1,2        | 0,9          | 1,5 | 0,6         | 0        | 0,3           | 0,5     | 1,3 | 1,9 | 0,6        | 1,2 |
|                     | Rodentia                     | 0,1      | 0,2 | 0,2       | 0   | 0,4    | 0,7 | 0,2        | 0,1        | 0,07 | 0,4        | 0,6          | 0,5 | 0,7         | 0,4      | 0,3           | 0,1     | 0,6 | 0,4 | 0,1        | 0,4 |
| Equitabilité        | Afrosoricida et Soricomorpha | 0        | 0,8 | 0,8       | 0,8 | 0,7    | 0,8 | 0,7        | 0,9        | 0,6  | 0,8        | 0,8          | 0,8 | 0,9         | 0        | 0,4           | 0,8     | 0,9 | 0,9 | 1,0        | 0,9 |
|                     | Rodentia                     | 0,1      | 0,3 | 0,30      | 0   | 0,2    | 0,4 | 0,1        | 0,1        | 0,1  | 0,3        | 0,6          | 0,5 | 0,5         | 0,4      | 0,3           | 0,1     | 0,1 | 0,3 | 0,2        | 0,4 |

## **II.8.4. Paramètres démographiques des populations**

### ***a) Classe d'âge et aperçu généralisé par type d'habitat et par saison***

La classification des individus par classe d'âge selon les caractères reproductifs ont permis d'obtenir trois catégories : les juvéniles, les sub-adultes et les adultes. Tous les détails des résultats par site et par espèces sont fournis en Annexe 10.

Afin d'obtenir un aperçu généralisé, les résultats obtenus dans les sites de même type et pour chaque saison sont rassemblés et cumulés. Ici, le but est de comprendre la distribution et la variation de la structure d'âge pour chaque groupe de petits mammifères dans l'ensemble de la région étudiée, représentée par les sites d'études. Quelques aspects du cycle de reproduction saisonnière, pour chaque type d'habitat respectif et selon la saison sont également traités.

#### ***a.1) Cas des forêts naturelles***

Les résultats obtenus dans les forêts d'Avondrona, Antavibe et de Lakato sont rassemblés (Tableau 7). Ces sites ont été visités durant les deux saisons, sèche et humide. Il est à noter que ces sites sont situés à plus de 1 km à vol d'oiseau des villages les plus proches et les analyses pour les sites combinant forêt naturelle-village sont alors menées à part. Les résultats dans la forêt de Sahandambo sont exclus car ce site n'a été échantillonné que pendant la saison humide, ce qui peut induire un biais. Les espèces sont classées dans leur taxon respectif et les effectifs des individus sont cumulés en fonction des classes d'âge.

Il en ressort que pendant la saison sèche, la majorité des Afrosoricida sont des adultes, près du 1/4 sont des juvéniles et les restes sont des sub-adultes. Durant la saison humide, les juvéniles augmentent en proportion mais les adultes sont plus élevés en effectifs. Cette différence de distribution par classe d'âges entre les deux saisons n'est pas statistiquement significative ( $\chi^2 = 2,32$ ,  $p = 0,8$ , d.d.l. = 2). Autrement dit, la répartition des Afrosoricida dans les différentes classes d'âges entre les deux saisons sont dues au hasard.

En outre, les Soricomorpha recensés dans les sites définis sont des juvéniles et en faible nombre pendant la saison sèche. Pendant la saison humide, leur effectif sont plus élevés avec des adultes et des juvéniles. Chez les Rodentia endémiques, 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 Rodentia introduits qui sont constitués principalement de *Rattus rattus*, la saison sèche est caractérisée par une abondance élevée des sub-adultes alors que les adultes et les juvéniles sont en proportions quasi-égales. Dans ces sites, seul un individu de *Rattus norvegicus* a été capturé à Lakato pendant la saison sèche. Pendant la saison humide, les adultes de *Rattus rattus* sont les plus recensés qui sont suivis des juvéniles et des sub-adultes en proportion presque égale. Ce dernier modèle est d'ailleurs retrouvé dans la forêt de Sahandambo. Cette distribution par classe d'âges est en effet statistiquement différente entre les deux saisons d'études ( $\chi^2 = 15,96$ ,  $p = 0,006$ , d.d.l. = 2). Ces différences observées ne sont pas alors dues au hasard et indique que dans les forêts naturelles, il existe une variation saisonnière de la structure d'âge pour les rongeurs introduits.

**Tableau 7.** Variation saisonnière des classes d'âges des groupes de petits mammifères dans les forêts d'Antavibe, Avondrona et Lakato.

| Taxon                      | Saison sèche |            |        | Saison humide |            |        |
|----------------------------|--------------|------------|--------|---------------|------------|--------|
|                            | Juvénile     | Sub-adulte | Adulte | Juvénile      | Sub-adulte | Adulte |
| <b>Afrosoricida</b>        | 8            | 5          | 22     | 20            | 13         | 29     |
| <b>Soricomorpha</b>        | 2            | -          | -      | 4             | -          | 6      |
| <b>Rodentia endémiques</b> | 5            | 6          | 5      | 5             | 1          | -      |
| <b>Rodentia introduits</b> | 41           | 91         | 43     | 15            | 13         | 27     |

### ***a.2) Cas des villages***

Les résultats obtenus dans les villages d'Ambalafary, Antsahatsaka et Maridaza sont rassemblés. Ces sites ont été tous visités durant la saison sèche et la saison humide. Les villages d'Antanambao et Antsirinala ont été exclues car ces sites n'ont été échantillonnés que pendant une saison.

Parmi les sites pris en compte, chacun abrite au moins une espèce d'Afrosoricida. Dans ces villages, ce sont les juvéniles et les adultes qui sont recensés pendant les deux saisons avec un effectif supérieur des juvéniles pendant la saison sèche (Tableau 8). A l'inverse, durant la saison humide, les adultes sont principalement plus abondants que les juvéniles. En raison des effectifs faibles, le test de Fischer est effectué pour tester l'hypothèse nulle stipulant que la distribution des Afrosoricida par classe d'âges entre la saison sèche et la saison humide est la même. L'analyse statistique donne une valeur de  $p = 0,013$ . Alors l'hypothèse nulle est rejetée,

ce qui confirme statistiquement une différence significative des variations des classes d'âges des Afrosoricida durant les deux saisons d'études dans les villages.

Chez les Soricomorpha, toutes les classes d'âges sont retrouvées pendant les deux saisons où les adultes sont toujours les plus capturés. Pendant la saison sèche, ce sont les adultes et les sub-adultes qui prédominent alors que les adultes et les juvéniles sont majoritaires en saison humide.

Pour les rongeurs introduits, le fait le plus flagrant consiste en la différence prononcée des nombres d'individus entre les deux saisons. La saison sèche est caractérisée par une prédominance des sub-adultes qui sont suivis par les juvéniles et enfin les adultes avec des écarts respectifs relativement peu prononcés. D'ailleurs, ce modèle est aussi trouvé dans le site d'Antsirinala (qui n'est pas inclus dans la présente analyse) durant la même saison (Annexe 10). Par contre, en 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 saisonnières de la structure d'âge chez les rongeurs introduits est statistiquement significative ( $\chi^2 = 76,86$ ,  $p < 0,0001$ , d.d.l. = 2).

**Tableau 8.** Variation saisonnière des classes d'âges des groupes de petits mammifères dans les villages d'Ambalafary, Antsahatsaka et Maridaza.

| Taxon                      | Saison sèche |            |        | Saison humide |            |        |
|----------------------------|--------------|------------|--------|---------------|------------|--------|
|                            | Juvénile     | Sub-adulte | Adulte | Juvénile      | Sub-adulte | Adulte |
| <b>Afrosoricida</b>        | 5            | -          | 3      | 2             | -          | 16     |
| <b>Soricomorpha</b>        | 2            | 4          | 5      | 8             | 2          | 11     |
| <b>Rodentia introduits</b> | 124          | 141        | 101    | 26            | 32         | 118    |

### ***a.3) Cas des forêts naturelles-villages***

Les résultats présentés ici concernent les sites de Besakay et de Sahavarina qui ont été visités durant les deux différentes saisons (Tableau 9). Comme dans les forêts naturelles, les Rodentia endémiques 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 rongeurs introduits, il apparaît que les caractéristiques des 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 ( $\chi^2 = 80,77$ ,  $p < 0,0001$ , d.d.l. = 2).

**Tableau 9.** Variation saisonnière des classes d'âges des groupes de petits mammifères dans les forêts naturelles-villages de Besakay et de Sahavarina.

| Taxon                      | Saison sèche |            |        | Saison humide |            |        |
|----------------------------|--------------|------------|--------|---------------|------------|--------|
|                            | Juvénile     | Sub-adulte | Adulte | Juvénile      | Sub-adulte | Adulte |
| <b>Afrosoricida</b>        | 4            | 1          | 1      | 13            | 2          | 9      |
| <b>Soricomorpha</b>        | -            | 5          | 1      | 4             | -          | 2      |
| <b>Rodentia endémiques</b> | 2            | 7          | 1      | -             | 1          | -      |
| <b>Rodentia introduits</b> | 110          | 118        | 60     | 9             | 34         | 79     |

#### ***b) Sex-ratio et aperçu généralisé par type d'habitat et par saison***

Seuls les individus adultes et sub-adultes font l'objet de cette analyse. Dans plusieurs cas, seulement des individus adultes de l'un des deux sexes ont été capturés et ces résultats sont donnés ici afin de documenter la biologie des espèces recensées dans les sites étudiés.

##### ***b.1) Cas des forêts naturelles***

Les résultats détaillés sont donnés en Annexe 11. Chez les Afrosoricida, dans la majorité des cas, ce sont les adultes mâles qui sont les plus capturés pendant les deux saisons d'études. En effet, dans tous les cas, le sex-ratio est supérieur ou égal à 1. Toutefois, il existe des cas où seules les femelles sont capturées pour une espèce donnée. Chez les Rodentia endémiques, les individus adultes capturés sont faibles pour chaque site. En ce qui concerne *Rattus rattus* qui est le Rodentia introduit dans tous les sites, les sex-ratios sont souvent légèrement supérieurs à 1.

Afin d'obtenir un aperçu généralisé des activités saisonniers des adultes des deux sexes pour chaque groupe de petit mammifères, les résultats obtenus dans les sites visités pendant les deux saisons sont rassemblés (Tableau 10). Il en ressort que chez les Afrosoricida, les mâles sont les plus recensés pendant les deux saisons d'étude. Chez les Rodentia endémiques, les deux sexes adultes sont recensés avec, environ, les mêmes proportions pendant les deux saisons. Ce scénario est retrouvé chez *Rattus rattus*. En effet, en faisant le test de  $\chi^2$  avec la correction de Yates, il s'avère que les proportions des mâles et des femelles entre les deux saisons d'études ne diffèrent pas significativement pour les Afrosoricida ( $\chi^2 = 1,32$ ,

$p = 0,24$ , d.d.l. = 1). Il en est de même pour *Rattus rattus* ( $\text{Chi}^2 = 0,02$ ,  $p = 0,86$ , d.d.l. = 1). Autrement dit, les résultats observés sont dû au hasard. Cela signifie que malgré les variations dans les effectifs, la saison n'influe pas sur les proportions des deux sexes adultes chez les deux groupes susmentionnés.

**Tableau 10.** Aperçu généralisé des individus adultes de petits mammifères capturés par sexe et par saison dans les forêts d'Antavibe, Avondrona et Lakato.

| Taxon                                                 | Saison sèche |         | Saison humide |         |
|-------------------------------------------------------|--------------|---------|---------------|---------|
|                                                       | Mâle         | Femelle | Mâle          | Femelle |
| <b>Afrosoricida</b>                                   | 23           | 5       | 28            | 14      |
| <b>Soricomorpha</b>                                   | -            | -       | 5             | 1       |
| <b>Rodentia endémiques</b>                            | 5            | 6       | 1             | 1       |
| <b>Rodentia introduits<br/>(<i>Rattus rattus</i>)</b> | 69           | 64      | 21            | 22      |

### ***b.2) Cas des villages***

Les résultats détaillés des sex-ratios des espèces dans les villages sont fournis en Annexe 12. A part *Rattus rattus*, les adultes capturés d'espèces différentes dans chaque site sont relativement faible. Le sex-ratio n'est déterminé que pour quelques cas. Par exemple, parmi les espèces d'Afrosoricida, ce sont les mâles adultes qui sont surtout capturés et ne souvent représentés que par un seul individu. Le seul cas de recensement de femelle (4 individus) concerne *Hemicentetes semispinosus* à Ambalafary pendant la saison humide durant laquelle le sex-ratio est de 1,2 chez l'espèce. Chez *Rattus rattus*, le sex-ratio est en faveur des femelles pendant la saison sèche tandis que durant la saison humide il est en faveur des mâles pour tous les sites visités pendant l'une ou les deux saisons.

Les résultats obtenus dans les sites visités pendant les deux saisons ont été regroupés afin d'avoir un aperçu généralisé des activités saisonniers des adultes des deux sexes pour chaque groupe de petit mammifères (Tableau 11). A l'issu du test de  $\text{Chi}^2$  avec la correction de Yates, il s'avère que les proportions des mâles et des femelles chez *Rattus rattus* entre les deux saisons d'études diffèrent ( $\text{Chi}^2 = 12,27$ ,  $p = 0,0004$ , d.d.l. = 1). Ce qui indique que la saison aurait une influence sur l'activité des adultes, donc sur la démographie chez cette espèce dans les sites villageois. Par contre, la saison n'a pas ce genre d'influence chez les Soricomorpha (test exact de Fisher,  $p = 0,65$ ) et les Rodentia introduits autres que *Rattus*

*rattus* (test exact de Fisher,  $p = 0,06$ ). Autrement dit, les variations observées chez ces derniers groupes sont le fait du hasard et n'implique pas la saison.

**Tableau 11.** Aperçu généralisé des individus adultes de petits mammifères capturés par sexe et par saison dans les villages d'Ambalafary, Antsahatsaka et Maridaza.

| Taxon                                                      | Saison sèche |         | Saison humide |         |
|------------------------------------------------------------|--------------|---------|---------------|---------|
|                                                            | Mâle         | Femelle | Mâle          | Femelle |
| <b>Afrosoricida</b>                                        | 3            | -       | 12            | 4       |
| <b>Soricomorpha</b>                                        | 3            | 4       | 8             | 6       |
| <b>Rodentia introduits autres que <i>Rattus rattus</i></b> | 15           | 10      | 13            | 1       |
| <b><i>Rattus rattus</i></b>                                | 113          | 141     | 98            | 58      |

### ***b.3) Cas des forêts-villages***

Comme dans les cas des forêts et des villages, chez les Afrosoricida, ce sont les mâles qui sont fréquemment capturés et souvent sans les femelles (Annexe 13). Peu d'individus adultes ont été trouvés chez les Rodentia. Chez *Rattus rattus*, les variations saisonnières du sex-ratio sont identiques à celles des 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 (Annexe 13, Tableau 12). Le test de Chi2 avec la correction de Yates montre que les proportions entre les deux sexes sont influencées par la saison (Chi2 = 9,76,  $p = 0,001$ , d.d.l. = 1).

**Tableau 12.** Aperçu généralisé des individus adultes de petits mammifères capturés par sexe et par saison dans les forêts-villages de Besakay et de Sahavarina.

| Taxon                                                      | Saison sèche |         | Saison humide |         |
|------------------------------------------------------------|--------------|---------|---------------|---------|
|                                                            | Mâle         | Femelle | Mâle          | Femelle |
| <b>Afrosoricida</b>                                        | 1            | 1       | 7             | 4       |
| <b>Soricomorpha</b>                                        | 1            | 1       | 1             | 1       |
| <b>Rodentia endémiques</b>                                 | 4            | 2       | 2             | 1       |
| <b>Rodentia introduits autres que <i>Rattus rattus</i></b> | 7            | 7       | 4             | 1       |
| <b><i>Rattus rattus</i></b>                                | 60           | 78      | 66            | 36      |

#### **II.8.5. Maturité sexuelle comparée à l'âge relatif basée sur les caractères dentaires avec le modèle des populations de *Rattus rattus***

C'est le rongeur introduit *Rattus rattus* qui est principalement capturé dans tous les types d'habitats étudiés et présente alors un effectif important de spécimens. De ce fait, cette espèce constitue le meilleur modèle, parmi toutes les espèces étudiées, pour explorer une comparaison entre les classifications d'âges relatifs basées sur la maturité sexuelle et les caractères dentaires. En raison du nombre de captures plus élevées pendant la saison sèche et du fait que toutes les classes d'âges y sont représentées en effectif plus élevé, ce sont les spécimens récoltés pendant cette période qui sont pris en compte. Par ailleurs, les structures d'âges les plus variées sont sélectionnées pour chaque type de site. Le but de cette partie est d'explorer les implications des résultats obtenus par ces deux méthodes dans la biologie de reproduction de *Rattus rattus*.

##### **a) Cas des forêts naturelles**

Trois forêts naturelles sont sélectionnées. Ces sites présentent des variations en termes de distribution des classes d'âges (basés sur les critères reproductifs) durant la saison de capture et du nombre total de spécimens disponibles (n). Le premier est Antavibe pendant la saison sèche (n = 52) avec le même nombre d'adultes et de sub-adultes avec l'absence de juvéniles. Le second site est Lakato, qui pour cette même saison sèche (n = 53), est caractérisé par la prédominance des adultes. Le dernier est Sahandambo, en saison humide (n = 45), où la grande majorité des *Rattus rattus* sont des adultes. Les résultats sont donnés dans le Tableau 13. D'une manière générale, les deux types de classification ne donnent pas les mêmes résultats. Pour Antavibe, les critères dentaires suggèrent une grande majorité d'adulte dans la population alors que les caractères reproductifs indiquent un nombre égal d'individu entre les deux classes d'âges. En particulier à Lakato, les critères dentaires indiquent l'absence de juvéniles dans la population alors que sexuellement une proportion non négligeable des individus n'est pas encore apte à se reproduire. Les tests du Signe pour Antavibe ( $p < 0,0001$ ) et pour Lakato ( $p < 0,0001$ ) montrent des différences significatives entre les deux méthodes. Pour la forêt de Sahandambo, les deux types de mesure d'âge relatif donnent approximativement les mêmes proportions. En effet, le test du Signe ( $p = 0,10$ ) confirme que les deux méthodes de classifications d'âge relative ne sont pas significativement différentes.

**Tableau 13.** Comparaison des classes d'âges basés sur la maturité sexuelle (MS) et les critères dentaires (CD) chez *Rattus rattus* dans trois sites forestiers.

| Age relatif       | Antavibe<br>(saison sèche) |    | Lakato<br>(saison sèche) |    | Sahandambo<br>(saison humide) |    |
|-------------------|----------------------------|----|--------------------------|----|-------------------------------|----|
|                   | MS                         | CD | MS                       | CD | MS                            | CD |
| <b>Juvenile</b>   | -                          | -  | 14                       | -  | 5                             | 4  |
| <b>Sub-adulte</b> | 26                         | 9  | 34                       | 25 | 8                             | 3  |
| <b>Adulte</b>     | 26                         | 43 | 5                        | 28 | 32                            | 38 |

#### ***b) Cas des villages***

Trois sites villages sont sélectionnés en se basant sur les mêmes critères que pour les forêts naturelles. Le premier site est Ambalafary, en saison sèche (n = 151), qui est caractérisé par la prédominance des sub-adultes. Le second est Antanambao, durant la saison humide (n = 83), qui est caractérisé par la prédominance des adultes et enfin Antsahatsaka, en saison sèche (n = 91), où les sub-adultes sont les plus élevés en effectif. D'après les résultats illustrés dans le Tableau 14, les deux types de classification ne donnent pas les mêmes résultats en général comme pour le cas des forêts naturelles. Particulièrement à Ambalafary, les critères dentaires indiquent l'absence des juvéniles dans la population. Encore plus important, les critères dentaires indiquent que la population est plus de 99,9 % adultes. En ce qui concerne Antanambao, l'ordre de répartition des individus entre les classes d'âges sont relativement retrouvés entre les deux types de classification. Cependant, le test du Signe révèle une différence significative les deux groupes ( $p = 0,03$ ). Finalement à Antsahatsaka, aucun juvénile n'est également présent dans la population selon les critères dentaire et différemment dans la classification sur les conditions reproductives, ce sont les adultes qui sont abondants dans la population. En effet, le test du Signe ( $p < 0,0001$ ) montre une différence significative entre les deux types de mesures.

**Tableau 14.** Comparaison des classes d'âges basés sur la maturité sexuelle (MS) et les critères dentaires (CD) chez *Rattus rattus* dans trois sites villages.

| Age relatif       | Ambalafary<br>(saison sèche) |     | Antanambao<br>(saison humide) |    | Antsahatsaka<br>(saison sèche) |    |
|-------------------|------------------------------|-----|-------------------------------|----|--------------------------------|----|
|                   | MS                           | CD  | MS                            | CD | MS                             | CD |
| <b>Juvénile</b>   | 39                           | -   | 6                             | 5  | 32                             | -  |
| <b>Sub-adulte</b> | 73                           | 1   | 25                            | 15 | 42                             | 39 |
| <b>Adulte</b>     | 39                           | 150 | 52                            | 63 | 16                             | 52 |

Ces résultats montrent les deux types de méthodes pour évaluer la classe d'âge des individus chez *Rattus rattus* ne fournissent pas les mêmes approximations. Autrement dit, la maturation sexuelle chez cette espèce n'est pas étroitement liée avec l'ordre d'apparition et d'abrasion des molaires. Par ailleurs, la nature du régime alimentaire pourrait être liée au degré d'abrasion des dents. En outre, particulièrement pour le stade juvénile, aucun cas ne présentait plus de juvéniles en critères dentaires (défini comme troisième molaire non sorti ou en train de sortir et n'est pas situé au même niveau que deux autres molaires). Ce qui indique les individus ayant dépassé ce stade juvénile, en termes de durée de vie, mais qui ne sont pas encore plus matures sexuellement.

#### **II.8.6. Poids des micromammifères capturés et succès des pièges standards**

Trois types de pièges standards qui diffèrent en taille et en structure ont été utilisés lors la présente étude. Cette section aborde les relations entre le poids (qui traduit également la taille) des petits mammifères capturés et la taille des pièges standards, ainsi que les succès de capture des types de pièges standards.

##### ***a) Cas des forêts naturelles***

##### ***a.1) Relation entre le poids des micromammifères capturés et la taille des pièges standards***

Une régression linéaire a été utilisée pour déterminer les formes de corrélation entre la taille des types de pièges standards et le poids des animaux qui y ont été capturés. Les résultats sont donnés dans le Tableau 15. Il en ressort que seule dans la forêt d'Antavibe, une relation positive significative expliquée à 35 % a été trouvée. Autrement dit, dans ce dernier cas, les animaux de plus grande taille sont plus capturés par les pièges de plus grande taille.

**Tableau 15.** Coefficients de régression linéaire ( $r^2$ ) entre la taille des types de pièges standards et le poids des micromammifères capturés dans les sites forestiers. S : saison sèche ; H : saison humide ; p : valeur de probabilité ; n : effectif total de l'échantillon. Le résultat significatif est en caractère gras.

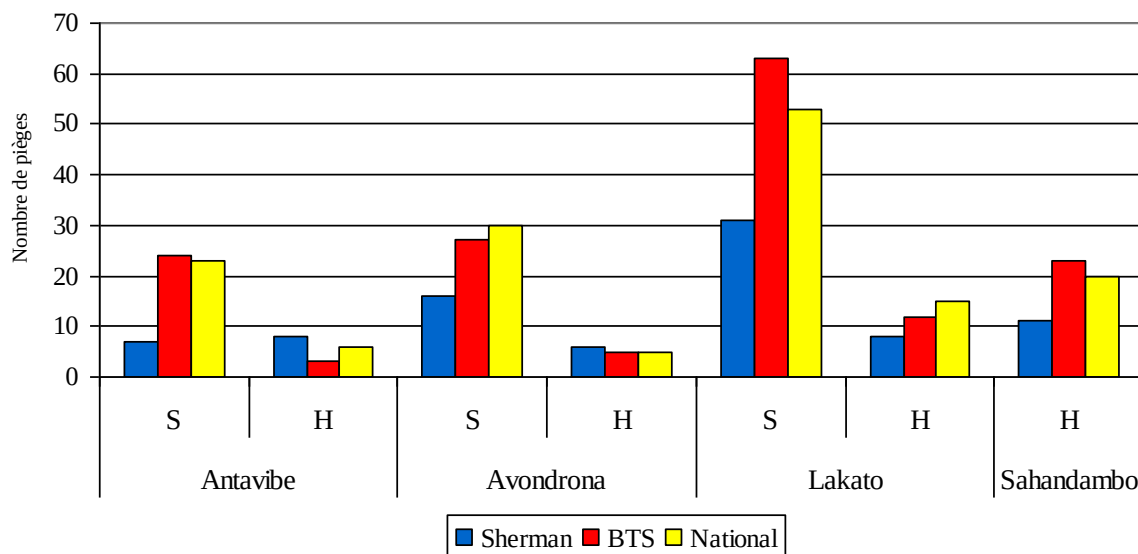
| Site   | Antavibe |             | Avondrona |       | Lakato |       |
|--------|----------|-------------|-----------|-------|--------|-------|
| Saison | S        | H           | S         | H     | S      | H     |
| $r^2$  | 0,052    | 0,35        | 0,006     | 0,035 | 0,021  | 0,026 |
| p      | 0,096    | <b>0,01</b> | 0,52      | 0,49  | 0,25   | 0,94  |
| n      | 53       | 16          | 72        | 15    | 64     | 34    |

### *a.2) Succès des types de pièges standards*

Le nombre de chaque type de pièges standards ayant capturé des petits mammifères dans les sites forestiers et pendant les saisons des études sont illustrées dans la Figure 16. D'une manière générale, les pièges Sherman sont les moins efficaces durant la saison sèche. A l'exception d'Antavibe et Avondrona en saison humide en raison des effectifs trop faibles, le test de Chi2 à un échantillon a été effectué dans chaque site pour une même saison pour tester l'hypothèse nulle stipulant que le succès de capture des types de pièges standards sont les mêmes dans un site pour une saison.

Ainsi, après ces analyses, pour Antavibe en saison sèche (Chi2 = 10,11, p = 0,006, d.d.l. = 2, n = 54) et Lakato pendant la saison sèche (Chi2 = 10,93, p = 0,004, d.d.l. = 2, n = 147), des différences significatives entre les succès des types de pièges ont été trouvés. En revenant à la Figure 16, il est alors possible d'affirmer que ce sont les pièges BTS et National qui sont les plus efficaces dans ces sites pendant la saison sèche.

A l'inverse, pour Avondrona en saison sèche (Chi2 = 4,46, p = 0,10, d.d.l. = 2, n = 73), Lakato en saison humide (Chi2 = 2,11, p = 0,34, d.d.l. = 2, n = 34) et Sahandambo en saison humide (Chi2 = 4,33, p = 0,11, d.d.l. = 2, n = 54), les tests ne sont pas significatives et impliquent ainsi le hasard dans les différences observées entre les succès de capture des types de pièges.



**Figure 16.** Nombre des pièges standards ayant capturés des petits mammifères dans les sites forestiers et pour chaque saison. S : saison sèche ; H : saison humide.

#### *b) Cas des villages*

##### *b.1) Relation entre le poids des micromammifères capturés et la taille des pièges standards*

Après l'analyse de régression linéaire dont les résultats sont fournis dans le Tableau 16, aucunes corrélations significatives n'ont été trouvées entre le poids des individus capturés et la taille des pièges standards, sauf pour Maridaza ( $p < 0,0001$ ). Toutefois, dans ce dernier cas, cette relation positive qui est de l'ordre de 14 % est relativement faible.

**Tableau 16.** Coefficients de régression linéaire ( $r^2$ ) entre la taille des types de pièges standards et le poids des micromammifères capturés dans les sites villages. S : saison sèche ; H : saison humide ; p : valeur de probabilité ; n : effectif total de l'échantillon, \* : uniquement pour *Rattus rattus*. Le résultat significatif est en caractère gras.

| Site   | Ambalafary | Antanambao | Antsahatsaka |       | Maridaza        |
|--------|------------|------------|--------------|-------|-----------------|
| Saison | S          | H*         | S*           | H*    | S               |
| $r^2$  | 0,01       | 0,031      | 0,002        | 0,003 | 0,14            |
| p      | 0,15       | 0,10       | 0,66         | 0,67  | < <b>0,0001</b> |
| n      | 158        | 84         | 90           | 54    | 104             |

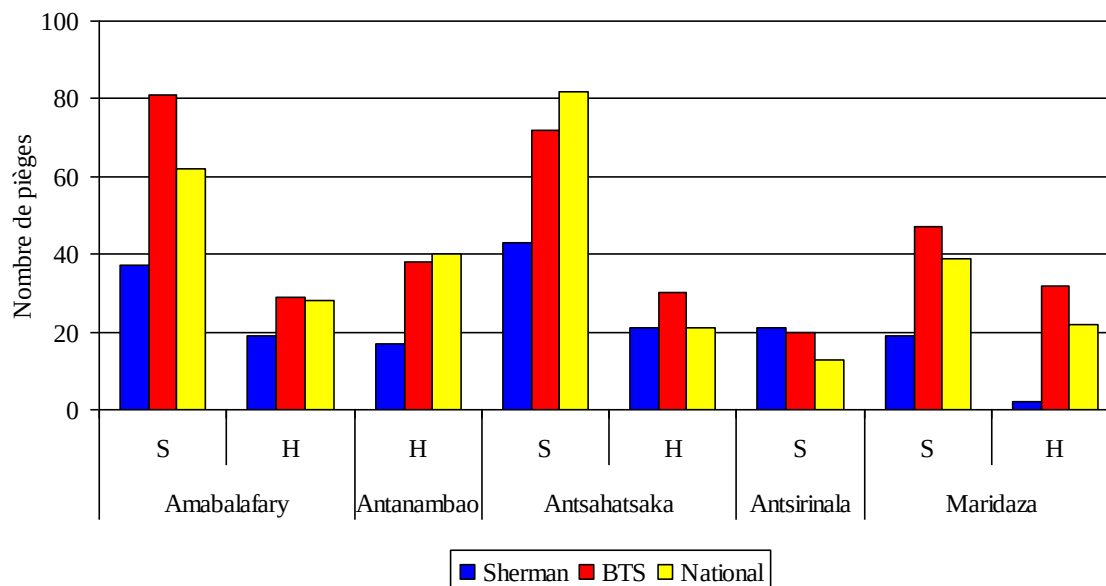


### ***b.2) Succès des types de pièges standards***

Pour les sites villages, le nombre de chaque type de pièges standards ayant capturé des petits mammifères pendant les saisons des études sont illustrées dans la Figure 17. A travers la totalité des études dans les villages, les pièges Sherman sont généralement les moins efficaces sauf pour Antsirinala pendant la saison sèche. Puis les pièges BTS ont capturés le plus d'animaux sauf pour Antanambao et Antsahatsaka respectivement pendant la saison humide et la saison sèche. Le test de Chi2 à un échantillon a été effectué dans chaque site pour une même saison (sauf pour Maridaza en saison humide en raison des effectifs trop faibles) pour tester l'hypothèse nulle stipulant que le succès de capture des types de pièges standards sont les mêmes dans un site pour une saison.

Après les analyses, pour Ambalafary en saison sèche ( $\text{Chi}^2 = 16,23$ ,  $p = 0,002$ , d.d.l. = 2,  $n = 180$ ), Antsahatsaka en saison sèche ( $\text{Chi}^2 = 12,43$ ,  $p = 0,01$ , d.d.l. = 2,  $n = 197$ ), Maridaza en saison sèche ( $\text{Chi}^2 = 11,88$ ,  $p = 0,02$ , d.d.l. = 2,  $n = 105$ ), et Antanambao en saison humide ( $\text{Chi}^2 = 10,25$ ,  $p = 0,005$ , d.d.l. = 2,  $n = 95$ ), des différences significatives ont été trouvées.

A l'inverse, pour Ambalafary en saison humide ( $\text{Chi}^2 = 2,39$ ,  $p = 0,30$ , d.d.l. = 2,  $n = 76$ ) et Antsahatsaka en saison humide ( $\text{Chi}^2 = 2,25$ ,  $p = 0,32$ , d.d.l. = 2,  $n = 72$ ), les différences observées entre le succès des types de pièges ne sont pas statistiquement significatives.



**Figure 17.** Nombre des pièges standards ayant capturés des petits mammifères dans les sites villages pour chaque saison. S : saison sèche ; H : saison humide.

### c) Cas des forêts naturelles-villages

#### c.1) Relation entre le poids des micromammifères capturés et la taille des pièges standards

Le Tableau 17 fournit les résultats des régressions linéaires entre la taille des pièges et le poids des individus capturés. Il s'avère que pour les deux sites forêts-villages, des relations significatives positives sont trouvées. Cela signifie que les petits mammifères de plus grande taille sont plus capturés par les pièges de plus grande taille. Cependant, ces relations sont expliquées à moins de 20 % pour l'ensemble des cas.

**Tableau 17.** Coefficients de régression linéaire ( $r^2$ ) entre la taille des types de pièges standards et le poids des micromammifères capturés dans les sites villages. S : saison sèche ; H : saison humide ; p : valeur de probabilité ; n : effectif total de l'échantillon. Les résultats significatifs sont en caractère gras.

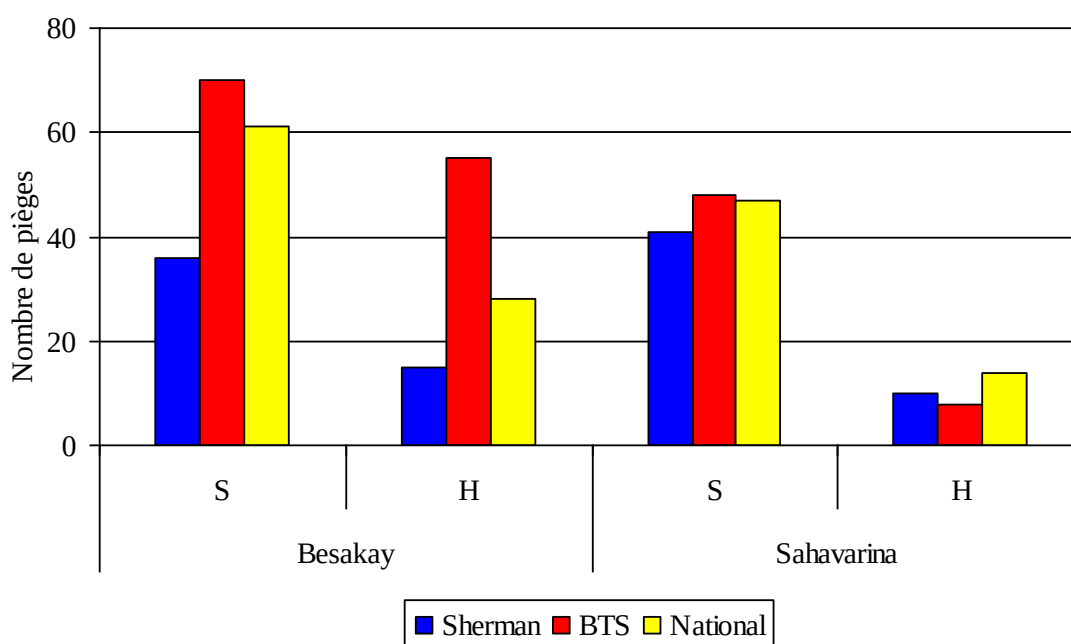
| Site   | Besakay  | Sahavarina |       |
|--------|----------|------------|-------|
| Saison | S        | S          | H     |
| $r^2$  | 0,11     | 0,17       | 0,20  |
| p      | < 0,0001 | < 0,0001   | 0,009 |
| n      | 155      | 135        | 31    |

### *c.2) Succès des types de pièges standards*

A travers les sites forêt naturelle-village, le nombre des pièges standards ayant capturés des petits mammifères est illustré dans la Figure 18. A Besakay, par ordre décroissant, ce sont respectivement les pièges BTS, puis les National et Sherman qui sont les plus effectifs pendant les deux saisons d'études. D'autre part, à Sahavarina, ce sont respectivement les pièges BTS et les Sherman qui ont le succès de capture le plus élevé en saison sèche et en saison humide. Le test de Chi2 à un échantillon a été effectué dans chaque site pour une même saison. L'hypothèse nulle est que le succès de capture des types de pièges standards sont les mêmes dans un site pour une saison.

Pour Besakay pendant la saison sèche ( $\text{Chi}^2 = 11,14$ ,  $p = 0,003$ , d.d.l. = 2,  $n = 167$ ) et la saison humide ( $\text{Chi}^2 = 25,48$ ,  $p < 0,0001$ , d.d.l. = 2,  $n = 98$ ), le succès de capture de petits mammifères entre les types de pièges sont statistiquement différents. Ce qui signifie que les différences observés dans le succès de capture des types de pièges ne sont pas dûs au hasard.

Par contre, à Sahavarina, lors de la saison sèche ( $\text{Chi}^2 = 0,63$ ,  $p = 0,72$ , d.d.l. = 2,  $n = 36$ ) et la saison humide ( $\text{Chi}^2 = 1,73$ ,  $p = 0,41$ , d.d.l. = 2,  $n = 32$ ), les différences entre le taux de réussite en termes de capture des types de pièges ne sont significativement différents.

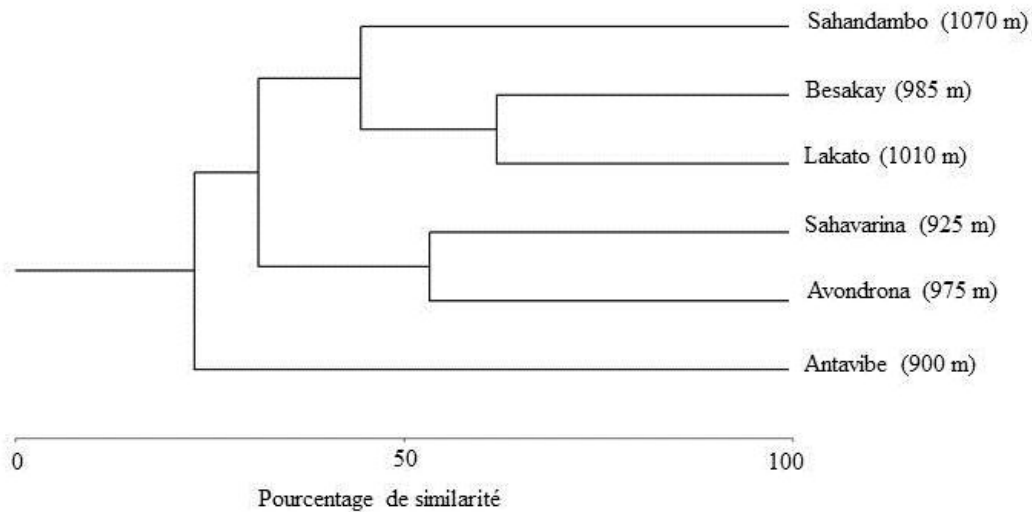


**Figure 18.** Nombre des pièges standards ayant capturés des petits mammifères dans les sites forêt naturelle-village pour chaque saison. S : saison sèche ; H : saison humide.

## **II.8.7. Analyses de similarité des sites et biogéographiques**

### ***a) Similarité des sites***

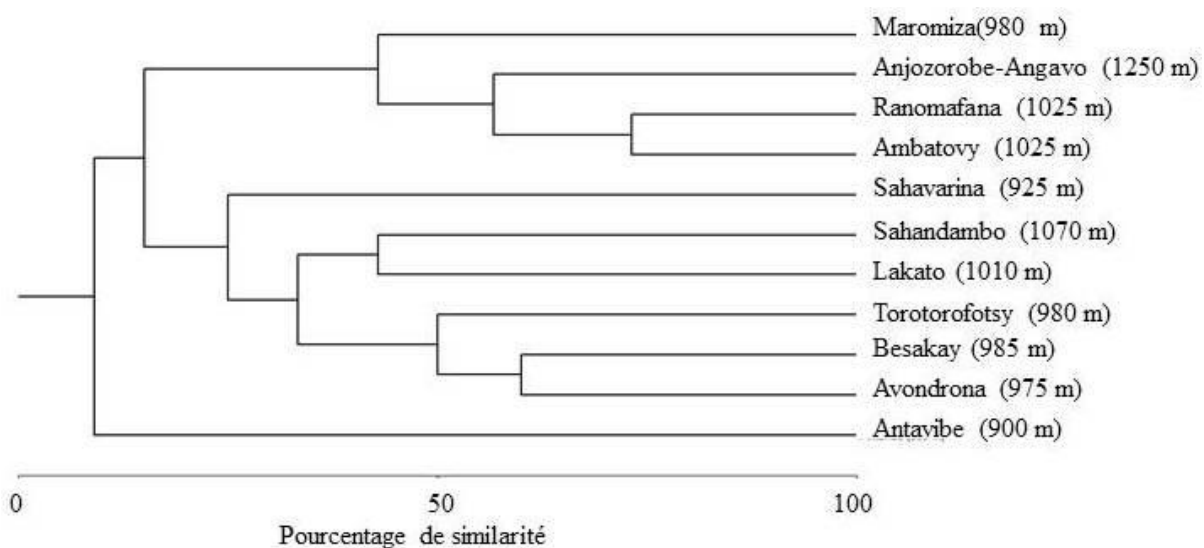
Les sites forestiers et ceux combinant forêt naturelle-village sont considérés dans cette analyse, basé sur la diversité des petits mammifères. Les sites villages sont exclus car ce sont des habitats différents dont la comparaison avec les habitats ne convient pas. Les espèces introduites sont incluses dans l'analyse car certaines d'entre elles (*Mus musculus* et *Rattus norvegicus*) n'ont été répertoriées que dans des sites définis. La Figure 19 fournit un dendrogramme de similarité en petits mammifères des six sites pris en compte. La matrice des indices de similarité de Jaccard utilisé pour l'établissement du dendrogramme est donnée en Annexe 14. Il en ressort deux clades distincts. Le premier est formé uniquement par Antavibe qui s'écarte ainsi des autres sites. En effet, c'est le site forestier le plus pauvre en espèces et il est évident que plusieurs espèces rencontrées dans les autres sites n'ont pas été échantillonnées dans ce site. En se référant à la matrice de similarité, il s'avère que les indices de similarité les plus faibles sont exclusivement lié à ce site. Le deuxième clade est formé par le regroupement des cinq autres sites considérés à savoir Besakay et Lakato qui sont regroupés. Ensuite viennent Sahavarina et Avondrona qui sont regroupés. Il est à noter que ces sites sont les plus proches parmi tous ceux qui ont été considérés. Enfin, Sahandambo forme un clade à part. Il est à rappeler que c'est le seul site forestier qui a été visité uniquement pendant une saison (humide), ce qui aurait probablement comme effet de ne pas recenser certaines espèces qui sont plus actives durant la saison sèche.



**Figure 19.** Dendrogramme de similarité des petits mammifères dans les sites forêts naturelles et forêts naturelles-villages.

#### ***b) Affinités biogéographiques***

La matrice des indices de similarité de Jaccard utilisé pour l'établissement du dendrogramme est donnée en Annexe 15. Il en ressort deux clades distincts dont le premier est formé uniquement par la forêt d'Antavibe (Figure 20). En effet, ce site a le plus faible nombre d'espèces partagées avec les autres. Dans le second clade, deux autres regroupements distincts sont retrouvés. Le premier inclut les quatre autres sites non visités lors de la présente étude (Maromiza, Anjozorobe-Angavo, Ranomafana et Ambatovy). Le deuxième regroupement inclut les cinq sites de la présente étude et un autre (Torotorofotsy). Toutefois, ce dernier site forme un clade à part mais sont plus proches en termes d'espèces avec Besakay et Avondrona. Dans ces analyses, Ambatovy, Maromiza et Torotorofotsy sont des sites forestiers situés même dans le District de Moramanga. Ces résultats montrent déjà qu'entre des sites forestiers géographiquement plus proches, des espèces ne sont pas retrouvées d'un site à l'autre.



**Figure 20.** Dendrogramme de similarité des petits mammifères dans les sites forêts naturelles et forêts naturelles-villages de la présente étude et des autres sites dans le Centre-est de Madagascar.

## II.9. DISCUSSION

### II.9.1. Richesse et composition spécifique des sites étudiés

#### a) Richesse et composition spécifique

Les échantillonnages des petits mammifères réalisés le long de cette étude ont permis de recenser 25 espèces. 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 07 espèces dans les habitats anthropogéniques. Parmi ces dernières, six sont des Afrosoricida qui ont été également trouvées dans les forêts. Les villages n'abritent pas alors des espèces d'Afrosoricida propres à eux. Cependant, une espèce de Rodentia endémique (*Brachyuromys betsileoensis*) a été trouvée uniquement dans un site village. C'est alors la seule espèce propre aux sites villages, c'est-à-dire qui n'a pas été trouvée dans les sites forestiers. Parmi les cinq espèces introduites, toutes sont présentes dans les sites villages alors qu'une seule est absente dans les milieux forestiers (*Suncus etruscus*). Ces résultats montrent que les espèces endémiques et introduites peuvent être répertoriées aussi bien dans les habitats forestiers que dans les anthropogéniques.

Dans les forêts naturelles, en analysant les sites cas par cas, il s'avère que chaque site possède des communautés de petits mammifères relativement différentes en termes de richesse et de composition spécifique. En effet, tous les taxa confondus, la richesse dans ces sites

varient entre 06 (Antavibe) à 16 espèces (Lakato). En excluant les espèces introduites, cet effectif est réduit entre 04 (Antavibe) à 10 (Avondrona). C'est ainsi que parmi les Afrosoricida, la forêt d'Antavibe qui a été visitée à deux reprises n'abrite que deux espèces qui sont des formes bien connues pour être présentes aux alentours des villages. Parmi les rongeurs endémiques, c'est le site d'Avondrona qui abrite le moins de Nesomyidae avec une seule espèce (*Eliurus tanala*) mais par contre un des plus riches en espèces d'Afrosoricida (neuf espèces). Parmi tous les sites forestiers, c'est dans la forêt d'Avondrona seulement (975 m d'altitude) que *Microgale drouhardi* a été recensée 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 (Maminirina *et al.*, 2008) y compris les forêts humides orientales (Soarimalala & Goodman, 2011). Ceci peut être lié à la qualité de la forêt qui y est encore moins dégradée avec la présence des petits ruisseaux permanents qui sillonnent les vallées. Ce qui confère la présence de l'humidité presque tout le long de l'année, au moins, dans une partie du site. Effectivement, les lignes de piégeage ayant capturés des individus de *Microgale drouhardi* se situaient à proximité de ces points d'eaux. D'autre part, le site d'Avondrona est situé à quelques kilomètres des zones d'intervention de la société Ambatovy et est incluse parmi les forêts cibles des efforts de conservation de cette société. En effet, durant les échantillonnages sur terrain, des patrouilles qui circulent dans la forêt dans le but de surveiller et contrôler les actes de dégradation d'origine humaine ont été observées. Il s'avère ainsi que par rapport aux sites forestiers, Avondrona se situe parmi le moins soumis aux pressions anthropiques. Il en ressort que *Microgale drouhardi* fréquente plutôt les habitats forestiers peu perturbés dans cette région de l'île. D'autre part, pour les rongeurs endémiques, c'est la forêt de Lakato qui est la plus riche avec quatre espèces. Pour les rongeurs introduits, *Rattus rattus* est présent dans tous les sites, alors que *Mus musculus* et *Rattus norvegicus* ne sont trouvées qu'à Lakato. En effet, ces deux espèces sont plutôt inféodées aux villages et aux alentours des habitations humaines et constitueraient vraisemblablement des signes indirects d'une présence d'habitations humaines, du moins temporaires dans cette forêt. Par ailleurs, parmi les Soricomorpha, *Suncus etruscus* n'a pas été recensé dans les forêts naturelles. En effet, cette espèce est plutôt abondante dans les forêts sèches caducifoliées occidentales et dans le bush épineux dans le Sud de Madagascar (Soarimalala & Goodman, 2011). Toutefois, sa présence

dans les forêts humides orientales comme à Ambatovy a déjà été documentée (Soarimalala & Raheriarisena, 2010). C'est en effet une espèce plutôt généraliste en termes d'habitats.

En comparant ces résultats à la richesse spécifique des sites forestiers situés dans le District de Moramanga, il apparaît que les sites étudiés sont relativement pauvres en termes d'espèces. Par exemple, en excluant les espèces introduites, la forêt d'Ambatovy (1025 m) qui abrite 15 espèces d'Afrosoricida et six espèces de Nesomyidae (Soarimalala & Raheriarisena, 2010) ou de Torotorofotsy (980 m) avec 12 espèces d'Afrosoricida et cinq espèces de Nesomyidae (spécimens de l'UADBA) ou encore de Maromiza (980 m) qui abrite 13 espèces d'Afrosoricida et quatre espèces de Nesomyidae (Vahatra, Non publié) sont relativement plus riches en espèces. En considérant des forêts plus éloignées et situées dans la partie centre-est de Madagascar comme Ranomafana (1025 m) avec 16 espèces d'Afrosoricida et huit espèces de Nesomyidae (Soarimalala *et al.*, 2001) ou encore Anjozorobe-Angavo (1250 m) avec 15 espèces d'Afrosoricida et huit espèces de Nesomyidae (Soarimalala *et al.*, 2007), il apparaît encore que les forêts visitées à travers la présente étude sont relativement moins riches. Cela pourrait être lié aux différences de qualités de l'habitat ou des nombres de stations de captures entre ces sites forestiers.

Dans les sites villages, la richesse spécifique varie entre cinq (Maridaza) à dix espèces (Antsahatsaka). A priori, ce dernier est remarquable car en termes de richesse spécifique (dix espèces dont cinq Afrosoricida), il dépasse même la forêt d'Antavibe qui n'abrite au total que six espèces dont quatre sont endémiques. En outre, à l'exception d'Antsirinala, les quatre autres sites abritent entre une à cinq espèces d'Afrosoricida. Pour les Rodentia, seul Antsirinala abrite une espèce endémique (*Brachyuromys betsileoensis*). Dans les villages, ce sont ainsi les trois espèces de rongeurs introduites qui sont principalement capturées. Parmi ces espèces, *Rattus rattus* est bien connue comme étant remarquablement ubiquiste et apte à exploiter presque tous les habitats naturels et anthropogéniques à Madagascar (Soarimalala & Goodman, 2011). Sa présence dans les villages est commune mais dans les forêts naturelles où il n'y a pas de population humaine, la présence de *Rattus rattus* indique une plus grande aptitude généraliste, une niche écologique plus vaste et une capacité de dispersion élevée. Parmi les Soricomorpha, *Suncus murinus* n'est absente que dans le site de Maridaza. Cette espèce introduite montre aussi une aptitude généraliste non négligeable. Ensuite, *Suncus etruscus* n'est absente qu'à Ambalafary et Besakay. Ainsi, cette espèce est plus capturée dans



les habitats anthropogéniques que les milieux forestiers. Toutefois, il est utile de rappeler que cette espèce qui est le plus petit mammifère de l'île, pesant environ 2 g, est une des plus difficiles à capturer.

***b) Espèces endémiques généralement forestières capturées dans des habitats non forestiers***

Plusieurs centaines de captures de petits mammifères ont été réalisées dans plusieurs sites à travers Madagascar dont la plupart ont utilisés les mêmes techniques que celles employées durant cette étude. La plupart de ces travaux ont été menés dans les habitats forestiers naturels. D'une part, des exceptions incluent les investigations dans des zones non forestières des sites de hautes montagnes incluant des végétations éricoïdes (Langrand & Goodman, 1997), dans des habitats secondaires (Ramanamanjato & Ganzhorn, 2001 ; Scott *et al.*, 2006), dans des plantations d'arbres exotiques (Ramanamanjato & Ganzhorn, 2001) et dans des zones marécageuses à proximité ou à l'intérieur de forêts naturelles (Soarimalala *et al.*, 2001). En effet, les zones dégradées et secondaires comme les *savoka* n'ont généralement pas été assez explorées dans ces différents inventaires. Ainsi, les informations acquises sur les petits mammifères à travers Madagascar montrent que, outre quelques membres de la Sous-famille des Tenrecinae, les espèces endémiques de la Grande île sont principalement ou strictement restreintes dans les habitats forestiers naturels peu perturbés ou légèrement dégradés.

Parmi les espèces de Rodentia endémiques recensées pendant cette étude, seule *Brachyuromys betsileoensis* a été répertoriée dans les habitats anthropogéniques. En ce qui concerne les Afrosoricida, quatre ont été capturées dans ces habitats villageois (*Microgale cowani*, *Microgale majori*, *Microgale pusilla* et *Microgale thomasi*). Depuis longtemps, toutes ces espèces ont été considérées comme généralement ou strictement forestières (Soarimalala & Goodman, 2011).

***b.1) Brachyuromys betsileoensis***

Des investigations antérieures mentionnent la présence de cette espèce en dehors des habitats forestiers, notamment dans les végétations dominées par des herbacées, généralement proches de marécages, des étangs et dans les rizières abandonnées (Jansa & Carleton, 2003a). Ainsi, cette espèce est capable de s'adapter aux habitats ouverts anthropogéniques. Dans la présente étude, un individu a été capturé dans une savane proche du village d'Antsirinala et à

proximité de rizières et de sources d'eaux proches qui, dans un contexte écologique, présente une similarité en termes d'habitat par rapport aux résultats de Jansa & Carleton (2003a). L'individu capturé était un juvénile, ce qui signifie des individus adultes existent aux environs du point de capture. D'après les images satellitaires, le point de capture se situe à plus de 11 km de l'habitat forestier naturel le plus proche. En effet, *Brachyuromys betsileoensis* a été la seule espèce de rongeur endémique répertoriée en dehors de la forêt naturelle. Cette capacité à vivre dans des conditions environnementales en dehors des forêts naturelles ont déjà été signalés par Langrand & Goodman (1997) qui ont recensé l'espèce dans les hautes montagnes au-dessus de la zone forestière dans les massifs d'Andringitra où les températures descendent jusqu'à -7 °C pendant la nuit (Saboureau, 1962). En outre, en supposant une régression de la lisière forestière à raison de 1 km par an et vu la distance de la forêt naturelle la plus proche (11 km), il est possible d'affirmer qu'une population de *Brachyuromys betsileoensis* aurait déjà existée, au moins aux alentours d'Antsirinala depuis plusieurs années. D'autre part, comme il a été proposé que les habitats savanicoles ne sont pas issus des activités anthropiques et seraient alors parmi les habitats naturels à Madagascar (Bond *et al.*, 2008 ; Vorontsova *et al.*, 2016), il est possible que le milieu de capture de *Brachyuromys betsileoensis* fasse partie de son aire de distribution naturelle. Cette espèce possède donc une combinaison de tolérances écologiques allant du type d'habitat aux conditions environnementales.

### ***b.2) Microgale cowani et Microgale pusilla***

Ces deux espèces sont connues pour habiter dans les forêts naturelles intactes à perturbées, dans les fragments de forêts dégradées avec des activités humaines avancées (MacPhee, 1987 ; Goodman *et al.*, 1997 ; Goodman & Rakotondravony, 2000), dans les plantations de plantes exotiques et zones ouvertes (Jenkins, 2003). Pendant la présente étude, *Microgale cowani* a été capturée dans le village de Sahavarina, généralement dans des habitats proches des rizières, des plantations de fruits et des canaux d'irrigation d'eau. Des résultats similaires ont été trouvés dans un site des hautes terres de Madagascar, à Ankazomivady. Dans ce site, l'espèce a été répertoriée le long de marécages entourées par des rizières et des herbacées, mais à proximité de la forêt (Goodman *et al.*, 1998). En outre, dans les zones sommitales du massif d'Andringitra au-dessus de la ceinture forestière, *Microgale cowani* est commune le long des ruisseaux ou dans les zones proches de marécages permanents où la végétation est dominée par des herbacées et une formation de forêt sclérophylle (Langrand &

Goodman, 1997). Dans la Réserve Spéciale d'Ambohitantely, cette espèce a été trouvée dans des fragments forestiers de surface allant de 1 250 à 0,64 ha qui sont séparés par des savanes anthropogéniques (Goodman & Rakotondravony, 2000), résultant des feux de brousse répétitifs. Ces résultats indiquent d'abord que *Microgale cowani* est capable de vivre dans des petits fragments forestiers. Ensuite, l'espèce est probablement capable de traverser des habitats herbeux secondaires pour rejoindre divers fragments forestiers. Toutefois, il se peut qu'il s'agisse d'une population très vaste qui a subi une fragmentation, entraînant plusieurs groupes de populations de petites, moyennes et de grandes tailles.

Durant cette étude, *Microgale cowani* a été capturée jusqu'à 450 m d'un fragment de forêt dégradée, ce qui appuie la capacité de cette espèce à traverser ou même à vivre dans les habitats non forestiers. En effet, la tolérance écologique de cette espèce est importante par sa capacité à exploiter différents types d'habitats et à résister à des températures nocturnes descendant jusqu'à -7°C (Langrand & Goodman, 1997). Il peut s'agir d'un cas de recolonisation d'habitat ou simplement des déplacements pour la recherche de nouveaux habitats, espaces ou de ressources alimentaires.

En ce qui concerne *Microgale pusilla*, plusieurs travaux mentionnent sa présence en dehors des habitats forestiers naturels tel que les zones marécageuses ou humides (MacPhee, 1987 ; Goodman *et al.*, 2000 ; Olson *et al.*, 2004). Basé sur des analyses d'isotopes stables, cette espèce occupe une niche trophique particulièrement différente des autres espèces de *Microgale* typiques des forêts humides orientales malgaches (Dammhahn *et al.*, 2013), traduisant déjà chez *Microgale pusilla* un mode de vie différent. En effet, cette espèce est moins sensible à la dégradation de l'habitat par rapport aux autres espèces du même genre (Jenkins, 2003), peut être à l'exception de *Microgale cowani* en considérant les résultats de la présente étude. Ici, *Microgale pusilla* a été répertoriée jusqu'à plus de 3 km de la forêt naturelle la plus proche. Les habitats de recensement sont variés et généralement situés à proximité de sources d'eau (plantation d'*Eucalyptus*, *savoka* et herbacées le long de rizières).

### ***b.3) Microgale majori***

Le recensement de *Microgale majori* présenté dans la présente étude constitue le premier cas de capture de l'espèce directement en dehors des habitats forestiers naturels. Trois sites villages sont alors connus pour héberger l'espèce, à savoir Ambalafary, Antanambao et

Antsahatsaka. Dans ces sites, la plantation d'*Eucalyptus* est l'habitat commun de capture. Ce qui indique que ce type de plantation constitue un habitat typique pour cette espèce dans les sites villages. Seulement à Ambalafary, l'espèce a été échantillonnée dans un *savoka*, ce qui montre alors que *Microgale majori* peut exploiter différents types d'habitats anthropogéniques. En considérant son histoire naturelle, cette espèce possède une longue queue préhensile qui lui sert de cinquième membre lui permettant de grimper aux arbres (Jenkins, 2003 ; Soarimalala & Goodman, 2011). Ainsi, cette espèce serait primitivement forestière avec une aptitude à grimper qui constituerait un avantage pour plus de facilité d'accès à la nourriture, attribuant une chance de survie plus élevée par rapport aux autres espèces dans le même genre. Durant la présente étude, *Microgale majori* a été recensée jusqu'à 5 km de la forêt naturelle la plus proche, ce qui indique chez cette espèce une aptitude à vivre dans ces habitats villageois. Dans une étude sur l'impact de la fragmentation forestière sur les petits mammifères et menée dans la Réserve Spéciale d'Ambohitantely, notamment dans des blocs forestiers séparés par des savanes anthropogéniques, *Microgale majori* a été échantillonnée dans des blocs forestiers allant de 1 250 à 0,64 ha (Goodman & Rakotondravony, 2000 ; Olson *et al.*, 2004).

#### ***b.4) Microgale thomasi***

Cette espèce est considérée comme confinée dans les forêts naturelles orientales malgaches et relativement intactes (Soarimalala & Goodman, 2011). Durant la présente étude, l'espèce a été capturée dans un *savoka* situé seulement à 90 m de la forêt naturelle. Il est donc incertain d'en déduire si cette espèce vit en permanence dans l'habitat donné ou est en phase de se disperser, à la quête de nouveaux espaces. Toutefois, basé sur ce résultat et le recensement de cette espèce dans une forêt perturbée et une plantation de pins (Goodman *et al.*, 1996b), il en ressort l'évidence que l'espèce est capable de vivre dans des habitats anthropogéniques. Dans d'autre cas, le domaine vital de l'espèce serait plus large en fonction de leur besoin.

Pour résumer ces différentes parties, chez *Brachyuromys betsileoensis*, *Microgale cowani* et *Microgale pusilla*, leur recensement en dehors de la forêt naturelle peut s'expliquer par une tolérance écologique comprenant entre autres la capacité à vivre dans des conditions environnementales sévères et l'aptitude à traverser des habitats ouverts. L'absence éventuelle

de ces aptitudes écologiques chez les autres espèces endémiques de petits mammifères recensées les aurait restreintes dans les habitats forestiers. En particulier pour *Microgale* spp., leurs mœurs nocturnes permettraient également d'échapper aux prédateurs qui sont plus nombreux le jour dans les milieux ouverts. Pour *Microgale majori*, il est possible de supposer que sa longue queue constitue un avantage, par rapport aux autres espèces dans le même genre, pour grimper aux buissons et faciliterait l'exploitation des sources de nourritures.

### **c) Variation saisonnière du rythme d'activité des espèces**

La variation saisonnière dans les communautés des petits mammifères échantillonnés reflètent le rythme d'activité annuel des espèces. Pour les Afrosoricida, plus d'espèces sont recensées pendant la saison humide. Par exemple à Avondrona, quatre espèces ont été répertoriées en saison sèche contre dix pendant la saison humide (Annexe 7 ; Figure 15). Respectivement pour Antavibe et Lakato, une espèce additionnelle est répertoriée en saison humide. *Tenrec ecaudatus* figure parmi les espèces qui apparaissent pendant la saison humide. Cette espèce est connue pour entrer en torpeur (ralentissement de l'activité physiologique et engourdissement prolongé) ou même en hibernation (ralentissement du métabolisme durant une période donnée) pendant la saison sèche (Eisenberg & Gould, 1970) et il est évident que cette espèce est plutôt active pendant la saison humide, ce qui augmente la probabilité de sa capture. En outre, *Hemicentetes semispinosus* a été capturée pendant la saison sèche à Avondrona et à Lakato, vers le mois d'août. Bien que durant la saison sèche et sous des conditions climatiques défavorables, l'hibernation chez cette espèce est facultative et que l'animal peut entrer plutôt en torpeur (Stephenson & Racey, 1994), la capture de *Hemicentetes semispinosus* pendant cette saison sèche montre qu'au moins dans cette partie de l'île, le climat est tolérable pour l'espèce et permet une activité, même en pleine saison sèche.

Pour les Rodentia endémiques, dans tous les sites, le rythme d'activité diminue pendant la saison humide. La forêt de Lakato est la plus riche en espèces dont trois (*Eliurus tanala*, *Eliurus minor* et *Nesomys rufus*) sont retrouvées pendant les deux saisons tandis que *Gymnuromys roberti* n'a pas été répertoriée pendant la saison humide. Les deux autres sites sont plus pauvres en espèces et notamment à Avondrona, aucune espèce de Rodentia endémique n'a été capturée pendant la saison humide contre une seule durant l'autre saison. Une des raisons qui peuvent expliquer cette faible richesse est l'emplacement des pièges qui auraient été positionnés dans des microhabitats ou habitats peu préférés par ces animaux, ce

qui n'a pas permis leur capture. L'autre hypothèse est que le site même qui est réellement pauvre en espèces de Rodentia endémiques. En effet, à Antavibe, la dégradation de la forêt 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, comme Avondrona. Il est alors possible que les espèces de Rodentia endémiques soient plus abondantes à l'intérieur qu'à la périphérie de ces forêts. 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. Les cas de captures d'*Eliurus tanala* à Besakay le long de la lisière forestière montrent encore une fois que chaque site possède les caractéristiques qui lui sont propres. En effet, cette espèce est capable de vivre dans ces lisières qui se situent le long de défrichements, donc dans un habitat peu stable et perturbé. D'autre part, il est à rappeler que le rythme d'activité des espèces a été déduit de la fréquence de capture dans les pièges. Il est possible que la disponibilité plus faible des ressources pendant la saison sèche ait entraîné les individus à être plus attirés par les appâts pendant cette saison par rapport à la saison humide.

Par ailleurs, étant donné que ces Rodentia endémiques sont considérés comme principalement granivores et frugivores (Soarimalala & Goodman, 2011), les périodes de floraisons et de fructifications à l'origine des formations des graines pourraient également affecter l'abondance et le rythme d'activité de ces animaux. Basé sur la période de floraison et de fructification de certaines espèces qui sont principalement répandues dans les forêts du District de Moramanga comme *Asteropeia multiflora* (Famille des Asteropeiaceae), *Leptolaena pauciflora* (Famille des Sarcolaenaceae) ou encore *Rhodolaena coriacea* (Famille des Sarcolaenaceae), il s'avère que cette période est continue toute l'année ou à partir de novembre au début de la saison humide (Ramananjanahary *et al.*, 2010). Ce qui exprime une disponibilité de sources de nourritures tout au long de l'année. Quant à *Rattus rattus*, l'espèce est présente pendant les deux saisons. Dans tous les cas, et notamment pour les rongeurs, il n'est pas à écarter que lors des périodes d'abondance des ressources alimentaires, l'appât utilisé dans la présente étude ne fasse pas le poids et ne soit pas aussi efficace pour attirer l'animal. D'où les variations saisonnières observées.

En ce qui concerne les deux sites combinant forêt naturelle et village, le nombre des espèces d'Afrosoricida est plus élevé en saison sèche à Besakay, ce qui diffère des

observations pour les sites forestiers. Parmi les sept espèces répertoriées à Besakay pendant la saison sèche, seule une (*Microgale pusilla*) est recensée en saison humide. Ainsi, *Microgale cowani* et *Oryzomys hova* ne sont présentes que pendant cette dernière saison. Pour Sahavarina, le même scénario que pour les forêts naturelles est retrouvé pour les Afrosoricida. Pour les Rodentia endémiques, seules deux espèces (*Eliurus tanala* et *Eliurus webbi*) ont été répertoriées dans ces habitats forestiers proches de villages (Annexe 7). A Besakay, les deux espèces sont trouvées en saison humide contre une seule (*Eliurus tanala*) pendant la saison sèche, tandis qu'à Sahavarina seule *Eliurus tanala* est recensée uniquement en saison sèche et aucune pour l'autre saison. D'une manière générale, les différences observées entre les sites peuvent être liées aux caractéristiques même des habitats présents dans chaque site. De plus, l'emplacement et la distribution du nombre des lignes de piégeages qui sont répartis à la fois dans les habitats forestiers et villageois (Annexe 5) seraient également impliqués car seules quelques-unes ont été installées dans les forêts. D'autre part, la musaraigne *Suncus murinus* est apparemment active pendant les deux saisons. Pour les rongeurs introduits, les trois espèces sont présentes dans les deux sites, mais *Mus musculus* et *Rattus norvegicus* ne sont répertoriées qu'à Sahavarina en saison sèche tandis que seule l'espèce *Rattus norvegicus* n'a pas été capturée à Besakay en saison humide. Pour ces deux dernières espèces, ce non recensement n'indique pas nécessairement leur absence pour chaque saison citée car il est bien connu que ces espèces fréquentent aussi bien les maisons des villages. Effectivement, suite à une brève enquête menée auprès des hommes dans les maisons, il s'avère que ces deux espèces fréquentent bien les maisons pendant la saison humide.

Parmi les sites villages, en termes d'Afrosoricida, les mêmes observations que pour les forêts naturelles sont retrouvées ici. Et pour les Rodentia introduits, les trois espèces sont répertoriées durant les deux saisons sauf à Ambalafary où *Mus musculus* et *Rattus norvegicus* ne sont pas trouvées en saison humide. Ceci rappelle directement le cas du site de Besakay cité plus haut.

Pour résumer, dans les forêts naturelles et les villages, l'activité biologique des Afrosoricida est plus intense pendant la saison humide. Par contre, uniquement pour les forêts naturelles, l'inverse est retrouvé chez les Rodentia endémiques. Pour les deux sites combinant les habitats forestiers et villageois, les mêmes constatations sont observées à Sahavarina alors qu'à Besakay, les Afrosoricida sont plus diversifiés en saison sèche et les Rodentia

endémiques en saison humide. Pour les rongeurs introduits, les espèces sont généralement trouvées durant les deux saisons avec quelques exceptions pour *Mus musculus* et *Rattus norvegicus* aux alentours des villages. Dans tous les cas cités ici, certaines espèces recensées pendant une saison ne sont pas retrouvées durant la saison suivante. 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.

## **II.9.2. Abondance relative**

### **a) Approche par les trous-pièges**

Ce sont principalement les Afrosoricida et les Soricomorpha qui ont été capturés par les trous-pièges. Dans les sites forestiers, l'abondance relative la plus élevée est enregistrée à Avondrona pendant la saison humide et il s'agit principalement d'Afrosoricida et d'un individu de Soricomorpha. L'hypothèse de Brown (2001) semble être appuyée : quand l'abondance relative des espèces est élevée, la richesse spécifique s'accroît avec celle-ci car parmi tous les sites forestiers, c'est Avondrona qui abrite le plus d'espèces d'Afrosoricida et dont la plupart a été capturée en saison humide (Annexe 7). 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 d'Afrosoricida.

Comparé aux résultats issus dans différents sites du corridor de Mantadia-Zahamena (Rakotondraparany & Medard, 2005) qui se trouve également dans cette partie centre-est de l'île et qui utilisaient le même nombre de nuit-trous-pièges qu'ici, les résultats de la présente étude ne sont pas négligeables. Les différences du taux de capture entre les sites d'études pourraient être expliquées par l'emplacement des lignes de trous-pièges et par les différents microhabitats. En effet, pour ces espèces fouisseuses, l'abondance de la litière qui constitue le lieu d'exploitation des sources alimentaires est important. Les litières contribuent 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 (Funmilayo *et al.*, 1977 ; Bachelier, 1978 ; Edwards *et al.*, 1999) y compris les invertébrés qui sont à la base du régime alimentaire des Afrosoricida à Madagascar (Goodman *et al.*, 1996a ; Soarimalala, 1998 ; Soarimalala & Goodman, 2003). La litière permet également d'éviter les prédateurs. Cependant, les taux de captures entre les deux saisons pour chaque site s'écartent faiblement mais la composition en espèces diffère.



Dans les sites villages, les abondances relatives obtenues par les trous-pièges sont généralement inférieures par rapport à celles des forêts. Cela s'explique par le nombre faible d'espèces d'Afrosoricida, qui sont les premières cibles de la technique, présentes dans ces habitats et l'espèce qui est souvent capturée est *Hemicentetes semispinosus*. Le meilleur taux de capture a été rencontré à Antanambao pendant la saison humide. Ceci est dû, d'une part, par le nombre élevé de *Suncus murinus* qui est le plus élevé dans tous les sites, associé aux espèces du genre *Microgale* ainsi que des Rodentia capturés dans ces trou-pièges. En outre, seuls à Antsirinala et à Maridaza qu'aucun Afrosoricida n'a été capturé par cette technique. D'un site à l'autre, les espèces capturées sont ainsi des Afrosoricida et des Soricomorpha avec des nombres d'individus respectifs variables. Pour les Afrosoricida notamment, le taux de capture augmente pendant la saison humide (Ambalafary et Antahatsaka).

Dans les sites forêts-villages, l'abondance relative la plus élevée a été rencontrée à Besakay pendant la saison humide, expliquée notamment par l'abondance élevée des Afrosoricida. En effet, même si une seule ligne de trous-pièges a été installée dans les habitats forestiers dans ce site, les Afrosoricida capturés le long de cette ligne sont comparables à ceux capturés dans les sites forestiers qui utilisaient trois fois de nombre de ligne 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 (Figure 8, page 40) 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 avec seulement un individu Afrosoricida et un individu Soricomorpha.

Enfin, même si les trous-pièges conviennent plutôt aux Afrosoricida et Soricomorpha, des individus de Rodentia ont été capturés par cette technique. Particulièrement à Lakato, les trous-pièges ont permis de capturer deux individus d'*Eliurus minor* qui ont été répertoriés uniquement par cette méthode. A travers tous les sites, ce sont des *Mus musculus* et des *Rattus rattus* qui sont souvent capturées par les trous-pièges. D'une manière générale, ces individus de Rodentia sont de petite taille et/ou dans un état faible ou épuisé et sont ainsi incapables de franchir les seaux.

### ***b) Approche par les pièges standards***

Etant donné que les pièges standards sont principalement destinés aux rongeurs, ce taxon est abordé dans un premier temps. Effectivement, les rongeurs qui sont granivores, pour la plupart, sont plus attirés par l'odeur du beurre de cacahuète qui fait partie des appâts utilisés ici. D'une manière générale, dans les sites forestiers et les sites combinant forêt et village, les rongeurs introduits sont toujours les plus capturés par rapport aux rongeurs endémiques.

Dans les forêts naturelles, l'abondance relative la plus élevée est enregistrée à Lakato pendant la saison sèche avec 20,28 %. En effet, parmi tous les autres sites donnés, c'est dans ce site que le plus 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. Ici, l'hypothèse de Brown (2001) citée plus haut est encore vérifiée. En effet, Lakato constitue aussi le site 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 *Rattus rattus* indiqueraient un habitat qui répond aux besoins écologiques de ces taxa. En effet, en termes d'habitat, Lakato est encore moins dégradé par rapport à Antavibe par exemple. Cela montre que le niveau de dégradation d'une forêt n'inclut pas nécessairement un nombre élevé de *Rattus 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 1,85 % de *Rattus rattus*. En effet, durant cette période aucun rongeur endémique n'a été inventorié contre quatre individus d'*Eliurus tanala*. Il en ressort aussi un taux capture faible associé à une richesse pauvre qui pourrait être aussi relié à l'hypothèse de Brown (2001).

En outre, dans les autres sites forestiers, les abondances relatives se situent entre les deux valeurs extrêmes citées plus haut et ces taux sont caractérisés par une nette abondance de *Rattus rattus* par rapport aux rongeurs endémiques. Ceci peut-être expliqué par la capacité de reproduction considérable de *Rattus rattus*. En effet, dépendant des conditions du milieu, chez cette espèce une femelle peut avoir trois à neuf portées par an avec jusqu'à 10 ratons par portée (Rakotondravony, 1992 ; Rasamoelina & Andriamalala, 1999). L'espèce possède aussi une maturité sexuelle relativement précoce de 68 jours et une durée de gestation courte comprise 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. De plus, cette espèce est remarquablement ubiquiste. D'après ces informations, il est normal que *Rattus rattus* soit en abondance élevée dans ces habitats forestiers. Toutefois, il est vrai que chez le genre *Eliurus* par exemple, le nombre de portées qui est de trois à cinq par année (Soarimalala & Goodman, 2011) n'est pas moindre par rapport à *Rattus rattus*, mais peu d'informations précises sont disponibles sur les Rodentia endémiques malgaches.

Les mêmes constatations générales que pour les sites forestiers sont 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 *Rattus rattus* qui sont principalement capturés. En effet, *Mus musculus* et *Rattus norvegicus* ne sont capturées que par un nombre d'individus relativement faible. Ceci pourrait expliquer en partie leur absence dans certains sites villages durant les échantillonnages pendant une saison donnée (voir plus haut). En effet, dans certains sites du Centre de Madagascar et à Moramanga, de résultats similaires montrent un faible nombre de *Mus musculus* par rapport à *Rattus rattus* dans les habitats secondaires (Rafanomezana, 1998). D'une manière générale, l'abondance des rongeurs introduits sont supérieurs dans les habitats villageois que dans les sites forestiers. Ce qui montre que les villages demeurent l'habitat privilégié de ces espèces. Par exemple, pour *Rattus norvegicus* et *Rattus rattus* qui sont aussi connues comme étant omnivores, ces habitats anthropogéniques où les champs de culture abondent, fournissent une source de nourriture facile d'accès et variée. Particulièrement pour *Rattus rattus* dans tous les types de sites visités pendant les deux saisons d'études, une constatation générale s'impose : son abondance relative est presque deux fois supérieure pendant la saison sèche par rapport à la saison humide. Des résultats similaires ont été trouvés dans deux sites anthropogéniques de Moramanga qui ont été échantillonnés mensuellement (Rafanomezana, 1998). Cependant, dans ces travaux, le maximum des captures se situait aux mois de novembre et de décembre et ceci est expliqué par le cycle de reproduction de l'espèce.

Finalement, même si les pièges standards ciblent surtout les rongeurs, des Afrosoricida ont été capturés par ce type de piégeage mais dans des rares cas. Des cas plus fréquents ont été constatés chez le soricomorphe *Suncus murinus*. Dans une certaine mesure, ces résultats montrent que les pièges standards sont complémentaires des trous-pièges. La capture de deux

individus de *Tenrec ecaudatus*, exclusivement par le piège du type BTS à Sahandambo et d'un individu de *Microgale cowani* dans un habitat ouvert par un piège Sherman en témoigne.

### **II.9.3. Indices de diversité et d'équitabilité**

Ces indices reflètent d'une certaine manière la richesse et la composition spécifique de chaque site, associés à la répartition des individus capturés dans les différents taxa. En général, les indices de diversité et d'équitabilité sont proportionnels pour chaque site étudié et pour chaque saison. Pour les Afrosoricida et Soricomorpha, des indices de diversités nuls ont été rencontrés à Antavibe et à Maridaza pendant la saison sèche. Ceci s'explique par la capture d'une seule espèce soit d'un Afrosoricida, soit d'un Soricomorpha dans ces sites. Dans les sites forestiers, les indices sont toujours plus élevés par rapport aux sites villages en considérant une même saison d'échantillonnage sauf pour le cas de la forêt d'Antavibe. Pour les Rodentia, seule dans la forêt d'Avondrona pendant la saison humide que des indices nuls ont été trouvés. En effet, durant cette saison seule *Rattus rattus* a été capturée dans le site. En général, dans les sites forestiers, les indices sont comparables à ceux dans les sites villages avec certains sites villages qui ont des indices supérieurs à ceux des sites forestiers pour une même saison, alors que ce sont uniquement les espèces introduites qui sont capturées dans les villages sauf pour Antsirinala. D'une part, ceci peut être expliqué par le fait que dans les forêts, c'est le rongeur introduit *Rattus rattus* qui est recensé en plus grand nombre et qui est donc dominant par rapport aux espèces endémiques dans la population. D'autre part, sauf pour Lakato, les sites forestiers n'abritent que *Rattus rattus* comme rongeur introduit, ce qui réduit le nombre d'espèces recensées dans le cas où peu d'espèces de rongeur endémique ont été recensées comme à Antavibe pendant la saison sèche. Tandis que dans les villages, les trois espèces de rongeurs introduites sont presque constamment capturées durant les deux différentes saisons d'échantillonnage.

### **II.9.4. Paramètres démographiques des populations**

#### **a) Cas des forêts naturelles**

Pour les sites forestiers, les différentes classes d'âges sont variablement représentées selon le site, le groupe de petits mammifères et la saison d'échantillonnage. Chez les Afrosoricida, le stade adulte est toujours trouvé pour chaque site et pour chaque saison. Notamment à Antavibe, c'est exclusivement ce stade qui a été capturé pendant les deux saisons. Ceci est lié au faible nombre d'espèces répertoriées dans ce site. En effet, ces

individus adultes correspondent tous à des mâles de *Setifer setosus* pendant la saison sèche. Dans les autres sites forestiers où cette espèce a été recensée, aucun individu n'a été capturé pendant la saison sèche. En effet, en se référant à la période d'échantillonnage, la forêt d'Antavibe a été visitée au mois de septembre, qui est proche du mois d'octobre quand commence la période de reproduction de *Setifer setosus* (Eisenberg & Gould, 1970). Ceci impliquerait qu'aucunes femelles n'aient été capturées 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 et il s'agit principalement des espèces du 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 Oryzoricinae du genre *Microgale*, ce ralentissement d'activité n'existe pas (Eisenberg & Gould, 1970). Par exemple, en captivité *Microgale dobsoni* est capable d'emmagasiner considérablement de graisse dans son corps. Cette réserve énergétique permet d'osciller légèrement la température du corps de l'animal en fonction de la température ambiante mais aussi de soutirer de l'énergie dans le cas où les sources de nourriture diminuent. A l'inverse, *Microgale talazaci* ne possède pas cette capacité. Dans la présente étude, chez cette espèce deux femelles avec des embryons ont été trouvées en décembre à Sahandambo et une autre en janvier à Besakay. Ce qui permet de situer le début de la reproduction de l'espèce vers le mois de novembre au début de la saison humide. En addition, pour *Microgale cowani* et *Microgale majori* à Sahandambo, deux femelles ont été trouvées avec des embryons en décembre. Respectivement pour *Microgale dobsoni* et *Microgale talazaci*, la durée de la gestation dure approximativement de 58 à 64 jours et de 60 à 63 jours (Eisenberg & Gould, 1970). Il en résulte alors une naissance qui va se situer entre février et mars comme constaté dans l'ouvrage cité précédemment. Ce qui explique l'augmentation des stades juvéniles pendant la saison pluvieuse.

Peu d'informations précises sont disponibles sur le rythme de reproduction annuel des Tenrecidae dans les habitats forestiers, mais les différentes constatations sus-mentionnées suggèrent un début de la reproduction au début de la saison humide. En effet, cette période correspond à la période de fructification des arbres et induit une augmentation éventuelle de l'abondance des insectes qui sont les sources de nourritures de ces animaux (Goodman *et al.*, 1996a ; Soarimalala, 1998 ; Soarimalala & Goodman, 2003) ; ce qui permet aux animaux de faire face à l'augmentation des besoins énergétiques relatifs à la gestation.

Pour les Rodentia endémiques, peu d'individus ont été capturés en considérant les sites un par un par rapport aux Afrosoricida. D'une manière générale, les individus capturés sont plus nombreux pour chaque espèce pendant la saison sèche et représentés par des sub-adultes. En revanche, la saison humide est caractérisée par des individus juvéniles. En termes de sex-ratio, les valeurs varient d'une espèce à l'autre. Comme pour les Afrosoricida, l'arrivée de la pluie peut être évoquée pour expliquer ces différentes variations notamment la fructification des plantes étant donné que ces rongeurs sont principalement frugivores, granivores et folivores (Soarimalala & Goodman, 2011). Par ailleurs, dans la forêt d'Antavibe, un individu d'*Eliurus minor* a été trouvé en gestation au mois de septembre. Ce qui permet de dire qu'au moins pour cette espèce et dans le site donné, les conditions environnementales pendant cette période sont favorable pour permettre à l'espèce de se reproduire.

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. En consultant l'Annexe 16, il est constaté que les femelles gestantes sont toutes uniquement retrouvées pendant la saison humide dans les sites forestiers. De mêmes périodes de reproductions ont été trouvés chez des communautés micromammaliennes dans les forêts de basse et de moyenne altitude du Nord-est de Madagascar (Maminirina, 2004). 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, *Rattus rattus* atteint la maturité sexuelle au bout de deux à quatre mois (Watts & Aslin, 1981). En tenant compte des juvéniles en saison sèche, ces dernières atteindront le stade adulte durant la saison suivante. Ce qui expliquerait l'abondance élevée d'adultes pendant la saison humide. Toutefois, *Rattus rattus* peut se reproduire tout au long de l'année et principalement en milieux villageois à Madagascar (Duplantier & Rakotondravony, 1999). Cependant, 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).

### **b) Cas des villages**

Pour les Afrosoricida, *Hemicentetes semispinosus* constitue l'espèce la plus fréquente. En général ce sont les mâles qui sont majoritairement capturés au stade adulte pendant la saison humide. Le recensement de trois femelles gestantes à Ambalafary au mois d'avril

permet de situer la période de reproduction de l'espèce, au moins, dans le site concerné. Toutefois, certains travaux ont montré que dans la région d'étude, les aspects de 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 actifs et en période de reproduction (Gould & Eisenberg, 1966). Par ailleurs, pour les espèces du genre *Microgale* qui ont été répertoriées dans les habitats villageois, il s'agit généralement de mâles. Ceci rappelle les résultats trouvés dans les sites forestiers où les individus sont majoritairement des mâles.

Parmi les rongeurs introduits, notamment *Rattus rattus*, les mêmes scénarios que dans les sites forestiers sont retrouvés dans les villages. Les adultes sont principalement dominants pendant la saison humide alors que ce sont les sub-adultes et les juvéniles qui sont abondants en saison sèche. Différemment des sites forestiers, les villages présentent une plus large gamme d'habitat et de ressources alimentaires quasi permanente pour cette espèce ubiquiste et omnivore. Cet habitat inclut à la fois les champs agricoles et tous les autres types d'habitat anthropogénique (par exemple le *savoka* et la plantation de *Mimosa*) qui renfermeraient des sources de nourritures variées et facilement accessibles à une certaine période de l'année. Par exemple, dans le village d'Ambalafary, les goyaviers sont en fructification pendant quelques mois durant la saison humide. Il en est de même pour les riz qui sont accessibles dans les rizières avant leur moisson. Ainsi, comme mentionné plus haut, *Rattus rattus* peut se reproduire tout au long de l'année dans ce type d'habitat surtout quand les conditions sont favorables (Duplantier & Rakotondravony, 1999). En consultant l'Annexe 16, il s'avère que les femelles gestantes ont été capturées uniquement pendant la saison humide. Par contre, en saison sèche ce sont généralement des femelles post-reproductives qui ont été trouvées quoiqu'en saison humide certains individus ont déjà faites la mise bas. Ceci pourrait alors refléter une reproduction annuelle pour l'espèce et implique des chevauchements de générations.

En comparant les captures réalisées dans les villages, des femelles gestantes ont été aussi trouvés en plus grande abondance entre le mois de septembre et d'avril le site d'Andranomay (Rafanomezana, 1998), un site situé sur les hauts plateaux de Madagascar. Ce qui signifie que la reproduction commence au mois de septembre. Les individus juvéniles sont alors plus abondants à partir du mois de décembre jusqu'à un maximum en février. Ces

résultats sont inverses de ce qui a été trouvé pendant la présente étude. Dans ce cas, la position géographique des sites peut être évoquée comme facteur explicatif. Ainsi, en s'intéressant à des sites inclus dans le District de Moramanga (villages d'Ambodiakatra et de Mangarano) et échantillonnés mensuellement tout au long de l'année (Rafanomezana, 1998), il apparaît une similitude entre ces résultats et ceux présentés ici. En outre, Rafanomezana (1998) a trouvé deux saisons de reproduction chez *Rattus rattus* dans la région de Moramanga : d'abord, 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 *Rattus 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.

### ***c) Cas des forêts naturelles-villages***

Deux sites sont inclus dans cette catégorie. Dans tous les cas, les observations faites sur les habitats exclusivement forestiers et villageois sont retrouvées. Il s'avère en effet que ce type d'habitat peut refléter dans un même temps les caractéristiques des populations provenant des forêts et des villages.

#### **II.9.5. Maturité sexuelle comparée à l'âge relatif basé sur les caractères dentaires avec le modèle des populations de *Rattus rattus* et implications pour la biologie de l'espèce**

Les deux méthodes d'évaluation de l'âge relatif des individus de *Rattus rattus* sont statistiquement différentes dans deux tiers des sites forestiers sélectionnés. Pour les trois sites villages pris en compte, la différence entre les deux techniques est également flagrante. En effet, la première technique consiste à examiner les caractères sexuels des individus alors que la seconde se base sur l'abrasion des molaires. Afin d'expliquer ces différences, il est d'abord essentiel de connaître l'évolution temporelle du développement sexuel ainsi que l'éruption des molaires chez l'espèce. Tout d'abord, chez *Rattus rattus*, la période de sevrage qui correspond à la phase d'arrêt progressive de l'allaitement des juvéniles pour passer à leur régime alimentaire définitive commence à partir de 21 à 28 jours après la naissance et la maturité sexuelle est atteinte à partir de 90 jours après la naissance (Corbet & Southern, 1977). D'autre part, *Rattus rattus* possède trois molaires. La première pousse à partir du 19 jours après la naissance et la seconde vers 21 jours. Cette période d'éruption des deux premières molaires est indispensable pour le sevrage. La troisième molaire apparaît vers 35 à 40 jours après la



naissance. A ce stade, les deux techniques de classification de classes d'âges en juvéniles (troisième molaire non sorti ou en train de sortir et n'est pas situé au même niveau que deux autres molaires) correspondent en principe.

D'une manière générale, les critères dentaires indiquent des âges plus avancés des individus par rapport aux caractères reproductifs dans la présente étude. Ceci étant toujours valable pour tous les sites sélectionnés alors que la distribution en classes d'âges sexuels dans ces sites présente différents modèles (Annexe 10). Ainsi, la première hypothèse qui permettrait d'expliquer les différences significatives entre les deux méthodes serait qu'au moins dans les sites considérés, la maturation sexuelle serait retardée en raison des influences des facteurs saisonniers ou hormonaux. Alternativement, l'abrasion des dents chez les individus s'effectue à un rythme rapide. En effet, il est bien connu que l'abrasion des dents, notamment les molaires chez les rongeurs sont dues à la mastication de leur source de nourriture qui comprend les graines et les feuilles. Selon le type d'habitat, ainsi que la végétation et les fréquences de disponibilités des sources de nourritures qui s'y trouvent, la vitesse d'abrasion des dents diffèrent pour les espèces provenant de différents sites. Par exemple, la tendresse ou la dureté des graines de riz ou de maïs dans les villages diffèrent probablement des graines des plantes forestières. Aussi, des différences en termes de contenance en nutriments des aliments pourraient être liées à la vitesse d'éruption des dents. Il est ainsi important de séparer les sites dans ce type d'analyse.

Parmi les forêts, en prenant le site d'Antavibe, basé sur les critères dentaires, la majorité des individus de *Rattus rattus* pendant la saison sèche y est majoritairement adulte alors que basé sur les conditions reproductives des individus, c'est la moitié de la population qui est mature sexuellement. Autrement dit, les individus sont morphologiquement adultes mais physiologiquement (conditions hormonales) ne sont pas prêts pour la reproduction. En effet, ce genre de cas peut être trouvé dans la nature, notamment quand les conditions environnementales ne sont pas favorables. Par exemple, ceci peut se traduire par l'absence de pluies depuis un certain temps déterminé, ce qui ne favorise pas la floraison des arbres ainsi que l'apparition des graines qui forment une des sources de nourritures pour les rongeurs. De ce fait, les individus attendent plutôt des périodes plus favorables pour se reproduire. Mais d'autre part, il pourrait s'agir de stratégies d'autorégulation démographique pour réguler la densité et la disponibilité des ressources.

Pour les sites villages, dans le cas d'Ambalafary, une des particularités du village est l'abondance des goyaviers de Chine (*Psidium cattleianum*) aux alentours. Ces plantes donnent des fruits mûrs vers le mois de février jusqu'au mois de juin dans cette région, comme l'ont montré les observations durant les études sur terrain (y compris les missions de reconnaissance). Les graines de ces fruits sont relativement dures. En supposant que ces fruits fassent partie des nourritures fréquemment consommées par les *Rattus rattus*, il est possible de penser que la vitesse d'abrasion des dents chez la population de *Rattus rattus* dans ce site serait plus rapide par rapport aux sites villages.

Pour englober cette partie, entre les forêts naturelles et les villages, il est constaté que l'évaluation des classes d'âges relatives par rapport aux conditions reproductives et des critères dentaires ne concorde pas. Certaines explications possibles ont été énumérées précédemment. Cependant, pour les spécimens récoltés pendant la saison humide en particulier, une correspondance en termes de proportion des résultats obtenus entre les deux techniques est observée. Une combinaison des deux techniques est abordable pour l'estimation de l'âge relative des rongeurs dépendant des objectifs ciblés et des hypothèses à étudier. En effet, cela permettrait par exemple de mieux situer l'état démographique d'une population par la détection des individus immatures sexuellement mais déjà arrivés à la période de reproduction de leur durée de vie. L'identification des facteurs (saison, disponibilité de nourriture, hormone) à l'origine de ces variations de niveau de maturation consitute, dans ce cas, de nouvelles perspectives.

#### **II.9.6. Poids des micromammifères capturés et succès des types de pièges standards**

Il s'avère qu'à approximativement 50 % des cas, les succès de capture des trois types de pièges standards sont significativement différents et que ce sont les pièges BTS, puis les pièges National qui seraient plus efficaces. Dans les sites forestiers, les différences significatives entre le succès de capture des types de pièges standards ont été trouvées uniquement pendant la saison sèche à Antavibe et à Lakato. Ici, la saison d'étude ne peut pas être évoquée comme facteur explicatif car, par exemple à Avondrona pendant la saison sèche également, aucune différence significative n'a été trouvée. Les différences entre les succès de types de pièges peuvent être liées à leur structure, notamment pour les Sherman qui possèdent une forme pleine et de ce fait plus remarquable et visible par les animaux. En effet, les plaques

métalliques des Sherman reflèteraient plus la lumière, ce qui pourrait effrayer les animaux d'y entrer car il s'agit d'un nouvel élément dans leur habitat naturel. Par contre, les pièges BTS et National qui sont en forme de grille se confondraient aux amas de tiges d'arbustes ou d'herbacées au sol. Cependant, par rapport aux villages, dans les forêts, à cause de l'effet de l'ombrage des arbres, les animaux distingueraient moins les pièges grillagés et les boîtes. Par ailleurs, un autre facteur est l'emplacement direct des pièges qui pourraient se situer ou non le long des microhabitats préférés des micromammifères.

En outre, la grande différence entre ces types de pièges est leur taille. En estimant que le poids croissant des petits mammifères est lié au volume croissant des types de pièges, seul à Antavibe pendant la saison humide que cette corrélation a été significative et expliqué à 35 % des variations observées. Il en résulte alors que dans les forêts, les micromammifères ne choisissent pas généralement la taille des pièges avant d'y entrer, du moment que le piège a une capacité suffisante pour contenir l'animal. Cet aspect pourrait également expliquer les différences non significatives de succès de capture entre les trois types de pièges standards.

Dans les villages, des différences significatives entre l'efficacité des trois types de pièges standards ont été généralement trouvés et ceci invariablement selon la saison. Dans un premier temps, les habitats dans les villages sont généralement ouverts et exposés. Comme dans les forêts, les plaques métalliques des Sherman sont plus rapidement remarquées par les animaux.

Enfin, durant les échantillonnages, certains pièges ont capturés plus d'un individu en un seul coup. Par exemple, dans le site de Sahavarina un piège Sherman a capturé trois individus de *Mus musculus* en un seul nuit-piège. Il s'agit de quatre femelles dont une est gravis, une sub-adulte et deux juvéniles. Ce type de résultat permet alors de connaître certains aspects du comportement des espèces qui, dans ce cas montre un déplacement très regroupé des individus lors de la quête de nourriture ou de refuge. Cela pourrait également se traduire par un comportement contre les prédateurs, notamment pour *Mus musculus*. En outre, c'est dans le village de Maridaza que seulement le poids de l'animal est significativement corrélé à taille des pièges et expliqué à 14 %. Cet aspect pourrait alors expliquer le fait que dans certains sites villages, l'efficacité de succès de capture par type de piège n'est pas significativement différente. C'est-à-dire que l'animal ne choisit pas vraiment la taille du type

de piège pour y entrer et que les trois types de pièges standards sont aussi efficaces les uns que les autres pour capturer les petits mammifères.

### **II.9.7. Similarité des sites et affinités biogéographiques**

Parmi les six sites présentant des habitats forestiers qui ont été considérés dans l'analyse de similarité, Antavibe a formé un clade à part. Ceci s'explique directement par la richesse spécifique faible dans le site, à la fois pour les Afrosoricida que pour les Rodentia. Toutefois, ce site ne possède pas d'espèce qui lui y est propre. Ensuite, Sahavarina et Avondrona ont été regroupés et sont proches en examinant les indices de similarité de Jaccard. C'est deux sites sont en effet géographiquement distants de moins de 2 km à vol d'oiseau et il est vraisemblablement évident la composition spécifique soit plus ou moins similaires. En outre, Besakay et Lakato sont regroupés. Cependant, en termes de distances géographiques, ces deux localités sont plus éloignées. Un des facteurs qui pourrait être évoqué est le recensement de *Gymnuromys roberti* seulement dans ces deux sites et de *Mus musculus* parmi les espèces introduites. La première espèce qui est endémique est pourtant bien connue dans les forêts humides orientales. Par ailleurs, le rongeur endémique *Nesomys rufus* est également commun entre les deux sites outre la forêt de Sahandambo. En effet, ce dernier qui se trouve à part dans l'analyse mais associée au dernier regroupement (Besakay et Lakato) ne possède cependant pas d'espèce propre à lui. A titre de rappel, Sahandambo est le seul site forestier qui a été visité uniquement pendant la saison humide. Or, les résultats le long de la présente étude ont révélé que certaines espèces ne sont répertoriées que pendant une saison. Un échantillonnage pendant la saison sèche aurait alors fournit amples informations sur la richesse spécifique du site.

A l'issue de l'analyse biogéographique, il en ressort que quatre des cinq sites additionnels considérés pour l'analyse sont regroupés dans un clade à part. En général, ces localités sont plus riches en espèces par rapport à forêts échantillonnées dans la présente étude. Ceci est lié au fait que plus d'un site d'échantillonnage ont été étudiés dans ces localités. En addition, notamment Ranomafana (centre-sud-est de Madagascar) et Anjozorobe-Angavo (centre de Madagascar) sont géographiquement situés respectivement à plus de 20 et 150 km du District de Moramanga. Cependant, deux sites inclus dans le District de Moramanga et non échantillonné ici (Ambatovy et Maromiza) sont plutôt affinés à ces sites plus éloignés cités précédemment. D'une certaine manière, l'analyse biogéographique révèle l'absence d'espèces

principalement trouvées dans les forêts centre-orientales de Madagascar à travers les sites de la présente étude. Ces espèces incluent entre autres, *Microgale fotsifotsy*, *Microgale longicaudata*, *Microgale principula* et *Microgale soricoides* pour les Afrosoricida et *Nesomys audeberti* parmi les Nesomyidae. En plus, il est à noter que par exemple Ambatovy possède une espèce qui lui est propre (*Microgale jobihely*), de même que Anjozorobe-Angavo (*Voalavo antsahabensis*). Par ailleurs, parmi les cinq sites additionnels, seul Torotorofotsy est rassemblé avec les sites de la présente étude. En effet, ce site se trouve à moins de 1 km à vol d'oiseau du site d'Avondrona et de Sahavarina. Ce qui traduit une probabilité qui a contribué à l'existence de plusieurs espèces communes entre ces sites.

## II.10. CONCLUSION

La présente étude se concentre principalement sur l'évaluation de la structure et de l'écologie de la communauté de petits mammifères non volants du District de Moramanga à travers différents types de site qui se répartissent comme suit : quatre sites forestiers, cinq sites villages et deux sites combinant les habitats forestiers et villageois. Dans la totalité des sites, 25 espèces de petits mammifères ont été répertoriées. Parmi les 13 espèces d'Afrosoricida, la majorité a été répertoriée dans les habitats forestiers. Cependant, quatre espèces (*Microgale cowani*, *Microgale majori*, *Microgale pusilla* et *Microgale thomasi*) ont été échantillonnées directement dans les habitats secondaires aux alentours des villages. Basé sur les informations acquises jusqu'à ce jour, pour la première fois, *Microgale majori* a été recensée dans un habitat secondaire non forestier et qui est situé à plus de 3 km de la forêt naturelle la plus proche identifiée (Randriamoria *et al.*, 2015). Il en est de même pour *Microgale thomasi*, néanmoins l'individu capturé se trouvait plus à proximité d'une forêt naturelle.

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 Soricomorpha, *Suncus etruscus* est absente dans tous les sites forestiers et est plutôt présent dans les villages. En termes de variation saisonnière, le nombre des espèces d'Afrosoricida recensées augmente pendant la saison humide dans tous les sites. En milieu forestier, le nombre des espèces de Rodentia endémiques capturées diminue pendant la saison humide. Ainsi, par le biais des pièges

standards, pour les Rodentia, dans tous les types de sites visités, une abondance plus élevée est rencontrée pendant la saison sèche. Pour tous les sites-forêts naturelles, l'abondance relative des Rodentia descend jusqu'à près de 70 % pendant la saison humide. Une différence moins prononcée du rythme d'activité de ces animaux est observée dans les milieux villageois et les sites combinant les forêts naturelles et les villages. Pour les trous-pièges et à l'inverse des Rodentia, une abondance plus élevée est également rencontrée pendant la saison humide pour les Afrosoricida et les Soricomorpha. Néanmoins, les taux de capture les plus élevés sont observés dans les milieux forestiers. En ce qui concerne les paramètres démographiques des populations, ce sont les adultes qui sont trouvés pendant la saison humide pour les Afrosoricida et les juvéniles en saison sèche. Ces individus capturés sont majoritairement des mâles pour ce groupe. Ces observations peuvent s'expliquer par le comportement de recherche de femelles. Autrement, il s'agit d'un déséquilibre au sein des populations. Chez les Rodentia endémiques, les individus adultes sont plutôt retrouvés en saison sèche et assez représentés à la fois par les mâles que par les femelles. En contraste, chez les Rodentia introduits, notamment *Rattus rattus*, la saison sèche est caractérisée par l'abondance nette des juvéniles qui serait appuyée par l'hypothèse d'une reproduction successive en deux sessions pendant la saison pluvieuse. Dans ce cas, un chevauchement de générations peut exister chez les populations de cette espèce. Cependant, dans certains cas, le sex-ratio est en faveur des femelles. Cela peut refléter une polygamie chez les mâles. En outre, les situations où les mâles sont plus nombreux dans la population peuvent indiquer les immigrations des individus pour éviter la consanguinité au sein de leurs populations d'origine.

Comparés aux sites forestiers inclus dans le District de Moramanga, les sites échantillonnés dans la présente étude sont relativement pauvres. Les efforts de captures peuvent y être liés mais également la qualité de l'habitat des sites considérés. L'analyse de l'efficacité entre les types de pièges standard a montré que dans la majorité des cas, à la fois dans tous les types de sites visités, les pièges Sherman ont été capturés la plus faible proportion des individus échantillonnés. Cependant des différences non significatives ont été retrouvées pour la plupart des cas. En appui, il a été trouvé que la taille des pièges n'est pas significativement corrélée avec le poids des animaux qui y ont été capturés. Toutefois, dans les études futures il serait recommandé d'utiliser les trois types de pièges standards (plus la

technique des trous-pièges) dans les échantillonnages pour augmenter les probabilités de capture, quelque soit le type d'habitat ciblé.

Des perspectives ressortent du présent chapitre. Par exemple, 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 le habitats forestiers et anthropogéniques suggèrent déjà des aspects de compétition entre ces animaux. En particulier, il est bien connu que *Rattus* spp. est omnivore mais l'étendu précis de cette niche trophique a été peu étudiée à Madagascar. Le chapitre suivant aborde alors cet aspect.

## **CHAPITRE III. DIFFERENTIATION DE NICHE TROPHIQUE DE *RATTUS* SPP. DANS LES HABITATS FORESTIERS ET ANTHROPOGENIQUES**

### **III.1. METHODOLOGIE**

#### **III.1.1. Sites et périodes d'études**

Les sites et les périodes d'études correspondent exactement à ceux abordés dans le Chapitre II. Cependant, en addition, le site de Mahatsara qui combine les forêts naturelles et les villages a été ajouté. Les données ont été récoltées par un collègue (Manoa G. Rakotomanga) dans ce site en exécutant les mêmes protocoles de piégeage et de récolte de données que pour tous les autres sites. La description du site est donnée ci-dessous.

#### ***Mahatsara* -- 18°51'41,7" S, 48°25'26,8" E à 950 m**

Ce village est inclus dans la Commune Rurale d'Andasibe, Fokontany de Mahatsara et situé à 7 km à vol d'oiseau au nord du village d'Andasibe. Mahatsara est situé juste à 800 m environ à vol d'oiseau au nord de la forêt de Sahandambo (voir Chapitre II). Le site est formé par une quarantaine de toits qui sont rassemblés. Il se trouve le long de la limite Ouest du Parc National de Mantadia. Les habitats objets des échantillonnages concernent : le *savoka*, la rizière, le *tanety* et les fragments de forêt dense humide sempervirente dégradée. Le site a été échantillonné pendant la saison humide du 01 au 05 mars 2015.

En addition de Mahatsara, le site de Besakay a été également échantillonné durant la saison humide, du 19 au 23 mars 2015 suivant les mêmes méthodologies. En bref, les sites étudiés sont au nombre de 12 et se résument comme suit :

- Forêt naturelle (4 sites) : Antavibe, Avondrona, Lakato et Sahandambo.
- Village (5 sites) : Antanamabo, Ambalafary, Antsahatsaka, Antsirinala et Maridaza.
- Forêt naturelle-village (3 sites) : Besakay, Mahatsara et Sahavarina.

#### **III.1.2. Méthodes de capture des rats**

Les techniques de capture sont exactement les mêmes que celles mentionnées dans le Chapitre II pour les captures de petits mammifères, à savoir les pièges standards et les trous-pièges.

#### **III.1.3. Collecte des matériels pour les analyses isotopiques**

Des échantillons de poils (quelques mg) ont été collectés dans la partie postérieure du dos des rats capturés. Chaque échantillon a été placé dans un tube Eppendorf qui est séché au soleil durant une quinzaine de minutes après les collectes afin d'éviter l'apparition des



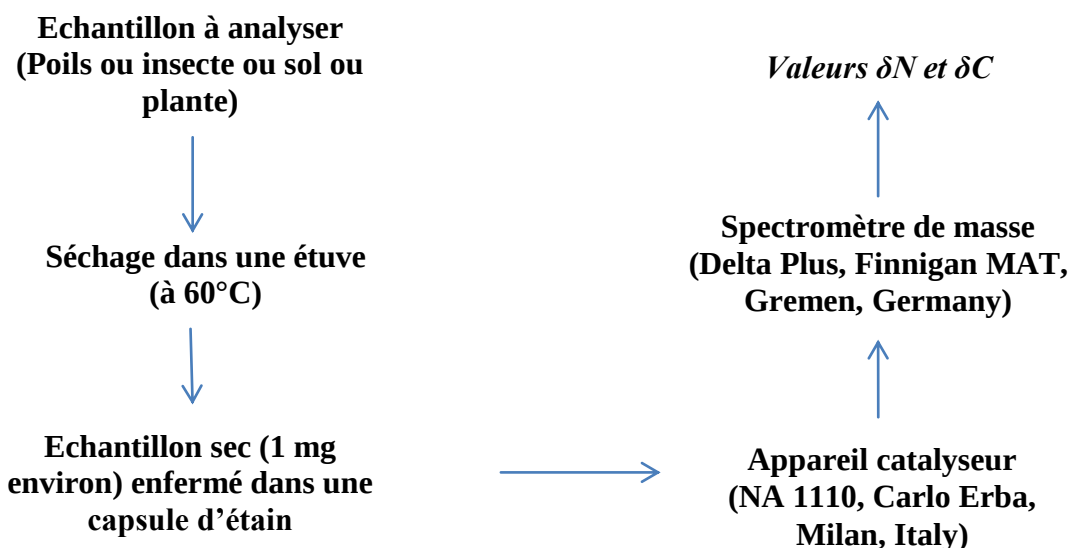
moisissures sur les poils. Comme référence isotopique des habitats, des échantillons des plantes dominantes, de sols et d'insectes ont été collectés le long des lignes de piégeages.

#### III.1.4. Analyse des isotopes stables au laboratoire

Les analyses furent menées au Centre for Stable Isotopes Research and Analyses (KOSI) à Göttingen, Allemagne. Avant les analyses proprement dites, tous les échantillons sont d'abord séchés à l'étuve à une température de 60 °C afin d'éliminer les restes de tissus et les vapeurs d'eaux sur tous les échantillons. Environ 1 mg de chaque échantillon (poils, insectes, sol et plantes) sont pris séparément et enfermés dans une capsule d'étain, puis traité à travers un appareil analyseur (NA 1110, Carlo Erba, Milan, Italy) et enfin avec un spectromètre de masse (Delta Plus, Finnigan MAT, Bremen, Germany). La Figure 21 ci-dessous récapitule ces différentes étapes. Etant donné que le rapport entre les isotopes lourds et légers est généralement faible, les résultats isotopiques sont comparés à une valeur standard et présentés avec l'unité un pour mille (‰) sous la notation  $\delta$  dont la formule se présente comme suit :

$$\delta X = [ (R_{\text{échantillon}} / R_{\text{standard}}) - 1 ] \times 1000$$

où  $\delta X$  correspond à  $\delta^{15}\text{N}$  ou  $\delta^{13}\text{C}$  et  $R$  représente respectivement les rapports  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  ou  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ . Une analyse de précision ( $\pm$  écart-type) a été calculée sur la base de réplifications standards de 300 acétanilide (moyenne de 13 par réplikat, variant de 4 à 25), ce qui a donné  $\pm 0,12$  pour  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\pm 0,12$  pour  $\delta^{13}\text{C}$ .



**Figure 21.** Représentation schématique des étapes d'analyses des échantillons au laboratoire pour acquérir les valeurs en isotopes stables.

### III.1.5. Classification de l'habitat

Afin de répondre aux hypothèses posées (voir section suivante), les habitats échantillonnés dans les sites ont été classés en trois catégories. Ainsi, les analyses menées dans le présent chapitre se réfèrent plutôt à ces trois principaux types d'habitats identifiés qu'au nom des sites proprement dit. Ces trois catégories sont :

1. La forêt humide sempervirente de moyenne altitude 800-1800 m (DuPuy & Moat, 1996). Cet habitat est présent dans les sites forêt naturelle et les sites combinant les forêts naturelles et les villages.

2. La steppe anthropogénique, ou fourré. Cette catégorie inclut le *savoka*. Cet habitat se trouve dans les sites villages et les sites combinant les forêts naturelles et les villages.

3. Les champs agricoles et les installations de stockage des denrées alimentaires. Cet habitat concerne tout ce qui est relatif aux zones de cultures, à savoir les rizières irriguées, les rizières sur les collines, les champs de bananiers, de maniocs, de canne à sucre et de maïs. Cet habitat est présent dans les sites villages et les sites combinant les forêts naturelles et les villages.

### III.1.6. Hypothèses

Les hypothèses nulles posées sont listées ci-après :

1. En sympatrie, *Rattus norvegicus* et *Rattus rattus* ne fractionnent pas leur niche trophique. En effet, diviser la niche alimentaire est un des processus qui permet de maintenir la coexistence des espèces congénères (Chase & Leibold, 2003). Des études antérieures ont montrées qu'en sympatrie, les espèces de *Rattus* de plus petite taille possédaient une plus large niche alimentaire que leur congénères de plus grande taille (Shiels *et al.*, 2013). Ainsi, l'hypothèse alternative postule que *Rattus rattus* qui est de plus petite taille que *Rattus norvegicus* (Miljutin & Lehtonen, 2008) possède une niche trophique plus large que la dernière espèce.

2. *Rattus rattus* s'alimente sur un même type de nourriture dans l'ensemble des types d'habitats. L'hypothèse alternative stipule alors que *Rattus rattus* occupe une large espace en isotope stable répartis sur plusieurs niveaux trophiques et incluant plusieurs ressources variées à la base.

3. *Rattus rattus* possède un régime alimentaire étroit. L'hypothèse alternative postule que cette espèce omnivore et généraliste adapte sa niche trophique en fonction de la

disponibilité des ressources et de ce fait occupe différentes niches trophiques en termes d'isotope stables entre les habitats naturels et anthropogéniques. Etant donné que les ressources alimentaires sont plus variées dans les habitats forestiers, à travers l'hypothèse alternative, il est attendu que *Rattus rattus* occupe une niche en isotope stable plus large dans les forêts naturelles que dans les habitats anthropogéniques et les champs agricoles. Ensuite, dans la mesure où les ressources alimentaires sont plus abondantes pendant la saison humide par rapport à la saison sèche (Wright, 1999), il est alors attendu que *Rattus rattus* occupe des niches trophiques plus restreintes pendant la saison sèche.

4. Les individus de *Rattus rattus* ne se dispersent et ne traversent pas les différents types d'habitats. Cette hypothèse nulle stipule que tous les individus concordent en signature isotopique avec celle de l'habitat où ils ont été capturés. Les habitats forestiers sont dominés par les plantes  $C_3$  alors que les champs agricoles et les steppes anthropogéniques abritent en addition des plantes  $C_4$ . Les plantes  $C_3$  possèdent généralement un faible  $\delta^{13}C$  que les plantes  $C_4$  (Marshall *et al.*, 2007). Ainsi, les forêts naturelles diffèrent des champs agricoles et des steppes anthropogéniques en termes de taux de références de  $\delta^{13}C$ . Par conséquent, l'hypothèse alternative est que les individus de *Rattus rattus* capturés dans les habitats non forestiers possèdent un taux plus élevés de  $\delta^{13}C$  comparés à ceux capturés dans les forêts. Si les individus se dispersent ou se déplacent entre ces habitats, une discordance isotopique doit apparaître, notamment pour le taux de  $\delta^{13}C$ . En effet, étant donné que les mâles sont le sexe qui assurent la dispersion chez *Rattus rattus* (King *et al.*, 2011), il est attendu que ce sont principalement les mâles juvéniles qui présentent cette discordance en signature isotopique.

### **III.1.7. Analyses statistiques**

Pour comparer les niches isotopiques entre *Rattus norvegicus* et *Rattus rattus*, deux approches ont été utilisées. La première consiste d'abord à calculer les ellipses standards et les enveloppes convexes des deux espèces. Les différences de couverture des niches en isotopes stables entre *Rattus norvegicus* et *Rattus rattus* sont ensuite testées. Le progiciel « siar » (Stable Isotope Analysis in R) (Parnell *et al.*, 2010 ; Jackson *et al.*, 2011) a été utilisé pour cette approche. Le progiciel « siar » est conçu pour résoudre les modèles mixtes pour les données en isotopes stables dans un cadre bayésien. En addition, le degré de chevauchement des ellipses standards et des enveloppes convexes entre les deux espèces de rats a été calculé. En utilisant les estimations Bayésiennes des ellipses standards, la taille de l'étendue des niches

isotopiques entre les deux espèces a été comparée. Cette technique présente deux avantages : premièrement, elle est relativement robuste pour les tailles des échantillons inégales et deuxièmement, elle inclut des mesures d'incertitudes autour des estimations (Jackson *et al.*, 2011). Les comparaisons entre *Rattus norvegicus* et *Rattus rattus* ont été réalisées uniquement dans les sites où les deux espèces ont été trouvées en sympatrie. Cette même procédure a été suivie pour estimer la taille et le degré de chevauchement des niches isotopiques de *Rattus rattus* capturées dans les trois différents types d'habitats mentionnés plus haut et pour tester les différences des ampleurs de niche isotopique de cette espèce entre ces différents habitats.

La seconde approche fait recours aux modèles mixtes multivariés avec des erreurs distributions gaussiennes et effectuée avec le progiciel R MCMCglmm (modèles mixtes linéaires généralisés de Markov-chain Monte-Carlo) (Hadfield, 2009). Ces modèles utilisent une approche bayésienne. Ils ont été choisis car ils fournissent un contrôle sur l'hétérogénéité des variances dans la taille des échantillons entre les sites échantillonnés en ajoutant un effet aléatoire du site échantillonné (spécifié en tant qu'une interception aléatoire), puis testent les différences entre les espèces (spécifié en tant que effets fixes). La variance phénotypique totale de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  est d'abord divisée par le nombre d'effets aléatoires dans le modèle, puis un degré de croyance faible ( $\nu = 1$ ) est établi (Hadfield, 2009). Dans cette technique, 200 500 itérations ont été réalisées, un intervalle affiné de 200 et un « burn-in » de 500, entraînant une faible autocorrélation temporelle entre les estimations des modèles ultérieurs. Par la suite, les modèles mixtes linéaires univariés et les procédures décrites dans Zuur *et al.* (2009) ont été utilisés pour tester les différences en  $\delta^{13}\text{C}$  et en  $\delta^{15}\text{N}$  entre les espèces. Les variances expliquées (Pseudo- $R^2$ ) sont alors obtenues en utilisant l'approche préconisée par Nakagawa & Schielzeth (2013). La même approche est également utilisée pour tester les différences de niches isotopiques pour *Rattus rattus* entre les différents habitats. Dans ces modèles, le facteur saison (voir plus bas), le sexe et la classe d'âge (voir plus bas) sont ajoutés pour tester si ces facteurs permettent d'expliquer les variations en signatures isotopiques chez les individus de *Rattus rattus* capturés.

Basé sur les données climatologiques de la zone d'étude, la saison sèche correspond à la période du mois de juillet au mois d'octobre et la saison humide aux mois de décembre à avril. En outre, en considérant l'état reproductif des individus, deux classes d'âges ont été établies :

1. Les individus non reproducteurs : les mâles avec de petites testicules à position abdominale, à épидидymes non développés et les femelles avec un vagin non perforé ou avec des petits mamelles ;

2. Les individus reproducteurs : les mâles avec des testicules à position scrotale, à épидидymes développés et les femelles avec des embryons, de larges mamelles ou mamelles lactantes.

Etant donné que les mâles sont le sexe qui effectue la dispersion chez *Rattus rattus* (King *et al.*, 2011) et qu'en général la dispersion s'effectue avant la période de reproduction chez les rongeurs (Wolff, 2007), une interaction entre le sexe et la classe d'âge a été intégrée, en tant qu'effet fixe, dans le modèle mixte multivarié.

Afin d'explorer la discordance potentielle en isotope stable entre les signatures isotopiques des individus et de l'habitat de capture de ces individus, deux hypothèses nulles ont été posées. La première stipule que chaque type d'habitat possède une même signature isotopique. Les échantillons de sols et de plantes collectés le long des lignes de piégeages ont été utilisés pour tester si les types d'habitats, pris comme effet fixe, diffèrent en  $\delta^{13}\text{C}$  et en  $\delta^{15}\text{N}$ , en utilisant respectivement la modélisation mixte linéaire de maximum de vraisemblance (LMM) avec des erreurs normales et le progiciel R *lme4* (Zuur *et al.*, 2009). Le site d'étude a été pris en tant qu'effet aléatoire (spécifié comme interception aléatoire) dans ce modèle. La seconde hypothèse nulle stipule que les individus de *Rattus rattus* échantillonnés dans les différents types d'habitats possèdent une même signature isotopique.

Ainsi, dans le cas où ces deux hypothèses nulles sont toutes rejetées, il en ressortira que les habitats diffèrent en signature isotopiques et que les individus de *Rattus rattus* capturés dans les différents habitats diffèrent en signature isotopique. Ainsi, les individus exclus de la gamme statistique non aberrante de la population d'un habitat donné sont classés comme discordant en signature isotopiques. Les valeurs aberrantes sont exprimées par  $X$ , soit avec  $X < 1,5 * Q1$  ou  $X > 1,5 * Q3$ , avec  $Q1$ , premier quartile, et  $Q3$ , troisième quartile, de la distribution. Etant donné que les habitats forestiers sont dominés par des plantes à  $C_3$  alors que les champs agricoles et les steppes anthropogéniques possèdent en addition des plantes à  $C_4$ , la classification utilisée est basée sur l'isotope du carbone uniquement.

En outre, l'analyse de fonction discriminante linéaire est utilisée avec la validation « jackknife » et réalisée avec la fonction *Ida* du R-package MASS afin de :

1. Quantifier les pourcentages globaux et spécifiques de l'habitat qui correspondent correctement aux classifications par individus de *Rattus rattus* provenant de leur habitat d'origine ;
2. Identifier les individus classés comme faussement classifiés.

Etant donné que les sites échantillonnés sont hétérogènes en signature isotopique, une correction des signatures isotopiques ( $\delta^{15}\text{N}_{\text{cor}}$  et  $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$ ) des individus de *Rattus rattus* ( $\delta^{15}\text{N}_{\text{rat}}$  et  $\delta^{13}\text{C}_{\text{rat}}$ ) a été apportée par rapport à la référence isotopique de chaque site étudié, en utilisant les expressions ci-dessous :

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{cor}} = \delta^{15}\text{N}_{\text{rat}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{plantes}}$$

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{rat}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{plantes}}$$

avec  $\delta^{15}\text{N}_{\text{plantes}}$  et  $\delta^{13}\text{C}_{\text{plantes}}$  correspondant aux médianes des échantillons de plantes collectés dans chaque site forestier. Un seul type d'habitat a été utilisé pour cette correction de la référence isotopique pour conserver la variation spécifique du type d'habitat et de la forêt sélectionnée car ce sont les signes de mouvement entre les forêts et les habitats anthropogéniques qui sont abordés ici. En outre, le test suivant stipule que la probabilité d'être une valeur aberrante pour  $\delta^{13}\text{C}$  et d'être mal classée est plus élevée, respectivement, chez les mâles et chez les individus non reproducteurs des deux sexes. Pour cela, les modèles à effets mixtes généralisés (GLMM) avec une erreur de distribution binomiale et avec comme effet aléatoire le site d'étude (spécifié en tant que interception aléatoire) ont été utilisés. Enfin, une analyse d'interaction entre le sexe et la classe d'âge, en tant que effet fixe, est intégrée dans ces modèles. En addition, le type d'habitat a été intégré comme effet fixe dans ces analyses pour contrôler les différences potentielles entre les types d'habitats. Toutes les analyses ont été faites avec le logiciel R 2.15 et les « packages » spécifiques associés. Le seuil de la valeur de probabilité utilisé est de 0,05.

## III.2. RESULTATS ET INTERPRETATIONS

### III.2.1. Sites et habitats de capture de *Rattus* spp.

Au total, 1 696 individus de *Rattus rattus* et 24 individus de *Rattus norvegicus* ont été capturés dans les différents sites et types d'habitats (Tableau 18). Parmi ces individus, 565 pour *Rattus rattus* et 24 pour *Rattus norvegicus* ont été utilisés pour les analyses d'isotopes

stables. *Rattus rattus* est largement présents dans tous les types d'habitats alors que *Rattus norvegicus* a été capturé essentiellement dans les champs agricoles et uniquement à Lakato parmi les habitats forestiers.

**Tableau 18.** Résumé des captures et des échantillons pris pour les analyses isotopiques pour *Rattus norvegicus* et *Rattus rattus* dans les trois types d'habitats et par site. Sous chaque type d'habitat, le premier effectif est le résultat de capture et le second, en parenthèse, est le nombre d'individus pris pour les analyses isotopiques. Dans les « forêts naturelles », les lignes de piégeage sont placés uniquement dans les habitats forestiers ; dans les « villages », les lignes de piégeages sont placées dans les steppes anthropogéniques et les champs agricoles et dans les « forêts naturelles-villages » dans les trois types d'habitats. H : saison humide ; S : saison sèche ; - : absence.

| Type de site            | Nom du site  | Saison | <i>Rattus rattus</i> |                        |                | <i>Rattus norvegicus</i> |                        |                |
|-------------------------|--------------|--------|----------------------|------------------------|----------------|--------------------------|------------------------|----------------|
|                         |              |        | Forêt                | Steppe anthropogénique | Champ agricole | Forêt                    | Steppe anthropogénique | Champ agricole |
| Forêt naturelle         | Antavibe     | S      | 60 (26)              | -                      | -              | -                        | -                      | -              |
|                         |              | H      | 15 (11)              | -                      | -              | -                        | -                      | -              |
|                         | Avondrona    | S      | 11 (11)              | -                      | -              | -                        | -                      | -              |
|                         |              | H      | 70 (40)              | -                      | -              | -                        | -                      | -              |
|                         | Lakato       | S      | 130 (1)              | -                      | -              | 1 (1)                    | -                      | -              |
|                         |              | H      | 28 (26)              | -                      | -              | -                        | -                      | -              |
|                         | Sahandambo   | H      | 47 (15)              | -                      | -              | -                        | -                      | -              |
| Village                 | Ambalafary   | S      | -                    | 156 (37)               | 16 (4)         | -                        | 2 (2)                  | -              |
|                         |              | H      | -                    | 66 (64)                | 7 (6)          | -                        | -                      | -              |
|                         | Antanambao   | H      | -                    | 62 (29)                | 21 (4)         | -                        | -                      | 1 (1)          |
|                         | Antsahatsaka | S      | -                    | 68 (3)                 | 95 (1)         | -                        | -                      | 7 (7)          |
|                         |              | H      | -                    | 30 (13)                | 22 (8)         | -                        | -                      | 3 (3)          |
|                         | Antsirinala  | S      | -                    | 22 (12)                | 15 (10)        | -                        | -                      | 1 (1)          |
|                         | Maridaza     | H      | -                    | 82 (40)                | 8 (7)          | -                        | 2 (2)                  | 4 (4)          |
| Forêt naturelle-village | Besakay      | S      | 90 (0)               | 104 (2)                | 35 (0)         | -                        | -                      | -              |
|                         |              | H      | 8 (1)                | 60 (16)                | 21 (7)         | -                        | 1 (1)                  | -              |
|                         |              | S      | 34 (24)              | 94 (38)                | 28 (13)        | -                        | -                      | -              |
|                         | Mahatsara    | H      | 3 (3)                | 33 (3)                 | 31 (3)         | -                        | -                      | -              |
|                         | Sahavarina   | S      | 17 (10)              | 20 (11)                | 60 (43)        | -                        | -                      | 2 (2)          |
|                         |              | H      | 8 (8)                | 2 (2)                  | 17 (13)        | -                        | -                      | -              |



### III.2.2. Différentiation de niche trophique entre *Rattus norvegicus* et *Rattus rattus*

Cette partie des résultats répond à la première hypothèse posée. A l'issu des analyses, il s'avère que les niches en isotopes stables diffèrent entre *Rattus norvegicus* et *Rattus rattus* (modèle mixte multivarié,  $p < 0,001$ ) mais pas entre les habitats (Tableau 19, Figure 22). Cette différence en niche trophique est dû à la variation en  $\delta^{15}\text{N}$  entre les deux espèces (Chi2 = 21,16,  $p < 0,001$ , d.d.l. = 1, pseudo- $R^2 = 0,58$ ) mais pas pour le  $\delta^{13}\text{C}$  (Chi2 = 0,71, d.d.l. = 1,  $p = 0,40$ , pseudo- $R^2 = 0,08$ ). Ces résultats sont donnés dans le Tableau 20.

**Tableau 19.** Résultats des modèles mixtes Bayésiennes multivariés. Les moyennes postérieures, les intervalles de crédibilité inférieurs (IC-I) et supérieurs (IC-S) à 95 % et les valeurs de p, qui sont basés sur 10 000 simulations sont illustrés ici. Les résultats significatifs sont en caractères gras.

| Paramètre                           | Moyenne postérieure | IC-I 95 %     | IC-S 95 %     | p                 |
|-------------------------------------|---------------------|---------------|---------------|-------------------|
| Intercept $\delta^{13}\text{C}$     | <b>-21,70</b>       | <b>-22,68</b> | <b>-20,72</b> | <b>&lt; 0,001</b> |
| Intercept $\delta^{15}\text{N}$     | <b>7,99</b>         | <b>6,77</b>   | <b>9,27</b>   | <b>&lt; 0,001</b> |
| Espèce <sup>1</sup>                 | <b>-1,03</b>        | <b>-1,56</b>  | <b>-0,45</b>  | <b>&lt; 0,001</b> |
| Steppe anthropogénique <sup>2</sup> | 0,25                | -0,06         | 0,55          | 0,116             |
| Champ agricole <sup>2</sup>         | 0,29                | -0,05         | 0,66          | 0,126             |

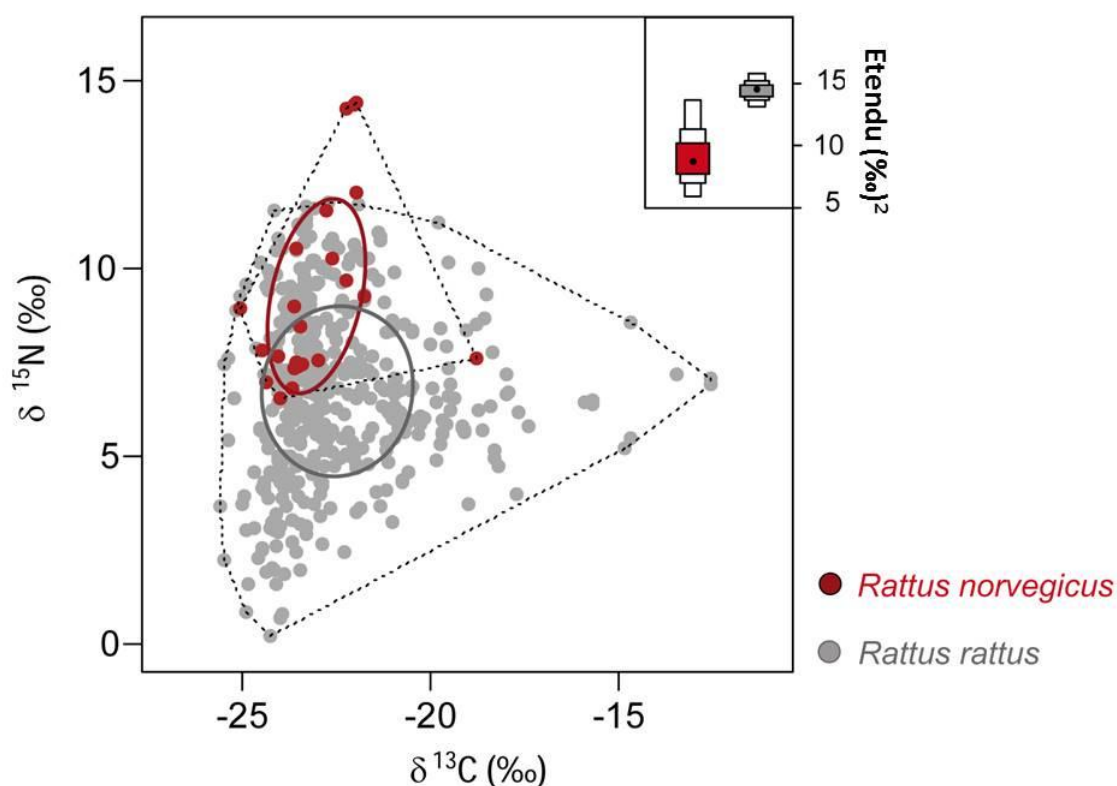
Les références sont <sup>1</sup>*Rattus norvegicus* et <sup>2</sup>forêt naturelle.

**Tableau 20.** Résultats des modèles mixtes linéaires univariés pour  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ . Les résultats significatifs sont en caractères gras.

| Paramètre                           | $\beta \pm \text{SE}$ | t            | p                 | Chi2*                   | p*                       |
|-------------------------------------|-----------------------|--------------|-------------------|-------------------------|--------------------------|
| $\delta^{13}\text{C}$               |                       |              |                   |                         |                          |
| Intercept                           | <b>-23,42 ± 0,49</b>  | <b>47,70</b> | <b>&lt; 0,001</b> |                         |                          |
| Espèce <sup>1</sup>                 | 0,34 ± 0,43           | 0,78         | 0,433             | 0,71                    | 0,39                     |
| Steppe anthropogénique <sup>2</sup> | <b>0,62 ± 0,24</b>    | <b>2,64</b>  | <b>0,008</b>      |                         |                          |
| Champ agricole <sup>2</sup>         | <b>0,71 ± 0,29</b>    | <b>2,43</b>  | <b>0,015</b>      | <b>7,92<sup>3</sup></b> | <b>0,019<sup>3</sup></b> |
| $\delta^{15}\text{N}$               |                       |              |                   |                         |                          |
| Intercept                           | <b>8,58 ± 0,83</b>    | <b>10,25</b> | <b>&lt; 0,001</b> |                         |                          |
| Espèce <sup>1</sup>                 | <b>-1,60 ± 0,36</b>   | <b>4,45</b>  | <b>&lt; 0,001</b> | <b>21,16</b>            | <b>&lt; 0,001</b>        |
| Steppe anthropogénique <sup>2</sup> | 0,05 ± 0,20           | 0,26         | 0,796             |                         |                          |
| Champ agricole <sup>2</sup>         | 0,13 ± 0,24           | 0,54         | 0,585             | 0,31                    | 0,85                     |

Les références sont <sup>1</sup>*Rattus norvegicus* et <sup>2</sup>forêt naturelle. \*Chi2 et p sont basés sur des tests de rapport de vraisemblance logarithmique en comparant les modèles respectives avec et sans le terme avec d.d.l. = 1 ; <sup>3</sup>effet principal du type d'habitat avec d.d.l. = 2.

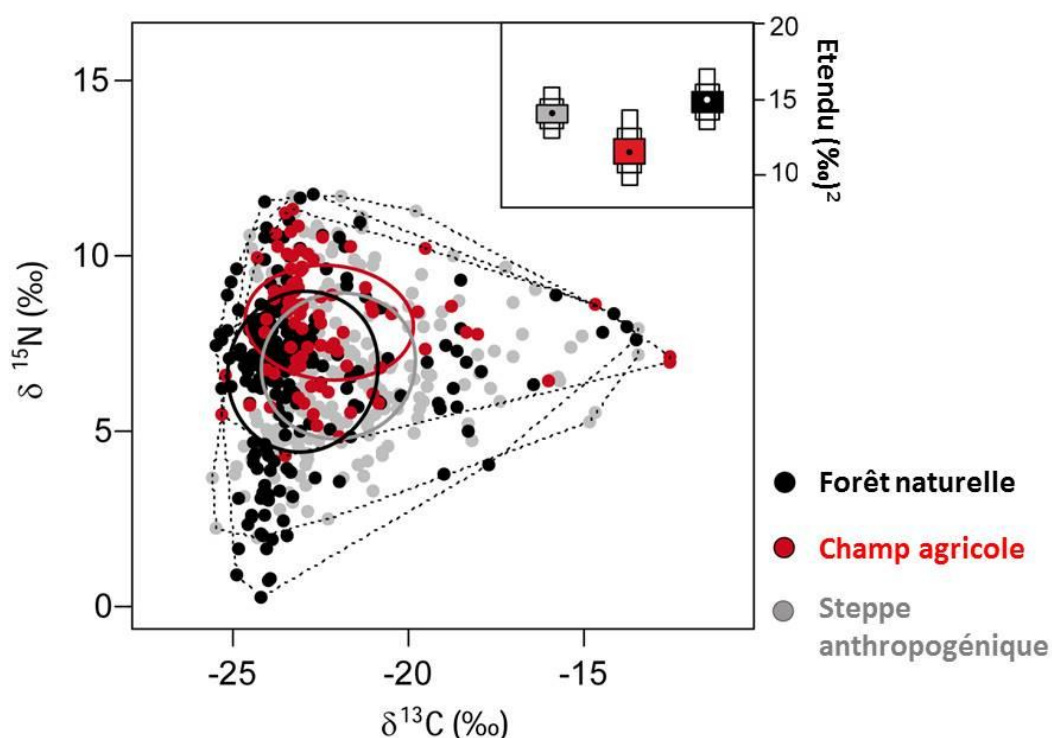
En combinant tous les types d'habitats où les deux espèces de *Rattus* ont été capturées en sympatrie, il en ressort que *Rattus rattus* couvre une niche en isotopes stables plus large que *Rattus norvegicus* (Figure 22). En effet, les surfaces d'ellipses standards et d'enveloppes convexes sont respectivement de 14,29 ‰<sup>2</sup> et de 90,38 ‰<sup>2</sup> chez *Rattus rattus* et de 9,37 ‰<sup>2</sup> et 26,72 ‰<sup>2</sup> chez *Rattus norvegicus*. Le noyau de la niche isotopique (estimé en ellipse standard) de *Rattus rattus* est plus large que celui de *Rattus norvegicus* en combinant tous les types d'habitats ( $p = 0,027$ ). *Rattus rattus* chevauche sur 35 % du noyau de la niche isotopique de *Rattus norvegicus*, tandis que c'est seulement 24 % du noyau de la niche isotopique de *Rattus rattus* qui est partagé avec *Rattus norvegicus*.



**Figure 22.** Nuages de points – Signatures isotopiques en carbone et azote des individus de *Rattus norvegicus* et de *Rattus rattus* capturés en sympatrie. Les polygones indiquent les zones de l'enveloppe convexe (lignes interrompues) et les ellipses indiquent les zones de l'ellipse standard (lignes continues). Les boîtes à moustaches indiquent les surfaces des niches en isotopes stables de *Rattus norvegicus* et de *Rattus rattus* qui diffèrent nettement en largeur, basé sur les estimations Bayésiennes de l'ellipse standard avec SIAR. Les modèles postérieurs (points) et les intervalles de crédibilités de 25, 75 et 95 % des distributions postérieures de 10 000 simulations (boîte à moustaches) sont présentés ici.

### III.3.3. Variation intraspécifique de la niche isotopique chez *Rattus rattus*

L'étendu de la niche isotopique de *Rattus rattus* est large dans les trois types d'habitats échantillonnés en examinant la Figure 23 qui illustre les étendues des zones d'ellipses standards et d'enveloppes convexes. Les valeurs relatives à ces derniers sont présentées dans le Tableau 21. Après les tests statistiques, il s'avère que *Rattus rattus* possède une niche isotopique plus large dans les forêts naturelles que dans les steppes anthropogéniques (comparaison des ellipses standards :  $p = 0,032$ ) et tend à couvrir une plus large niche trophique dans les forêts naturelles que dans les champs agricoles ( $p = 0,072$ ) (Figure 23, Tableau 21).



**Figure 23.** Nuages de points – Signatures isotopiques en carbone et azote des individus de *Rattus rattus* provenant des champs agricoles, des forêts naturelles et des steppes anthropogéniques. Les polygones indiquent les zones de l'enveloppe convexe (lignes interrompues) et les ellipses indiquent les zones de l'ellipse standard (lignes continues). Les boîtes à moustaches indiquent les surfaces des niches en isotopes stables de *Rattus rattus* provenant des forêts naturelles et des steppes anthropogéniques sont plus large que ceux des individus provenant des champs agricoles, basé sur les estimations Bayésiennes de l'ellipse standards avec SIAR. Les modèles postérieures (points) et les intervalles de crédibilités de 25, 75 et 95 % des distributions postérieures de 10 000 simulations (boîte à moustaches) sont présentés ici.

**Tableau 21.** Etendu de la niche en isotope stable de *Rattus rattus* qui est plus large dans les forêts naturelles par rapport aux champs agricoles et les steppes anthropogéniques. Les zones d'ellipses standards et les enveloppes convexes exprimés en ‰<sup>2</sup> et calculé avec le “package R” SIAR (Parnell *et al.*, 2010) sont montrés ici.

| <b>Variables</b>                              | <b>Forêt naturelle</b> | <b>Champ agricole</b> | <b>Steppe anthropogénique</b> |
|-----------------------------------------------|------------------------|-----------------------|-------------------------------|
| Zone de l'ellipse standard (‰ <sup>2</sup> )  | 14,98                  | 11,82                 | 14,15                         |
| Zone de l'enveloppe convexe (‰ <sup>2</sup> ) | 79,91                  | 51,36                 | 77,91                         |

Il en ressort un net chevauchement des niches en isotope stable de *Rattus rattus* entre les champs agricoles, les forêts naturelles et les steppes anthropogéniques. Ce taux varie entre 45 et 72%. Ces résultats sont fournis dans le Tableau 22 ci-dessous.

**Tableau 22.** Chevauchement par paire des niches en isotope stable de *Rattus rattus* entre les différents habitats. Les pourcentages de chevauchement des ellipses standards Bayésiens, estimés avec le “package R” SIAR (Parnell *et al.*, 2010) sont illustrés ici.

| <b>Chevauchement (%)</b>      | <b>Forêt naturelle</b> | <b>Champ agricole</b> | <b>Steppe anthropogénique</b> |
|-------------------------------|------------------------|-----------------------|-------------------------------|
| <b>Forêt naturelle</b>        | -                      | 56,5                  | 72,1                          |
| <b>Champ agricole</b>         | 44,9                   | -                     | 54,0                          |
| <b>Steppe anthropogénique</b> | 68,0                   | 64,1                  | -                             |

En outre, en procédant aux analyses par le modèle mixte multivarié, il s'avère que les niches isotopiques de *Rattus rattus* diffèrent statistiquement entre les forêts naturelles et les champs agricoles ( $p = 0,038$ ) mais pas entre les forêts naturelles et les steppes anthropogéniques ( $p = 0,14$ ). Ces résultats sont donnés dans le Tableau 23.

**Tableau 23.** Résultats des modèles mixtes Bayésiens multivariés en isotopes stables de *Rattus rattus*. Les moyenne postérieures, les intervalles de crédibilité inférieurs (IC-I) et supérieurs (IC-S) à 95 % et les valeurs de p, qui sont basés sur 10 000 simulations sont illustrés ici. Les résultats significatifs sont en caractères gras.

| Paramètre                           | Moyenne postérieure | IC-I 95%      | IC-S 95%      | p                 |
|-------------------------------------|---------------------|---------------|---------------|-------------------|
| Intercept $\delta^{13}\text{C}$     | <b>-22,44</b>       | <b>-23,17</b> | <b>-21,71</b> | <b>&lt; 0,001</b> |
| Intercept $\delta^{15}\text{N}$     | <b>7,20</b>         | <b>5,97</b>   | <b>8,40</b>   | <b>&lt; 0,001</b> |
| Steppe anthropogénique <sup>1</sup> | 0,24                | -0,05         | 0,59          | 0,138             |
| Champ agricole <sup>1</sup>         | <b>0,40</b>         | <b>0,03</b>   | <b>0,75</b>   | <b>0,038</b>      |

La référence est <sup>1</sup>forêt naturelle.

Les individus de *Rattus rattus* échantillonnés dans les différents types d'habitats diffèrent globalement en taux de  $\delta^{13}\text{C}$  (pseudo- $R^2 = 0,12$ ). En effet, les individus capturés dans les champs agricoles tendent à montrer des valeurs plus élevées en  $\delta^{13}\text{C}$  que ceux capturés dans les forêts naturelles. Les individus issus des steppes anthropogéniques montrent également des valeurs plus élevées en  $\delta^{13}\text{C}$  que ceux capturés dans les forêts naturelles (Tableau 24). En outre, les individus ne diffèrent pas en  $\delta^{15}\text{N}$  entre les différents types d'habitats.

**Tableau 24.** Résultats de la modélisation mixte linéaire univariée de maximum de vraisemblance (LMM) pour  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  pour *Rattus rattus*. Les résultats significatifs sont en caractères gras.

| Paramètre                           | $\beta \pm \text{SE}$               | t            | p                 | Chi2*       | p*           |
|-------------------------------------|-------------------------------------|--------------|-------------------|-------------|--------------|
| $\delta^{13}\text{C}$               |                                     |              |                   |             |              |
| Intercept                           | <b>-22,88 <math>\pm</math> 0,30</b> | <b>75,96</b> | <b>&lt; 0,001</b> |             |              |
| Steppe anthropogénique <sup>1</sup> | <b>0,71 <math>\pm</math> 0,26</b>   | <b>2,75</b>  | <b>0,006</b>      |             |              |
| Champ agricole <sup>1</sup>         | 0,58 $\pm$ 0,32                     | 1,80         | 0,072             | <b>7,60</b> | <b>0,022</b> |
| $\delta^{15}\text{N}$               |                                     |              |                   |             |              |
| Intercept                           | <b>7,02 <math>\pm</math> 0,54</b>   | <b>13,11</b> | <b>&lt; 0,001</b> |             |              |
| Steppe anthropogénique <sup>1</sup> | 0,07 $\pm$ 0,18                     | 0,39         | 0,696             |             |              |
| Champ agricole <sup>1</sup>         | 0,34 $\pm$ 0,22                     | 1,58         | 0,114             | 2,80        | 0,246        |

Les références sont <sup>1</sup>forêt naturelle. \*Chi2 et les valeurs de p sont basées sur des tests de rapport de vraisemblance (Log) (LRT) en comparant les modèles avec et sans l'effet potentiel du type d'habitat avec un d.d.l. = 2.

Par rapport au type d'habitat, pour *Rattus rattus* aucune différence n'a été trouvée dans les niches d'isotopes stables des mâles et des femelles ( $p = 0,17$ ), ainsi que pour les individus

reproducteurs et non reproducteurs ( $p = 0,92$ ). Ces résultats sont montrés dans le Tableau 25. En outre, l'interaction entre le sexe et la classe d'âge n'a pas améliorée l'ajustement du modèle ( $\Delta DIC < 2$ ) et ceci a donc été retiré du modèle. Les niches isotopiques de *Rattus rattus* tendent à être restreinte pendant la saison humide par rapport à la saison sèche (moyenne postérieure = 0,23, intervalle de crédibilité = -0,49,  $p = 0,088$ ) (Tableau 25).

**Tableau 25.** Résultats des modèles mixtes Bayésiens multivariés en isotopes stables de *Rattus rattus*. Les moyenne postérieures, les intervalles de crédibilité inférieurs (IC-I) et supérieurs (IC-S) à 95 % et les valeurs de  $p$ , qui sont basés sur 10 000 simulations sont illustrés ici. Les résultats significatifs sont en caractères gras.

| Paramètre                           | Moyenne postérieure | IC-I 95 %     | IC-S 95 %     | p                 |
|-------------------------------------|---------------------|---------------|---------------|-------------------|
| Intercept $\delta^{13}\text{C}$     | <b>-22,55</b>       | <b>-23,15</b> | <b>-21,80</b> | <b>&lt; 0,001</b> |
| Intercept $\delta^{15}\text{N}$     | <b>7,19</b>         | <b>5,88</b>   | <b>8,31</b>   | <b>&lt; 0,001</b> |
| Steppe anthropogénique <sup>1</sup> | 0,16                | -0,15         | 0,47          | 0,306             |
| Champ agricole <sup>1</sup>         | <b>0,43</b>         | <b>0,04</b>   | <b>0,82</b>   | <b>0,032</b>      |
| Sexe <sup>2</sup>                   | -0,15               | -0,36         | 0,07          | 0,172             |
| Classe d'âge <sup>3</sup>           | -0,01               | -0,22         | 0,22          | 0,918             |
| Saison <sup>4</sup>                 | -0,23               | -0,49         | 0,04          | 0,088             |

La référence est <sup>1</sup>forêt naturelle, <sup>2</sup>femelle, <sup>3</sup>individu reproducteur et <sup>4</sup>saison sèche.

Par ailleurs, les modèles univariés pour  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  n'ont montré aucun effet du sexe, de la classe d'âge et de la saison sur les deux isotopes stables (Tableau 26). En addition, l'interaction entre le sexe et la classe d'âge n'a pas amélioré l'ajustement du modèle. Les individus de *Rattus rattus* capturés dans les différents habitats diffèrent uniquement en  $\delta^{13}\text{C}$ , plus précisément, les individus provenant des steppes anthropogéniques et des champs agricoles possèdent un taux plus élevé en  $\delta^{13}\text{C}$  que dans les forêts naturelles (Tableau 26).

**Tableau 26.** Résultats de la modélisation mixte linéaire univariée de maximum de vraisemblance (LMM) pour  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  de *Rattus rattus*. Les résultats significatifs sont en caractères gras.

| Paramètre                           | $\beta \pm \text{SE}$               | t            | P                 | Chi2*                   | p*                       |
|-------------------------------------|-------------------------------------|--------------|-------------------|-------------------------|--------------------------|
| $\delta^{13}\text{C}$               |                                     |              |                   |                         |                          |
| Intercept                           | <b>-22,87 <math>\pm</math> 0,30</b> | <b>76,55</b> | <b>&lt; 0,001</b> |                         |                          |
| Steppe anthropogénique <sup>1</sup> | <b>0,62 <math>\pm</math> 0,25</b>   | <b>2,54</b>  | <b>0,011</b>      |                         |                          |
| Champ agricole <sup>1</sup>         | <b>0,67 <math>\pm</math> 0,32</b>   | <b>2,11</b>  | <b>0,035</b>      | <b>6,99<sup>b</sup></b> | <b>0,030<sup>b</sup></b> |
| Sexe <sup>2</sup>                   | -0,10 $\pm$ 0,19                    | 0,51         | 0,610             | 0,25                    | 0,616                    |
| Classe d'âge <sup>3</sup>           | 0,16 $\pm$ 0,20                     | 0,81         | 0,417             | 0,80                    | 0,371                    |
| Saison <sup>4</sup>                 | -0,28 $\pm$ 0,22                    | 1,28         | 0,202             | 2,67                    | 0,103                    |
| $\delta^{15}\text{N}$               |                                     |              |                   |                         |                          |
| Intercept                           | <b>7,31 <math>\pm</math> 0,56</b>   | <b>13,10</b> | <b>&lt; 0,001</b> |                         |                          |
| Steppe anthropogénique <sup>1</sup> | 0,01 $\pm$ 0,18                     | 1,51         | 0,973             |                         |                          |
| Champ agricole <sup>1</sup>         | 0,34 $\pm$ 0,26                     | 1,34         | 0,129             | 3,39 <sup>b</sup>       | 0,184 <sup>b</sup>       |
| Sexe <sup>2</sup>                   | -0,17 $\pm$ 0,12                    | 1,34         | 0,181             | 2,18                    | 0,139                    |
| Classe d'âge <sup>3</sup>           | -0,09 $\pm$ 0,13                    | 0,70         | 0,484             | 0,50                    | 0,478                    |
| Saison <sup>4</sup>                 | -0,22 $\pm$ 0,16                    | 1,43         | 0,153             | 1,08                    | 0,298                    |

Les références sont <sup>1</sup>forêt naturelle, <sup>2</sup>femelle, <sup>3</sup>individu reproducteur et <sup>4</sup>saison sèche. \*Chi2 et les valeurs de p sont basés sur des tests de rapport de vraisemblance (Log) (LRT) en comparant les modèles emboîtés avec et sans le terme respectif avec d.d.l. = 1, <sup>5</sup>pour l'effet potentiel du type d'habitat avec d.d.l. = 2.

### III.3.4. Discordance ou non-conformité de l'habitat

Cette section répond à la quatrième hypothèse. Dans un premier temps, le test permettant de mettre en évidence une différence de signature isotopique entre les différents habitats a été mené. En contrôlant pour le site d'étude, il a été trouvé que les individus de *Rattus rattus* capturés dans les forêts naturelles possédaient un taux plus faible en  $\delta^{13}\text{C}$  que ceux échantillonnés dans les steppes anthropogéniques et les champs agricoles (voir plus haut). En considérant uniquement les sites où les trois types d'habitats sont représentés simultanément et avec des échantillons suffisants (Besakay, Mahatsara et Sahavarina), les mêmes constatations que précédemment sont retrouvées (Tableau 27). En outre, les mesures de référence en isotopes stables de l'habitat diffèrent entre les types d'habitats (pour les sols : Chi2 = 6,37, p < 0,041, d.d.l. = 2, pour les plantes : Chi2 = 15,64, p < 0,001, d.d.l. = 2). Les échantillons de sols tendent à montrer un plus faible  $\delta^{13}\text{C}$  dans les forêts naturelles par rapport aux steppes anthropogéniques ( $\beta = -1,18 \pm 0,63$ , t = 1,85, p = 0,064) et réellement plus bas dans les forêts naturelles par rapport aux champs agricoles ( $\beta = -1,41 \pm 0,62$ , t = 2,29, p = 0,022). De plus, les échantillons de plantes collectés dans les forêts sont plus faible en  $\delta^{13}\text{C}$

par rapport à aux plantes issus des champs agricoles ( $\beta = -6,95 \pm 1,70$ ,  $t = 4,09$ ,  $p < 0,001$ ) mais ne diffèrent pas des plantes collectées dans les steppes anthropogéniques ( $\beta = 1,53 \pm 1,01$ ,  $t = 1,52$ ,  $p = 0,13$ ).

**Tableau 27.** Résultats de la modélisation mixte linéaire univariée de maximum de vraisemblance (LMM) pour  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  de *Rattus rattus*, incluant uniquement les sites avec des échantillons supérieurs à cinq par type d'habitat (pour quatre sites et 345 individus). Les résultats significatifs sont en caractères gras.

| Paramètre                           | $\beta \pm \text{SE}$               | t            | p                 | Chi2*       | p*           |
|-------------------------------------|-------------------------------------|--------------|-------------------|-------------|--------------|
| $\delta^{13}\text{C}$               |                                     |              |                   |             |              |
| Intercept                           | <b><math>-22,93 \pm 0,33</math></b> | <b>67,86</b> | <b>&lt; 0,001</b> |             |              |
| Steppe anthropogénique <sup>1</sup> | <b><math>0,55 \pm 0,29</math></b>   | <b>1,91</b>  | <b>0,055</b>      |             |              |
| Champ agricole <sup>1</sup>         | <b><math>0,69 \pm 0,34</math></b>   | <b>2,00</b>  | <b>0,045</b>      | <b>5,32</b> | <b>0,070</b> |
| $\delta^{15}\text{N}$               |                                     |              |                   |             |              |
| Intercept                           | <b><math>6,69 \pm 0,74</math></b>   | <b>9,10</b>  | <b>&lt; 0,001</b> |             |              |
| Steppe anthropogénique <sup>1</sup> | $0,21 \pm 0,20$                     | 1,00         | 0,302             |             |              |
| Champ agricole <sup>1</sup>         | $0,56 \pm 0,24$                     | 2,29         | 0,022             | 5,30        | 0,071        |

La référence est <sup>1</sup>forêt naturelle. Chi2 et les valeurs de p sont basés sur des tests de rapport de vraisemblance (Log) (LRT) en comparant les modèles emboîtés avec ou sans le potentiel effet du type d'habitat avec un d.d.l = 2.

Basé sur les signatures isotopiques, des signes indirects de mouvement de dispersion des individus de *Rattus rattus* entre les types d'habitats est constaté. L'espèce varie largement en termes de  $\delta^{13}\text{C}$  avec plusieurs individus possédant des valeurs exclus de l'intervalle de valeur de l'habitat où ils ont été capturés (Figure 23). Ces individus ne sont pas principalement des jeunes mâles (interaction entre sexe et classe d'âge : Chi2 = 1,67,  $p = 0,20$ , d.d.l. = 1), mais incluent également des femelles aussi bien que des individus à tous les stades de reproduction.

Les signatures isotopiques des individus de *Rattus rattus* ont permis de déduire une prédiction modérée du type d'habitat où chaque animal a été capturé. La fonction discriminante 1 a expliquée 90,4 % de la variance totale et le type d'habitat a été correctement classifié dans 54,6 % des cas. Les classifications ont été similaires pour les individus de *Rattus rattus* échantillonnés dans les forêts naturelles (59 %) et les steppes anthropogéniques (67 %), mais les individus provenant des champs agricoles n'ont pas pu être classifiés (seulement 4 % sont corrects). La majorité des échantillons mal classifiés des steppes anthropogéniques ont été



classifiés parmi les forêts naturelles et inversement. Les erreurs de classification des échantillons des forêts naturelles et des steppes anthropogénique vers les champs agricoles étaient rares (forêts naturelles : 1 sur 207, steppe anthropogéniques : 11 sur 246). En utilisant uniquement les échantillons provenant des forêts naturelles et des champs agricoles, la classification correcte des échantillons forestiers est élevée (90 %) mais celle des champs agricoles est modérée (41 %). Ni le sexe ( $\chi^2 = 0,61$ ,  $p = 0,44$ , d.d.l = 1), ni la classe d'âge ( $\chi^2 = 0,70$ ,  $p = 0,40$ , d.d.l = 1) ni l'interaction entre ces deux facteurs ( $\chi^2 = 1,29$ ,  $p = 0,26$ , d.d.l = 1) n'ont affecté la probabilité d'un individu d'être mal classifié dans les analyses de fonctions discriminantes.

### III.3. DISCUSSION

Les espèces du genre *Rattus* spp. figurent parmi les espèces les plus envahissantes et ayant réussies à se répandre à travers le monde. Ces espèces sont une des causes de grands changements dans les communautés endémiques dans les localités où elle est introduite. En plus de son potentiel de dispersion important (Capellini *et al.*, 2015), *Rattus rattus* possède un régime alimentaire généraliste qui est un des aspects important lui ayant permis d'envahir avec succès les écosystèmes exotiques (Rodriguez & Herrera, 2013). Dans la présente étude, les analyses des isotopes stables ont été utilisées pour étudier les niches trophiques des deux espèces du genre *Rattus* à Madagascar et il a été trouvé que *Rattus rattus* occupe une large étendue de niche trophique. En sympatrie, *Rattus rattus* et *Rattus norvegicus* partagent leur niche alimentaire, ce qui augmente l'étendu de la niche trophique couvert par le genre. Par ailleurs, des signes indirects de déplacements des individus de *Rattus rattus* entre les habitats anthropogéniques et les forêts naturelles ont été mis en évidence. Ces résultats suggèrent qu'en raison de leur régime alimentaire généraliste, les rats ont une influence sur les petits mammifères endémiques en tant que compétiteurs, prédateurs et vecteurs de parasites et de maladies (Rahelinirina *et al.*, 2010a,b; Andrianaivoarimanana *et al.*, 2013). Ces effets combinés pourraient expliquer à la fois le succès d'invasion des rats ainsi que leurs effets néfastes sur la faune endémique. Les discussions en détails des résultats proprement dits sont abordées ci-dessous.

### III.3.1. Niche alimentaire extrêmement large chez *Rattus rattus*

Les niches alimentaires de *Rattus rattus* à travers Madagascar sont extrêmement larges. Comme indiqué par les variations en  $\delta^{15}\text{N}$ , le régime alimentaire de cette espèce inclut des ressources provenant de trois niveaux trophiques, avec chaque niveau trophique généralement séparés de 3 à 5 ‰ en  $\delta^{15}\text{N}$  (DeNiro & Epstein, 1981 ; Vanderklift & Ponsard, 2003). En outre, la variation en  $\delta^{13}\text{C}$  suggère que *Rattus rattus* incorpore les plantes à  $\text{C}_3$ ,  $\text{C}_4$  et CAM dans leurs nourritures à la base. Les écosystèmes forestiers sont dominés par les plantes à  $\text{C}_3$ , qui montrent un faible taux en  $\delta^{13}\text{C}$  par rapport aux plantes à  $\text{C}_4$  (respectivement une moyenne générale de -28 ‰ [ $\text{C}_3$ ] contre - 14 ‰ [ $\text{C}_4$ ] ; Crowley *et al.*, 2011) et aux plantes à CAM adaptés à la sécheresse (Marshall *et al.*, 2007). D'une manière générale, la niche alimentaire de *Rattus rattus* est remarquablement plus étendue que celle des autres espèces de mammifères malgaches ou de genre étudié jusqu'à aujourd'hui (ex. Crowley *et al.*, 2011 ; Lührs *et al.*, 2013), et environ près de trois fois plus large que le total de celle d'une communauté endémique de rongeurs Nesomyinae et de tenrecs Tenrecidae dans une localité des hauts plateaux du centre (Dammhahn *et al.*, 2013).

Plusieurs autres études en dehors de Madagascar sur le régime alimentaire de *Rattus rattus*, à la fois dans son aire de répartition naturelle ou envahi, ont montré le régime généraliste et omnivore de cette espèce. A titre d'illustration, sur différentes îles, *Rattus rattus* se nourrit de ver de terre (Norman, 1970 ; Copson, 1983), de mollusques terrestres (Clark, 1980), de crabes (Fall *et al.*, 1971), d'escargots (Chiba, 2000), d'arthropodes (Shiels *et al.*, 2013) et d'oiseaux (VanderWerf, 2001). Dans les îles hawaïennes, *Rattus rattus* contribue à la dispersion de certaines graines de plantes endémiques et introduites à savoir le buisson envahissant *Clidemia hirta* (Shiels *et al.*, 2013). En effet, les analyses des isotopes stables ont montré que *Rattus* spp. est caractérisé par un régime alimentaire généraliste (*Rattus rattus* [Rodriguez & Herrera, 2013 ; Riofrio-Lazo & Paes-Rosas, 2015] ; *Rattus norvegicus* [Major *et al.*, 2007]).

Les analyses des isotopes stables dans la présente étude proviennent de spécimens capturés dans des types d'habitats variés incluant les forêts naturelles, les steppes anthropogéniques allant des savanes aux *savoka* et des champs agricoles y compris les champs de manioc, légumes, maïs, canne à sucre, bananier et des rizières. Néanmoins, l'étendu trophique des individus de *Rattus rattus* échantillonnés dans ces différents milieux se

chevauchent largement. Uniquement les individus provenant des champs agricoles possèdent une niche trophique restreinte par rapport à ceux des forêts naturelles ou des steppes anthropogéniques. Ces différences sont issues des variations en  $\delta^{13}\text{C}$  mais non en  $\delta^{15}\text{N}$ , ce qui reflète la dominance des plantes à  $\text{C}_3$  et à  $\text{C}_4$  dans la gamme de ressources alimentaires (voir au-dessus). Pendant la saison humide où la disponibilité des ressources est supposée augmenter (Wright, 1999), *Rattus rattus* tend à montrer une niche alimentaire plus restreinte par rapport à la saison sèche durant laquelle les nourritures sont moins abondantes. Par conséquent, la présente étude a montré qu'un régime alimentaire généraliste avec une grande variation des qualités des ressources entre les individus et indépendamment de l'habitat constitue une caractéristique de *Rattus rattus* en termes d'écologie trophique.

Par ailleurs, *Rattus rattus* est morphologiquement proche de certaines espèces de rongeurs endémiques de Madagascar qui sont exclusivement forestières, notamment des espèces terrestres du genre *Nesomys* et *Gymnuromys* et celles qui sont semi-arboricoles du genre *Eliurus* (Miljutin & Lehtonen, 2008). Une compétition pourrait s'imposer entre ces espèces endémiques et *Rattus rattus*. En effet, basé sur des graines récoltées dans des terriers, un chevauchement de régime alimentaire entre les rongeurs endémiques et *Rattus rattus* a été trouvé dans la Parc National d'Andringitra (Goodman & Sterling, 1996). Ainsi, des études futures devraient se focaliser davantage sur les chevauchements de niche alimentaire entre *Rattus rattus* et les rongeurs endémiques malgaches afin de mieux évaluer les aspects de compétition entre ces animaux. Bref, une large étendue de niche trophique pourrait expliquer le succès d'invasion de *Rattus rattus* dans les différents écosystèmes car cela permet de s'adapter à de nouvelles conditions environnementales et de maintenir la population par une faible compétition intra-spécifique.

### **III.3.2. Partition de niches alimentaires généralistes chez *Rattus* spp.**

La partition de niche alimentaire est une des potentielles stratégies permettant aux espèces de maintenir une co-existence stable au sein des communautés. Plus précisément, la co-existence d'espèces congénères très proches est très intrigant en écologie car ces espèces devraient être similaires en termes de niches alimentaires par rapport aux espèces non congénères (Violle *et al.*, 2011). Toutefois, l'étude de ces mécanismes de coexistence dans les communautés n'est pas toujours abordable et est entravée par les questions de compétition qui auraient pu exister ou non dans le passé. Les espèces introduites congénères comme le cas de

*Rattus norvegicus* et *Rattus rattus* à Madagascar constitue un excellent exemple pour étudier les processus de co-existence des espèces à une échelle de temps à court terme.

Dans cette étude, il a été montré indirectement que ces deux espèces diffèrent en terme d'étendu de niche trophique. A la différence de *Rattus rattus*, *Rattus norvegicus* qui est de plus grande taille et apparemment plus compétitive couvre une niche trophique plus restreinte. Il ne s'agit pas ici de l'effet de la taille des échantillons analysés car l'approche Bayésienne et les comparaisons des ellipses standards qui ont été utilisées ne sont pas sensibles à l'hétérogénéité des données. En plus, les deux espèces ne se chevauchent que modérément dans leur niche en isotopes stables. De la même manière, dans les îles hawaïennes, sur la base des analyses des contenus stomacaux, *Rattus exulans* qui est de plus petite taille couvre une plus large niche trophique que son congénère de plus grande taille *Rattus rattus* (Shiels *et al.*, 2013). En revenant à la présente recherche, un taux plus élevé en  $\delta^{15}\text{N}$  chez *Rattus norvegicus* indique un plus grand pourcentage de nourritures d'origine animale dans son régime alimentaire par rapport à *Rattus rattus*. Outre ce morcellement de niche trophique, les deux espèces semblent être séparées en termes de répartition à Madagascar. *Rattus norvegicus* est principalement trouvée près des villages et des habitats proches de l'homme et rarement dans les forêts naturelles à la différence de *Rattus rattus* (Soarimalala & Goodman, 2011). La différenciation de niche en isotopes stables entre ces deux espèces augmente l'étendu de la niche trophique couverte par le genre et pourrait augmenter les impacts écologiques de ces espèces sur les communautés mammaliennes endémiques.

### **III.3.3. Mise en évidence des déplacements entre les habitats par la discordance des signatures isotopiques**

Chez *Rattus rattus*, des individus des deux sexes et à tous les stades de reproduction ont montré une discordance de leur signature isotopique avec leurs habitats de capture. Etant donné les différences entre les références isotopiques des habitats et les signatures isotopiques des individus, ces discordances suggèrent que indifféremment de l'âge et du sexe, les animaux se déplacent entre les habitats sur une échelle allant d'une centaine de mètres à quelques kilomètres. Dans des études sur *Rattus rattus* en dehors de Madagascar, ce sont notamment les mâles sub-adultes qui assurent la dispersion (King *et al.*, 2011) et ce processus tend à se produire avant la période de reproduction (Wolff, 2007). Ainsi, la présente étude a proposé les mâles comme étant les plus probables à montrer des signatures isotopiques discordantes à

celles de leurs habitats de capture. Cependant, les résultats ont montrés que les discordances de signatures sont retrouvées chez les différentes classes d'âges et sexes et ne sont pas liées aux aspects saisonniers.

Jusqu'à présent aucune étude n'a identifié les déplacements exacts des individus de *Rattus rattus* à Madagascar. Au-delà de la Grande île où l'espèce a été également introduite, son domaine vital varie beaucoup entre les habitats. Par exemple, Whisson *et al.* (2007) ont identifié un domaine moyennant 0,45 ha chez les femelles et 0,78 ha chez les mâles en utilisant la technique de radio-télémétrie durant plus de deux mois dans un habitat riverain en Californie. Ces résultats sont similaires à ceux de Hooker & Innes (1995) qui ont identifié un domaine vital de 0,49 ha chez les femelles et 1,10 ha chez les mâles en Nouvelle Zélande. Toutefois, dans une étude courte de quatre jours et utilisant la radio-télémétrie dans une forêt en Nouvelle Zélande, les mâles se déplaçaient dans une surface allant jusqu'à 11 ha (Pryde *et al.*, 2005). En effet, pendant une nuit, les individus de *Rattus rattus* peuvent parcourir jusqu'à 900 m (Hooker & Innes, 1995) et se déplacer jusqu'à 500 m sur un trajet sans couverture végétale (Taylor, 1978).

A Madagascar, les déplacements de *Rattus rattus* entre les différents types d'habitats ont déjà été suggérés. Par exemple, basé sur la méthode de capture-marque-recapture dans deux sites dans l'Est de Madagascar, cette espèce migre vers les villages près des maisons durant la récolte du riz ou quand les nourritures deviennent rares dans les habitats secondaires (Rasolozaka, 1998). Basé sur le marquage par la Rhodamine B, dans la partie orientale de Madagascar, il a été démontré que les individus de cette espèce se déplacent régulièrement jusqu'à 350 m entre les maisons, les plantations de sisals et les rizières aux alentours, sur une période de trois mois (Rahelinirina *et al.*, 2010a). En outre, *Rattus rattus* est bien connue pour se réfugier dans les rizières et ravager les cultures (Rasamoelina *et al.*, 1998), et pour sa migration vers les collines quand les nourritures manquent près des rizières ou que les terriers sont détruits par la récolte du riz ou par les inondations pendant la saison des pluies (Ratsimanosika, 1998).

Même si la présente étude a montré des évidences indirectes de déplacements de *Rattus rattus* entre les habitats anthropogéniques et les forêts naturelles, ces aspects incluent des implications importantes. D'abord, la recherche de nourritures qui entraîne des migrations saisonnières ou non pourrait conférer aux rats un avantage compétitif par rapport aux rongeurs

endémiques qui sont majoritairement dépendants des forêts naturelles. En plus, *Rattus* est connu pour transmettre certaines maladies et parasites, ce qui pourrait avoir des impacts négatifs pour les communautés endémiques et augmenter le succès d'invasion de *Rattus* spp. Les effets et les conséquences des maladies et des parasites apportés par *Rattus* spp. sont revus dans Morand *et al.* (2015). Les déplacements effectués par *Rattus rattus* augmente également le domaine ainsi que la probabilité de transmission des parasites. Par exemple, les puces provenant de *Rattus rattus* constituent un réservoir de la peste à Madagascar (Duchemin, 2003) et dans un site forestier des hauts plateaux du centre, l'agent pathogène de la peste *Yersinia pestis* a été isolé chez des petits mammifères endémiques, de même que chez *Rattus rattus* (Duplantier *et al.*, 2005). Des études abordant la répartition géographique et la morphologie des trypanosomes, un parasite transmis par la puce, suggèrent que *Rattus rattus* pourrait contribuer au déclin des populations des rongeurs endémiques par la transmission de ce parasite à Madagascar (Laakkonen *et al.*, 2003).

Dans l'optique de mieux comprendre le rôle et la probabilité de transmission des endo- et ectoparasites par *Rattus rattus* entre les habitats anthropogéniques et les forêts naturelles à Madagascar, les études futures devraient se focaliser sur le suivi rapproché des déplacements des animaux. En outre, les études phylogéographiques des parasites à petite échelle (van der Mescht *et al.*, 2015) ou les captures-marques-recaptures des ectoparasites (Zohdy *et al.*, 2012) pourraient aider à mieux comprendre le potentiel de *Rattus rattus* dans l'introduction des parasites des maladies dans les communautés mammaliennes endémiques.

## II.4. CONCLUSION

Les rats du genre *Rattus* figurent parmi les espèces les plus envahissantes à travers le monde et menacent les communautés endémiques. Un régime alimentaire très large et flexible a été suggéré comme un des clés de ce succès d'invasion. La présente étude a utilisé l'approche indirecte par les isotopes stables du carbone et de l'azote pour mieux documenter l'étendu de la niche trophique de *Rattus* spp. dans les habitats forestiers et anthropogéniques du District de Moramanga. Il a été trouvé que *Rattus rattus* possède une niche trophique extrêmement large qui couvre même la totalité de l'étendue des niches trophiques d'une communauté de petits mammifères endémiques. Des études futures focalisées davantage sur une communauté totale de petits mammifères sont alors recommandées. En outre, les

comparaisons des ellipses standards Bayésiennes et les modèles mixtes multivariés ont révélé que la niche trophique de *Rattus rattus* tend à changer selon les saisons et diffère entre les habitats forestiers et anthropogéniques. Ce qui traduit une plasticité en termes de régime alimentaire. Dans les cas de sympatrie, *Rattus rattus* et *Rattus norvegicus* partitionnent leur niche. Par rapport à *Rattus norvegicus*, *Rattus rattus* possède une niche trophique plus flexible et plus vaste. Ce qui pourrait expliquer son succès d'invasion dans les différents écosystèmes car cela permet de s'adapter à de nouvelles conditions environnementales et de maintenir la population par une faible compétition intra-spécifique. Les discordances des signatures isotopiques des individus et de leur habitat de capture indiquent de fréquents déplacements de *Rattus rattus* entre les habitats forestiers et anthropogéniques. Étant donné que cette espèce est connue pour transmettre des maladies et des parasites vers les espèces endémiques et les humains, ces mouvements augmenteraient son potentiel en tant que vecteur. Les résultats présentés ici suggèrent que grâce à leur régime alimentaire généraliste, les deux espèces du genre *Rattus* peuvent affecter les communautés de petits mammifères endémiques à Madagascar en tant que compétiteur, prédateur et vecteur des maladies. La combinaison de ces effets expliquerait le succès d'invasion de *Rattus* spp. et leur effets menaçants sur les communautés endémiques malgaches aussi bien qu'à travers le monde.

## **CHAPITRE IV. DIVERSITE ECO-BIOLOGIQUE DES TIQUES (ORDRE DES IXODIDA) CHEZ LES PETITS MAMMIFERES DU DISTRICT DE MORAMANGA**

### **IV.1. METHODOLOGIE**

#### **IV.1.1. Classification des espèces étudiées**

Les tiques font partie de la Sous-classe des Acarida qui est communément appelée acariens. Les acariens en général sont divisés en deux groupes distincts à savoir les tiques (Ordre des Ixodida) et les acariens, au sens strict. Ces derniers englobent les autres Ordres diversifiés de la Sous-classe des Acarida autres que les tiques. La présente étude est uniquement focalisée sur l'Ordre des Ixodida qui constitue les vraies tiques dont la position systématique est donnée ci-dessous :

EMBRANCHEMENT : ARTHROPODA

SOUS-EMBRANCHEMENT : CHELICERATA

CLASSE : ARACHNIDA

SOUS-CLASSE : ACARIDA

ORDRE : IXODIDA

D'après Camicas *et al.* (1998) et Guglielmone *et al.* (2010), les Ixodida sont subdivisés en trois Sous-ordres à savoir : les Argasina (Murray, 1877), les Nuttallielina et les Ixodina Van Der Hammen, 1968. Le Sous-ordre des Argasina comprend la Famille des Argasidae avec 11 genres et environ 180 espèces. Elles sont caractérisées par des téguments non sclérifiés et sont appelés ainsi tiques molles. Ensuite, le Sous-ordre des Ixodina comprend la Famille des Ixodidae avec respectivement 19 genres incluant au total près de 670 espèces. Ces dernières possèdent toutes des zones de téguments chitineux et durs, d'où leurs appellations de tiques dures. Enfin, les Sous-ordre des Nuttallielina incluant la Famille des Nuttalliellidae qui est monogénérique et monospécifique et possède des caractères intermédiaires entre les deux Sous-ordres cités précédemment.

Basé sur des analyses phylogénétiques, 899 espèces de tiques sont décrites (Barker & Murrell, 2004) mais une révision récente de la systématique n'a confirmé que la validité de 896 espèces (Guglielmone *et al.*, 2010). A Madagascar, la première étude axée sur les tiques a été entreprise par Bück (1935) sur les animaux domestiques. Plus tard, des informations



additionnelles qui incluent les tiques des faunes sauvages malgaches ont été apportées (Hoogstraal, 1953). Après ces travaux, une clé de détermination des tiques de Madagascar a été publiée dans les années 1970 décrivant 32 espèces de tiques dont sept appartiennent à la Famille des Argasidae et 25 à celle des Ixodidae (Uilenberg *et al.*, 1979). Dernièrement, une compilation des données sur les tiques malgaches a été réalisée par Klompen (2003) qui a reconnu 34 espèces de tiques de Vertébrés présents à Madagascar parmi lesquelles huit sont des Argasidae et 26 des Ixodidae. Tout récemment, une nouvelle espèce (*Ixodes microgalei*) a été décrite (Apanaskevich *et al.*, 2013). Actuellement, 35 espèces de tiques sont connues à Madagascar dont 30 sont endémiques et cinq introduites par l'homme et les animaux domestiques à partir de l'Afrique. L'Annexe 17 fournit la liste de ces 35 espèces avec leur hôte petit mammifère connue.

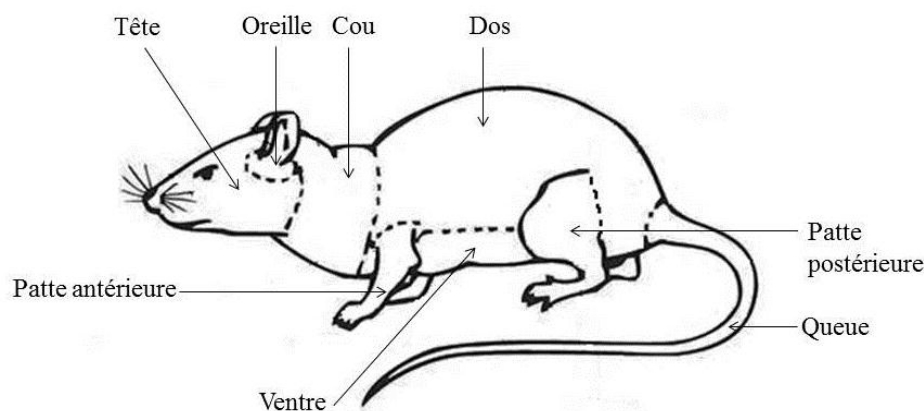
#### **IV.1.2. Collecte des données sur terrain**

Durant les sessions de piégeage sur terrain à travers tous les sites (voir Chapitre II), des récoltes de tiques ont été réalisés sur tous les petits mammifères capturés. Chaque individu de petit mammifère est d'abord anesthésié à l'aide du chloroforme. Dans le cas où l'animal a été transporté dans un pochon, l'intérieur de ce dernier a été minutieusement examiné pour voir si des ectoparasites se sont détachés de son hôte. Puis les micromammifères placés individuellement dans une bassine métallique d'environ 30 cm de diamètre et de 32 cm de hauteur qui sont des dimensions requise pour éviter la fuite des puces durant les manipulations de récolte des ectoparasites (Ratovonjato *et al.*, 2000). Ensuite, chaque individu a été brossé sur tout le corps suivant l'orientation des poils à l'aide d'une brosse à dent ou d'une brosse métallique molle pour les Tenrecinae à poils et épines plus durs. Cette technique permet de déranger les puces en les incitant à quitter leur hôte, en sautant dans la bassine métallique. Il est facile par la suite de les récolter à l'aide d'un aspirateur à poire (Duchemin *et al.*, 2006).

Concernant particulièrement les tiques, toutes les parties du corps de l'animal sont examinées en soufflant dans le sens contraire des poils (pour les micromammifères à poils doux) ou à l'aide d'une brosse métallique ou d'une pince métallique (pour les micromammifères à poils durs) pour soulever les poils. Ces matériels ont été utilisés selon la morphologie de l'animal examiné. Ceci permet de détecter les tiques qui se fixent sur leur hôte. Ensuite, les tiques sont retirées délicatement à l'aide d'une pince dure à bout pointu et placés dans des tubes Eppendorf de 2 ml. Les tubes sont ensuite remplis avec de l'éthanol 95°

pour permettre une conservation appropriée des ectoparasites en vue d'une bonne manipulation au laboratoire et une ultérieure analyse moléculaire (Hillis *et al.*, 1996 ; Schauff, 2001). En effet, une conservation à sec dans les tubes ou sur des aiguilles est à l'origine de spécimens d'ectoparasites secs, cassants qui sont difficilement manipulables pour les identifications et les études moléculaires (Randimby, 2001). A l'intérieur de chaque tube est placée une étiquette avec le numéro de terrain de l'animal hôte et l'emplacement où les tiques ont été trouvées sur le corps de ce dernier (voir plus bas). Ainsi, les tiques trouvées sur des parties différentes du corps de leur hôte sont placées dans des tubes séparés. Les mêmes informations ont été inscrites à l'extérieur des tubes. Par ailleurs les tiques détachées ont été également récoltées et conservées de la même façon que les tiques fixées sur les hôtes, mais étiquetées comme « détachées ».

En effet, en vue de connaître les préférences éventuelles du choix de l'emplacement des tiques sur le corps de leur hôte, le corps de ce dernier a été subdivisé en huit parties différentes (Figure 24) en se basant sur les travaux de Bittencourt & Rocha (2002). Ces parties concernent : la tête, les oreilles, le cou, le dos, le ventre, les pattes antérieures, les pattes postérieures et la queue avec sa base.



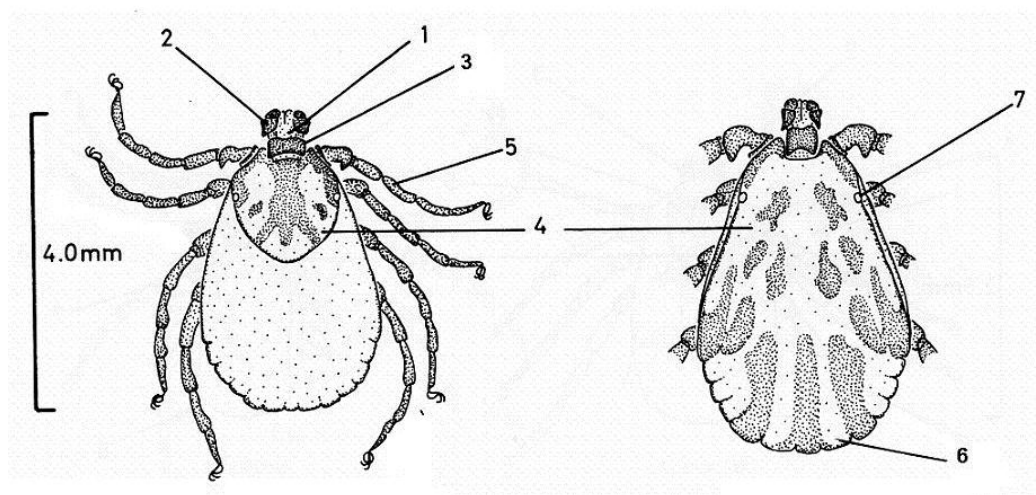
**Figure 24.** Subdivision du corps des micromammifères pour identifier les préférences de l'emplacement des ectoparasites sur leur hôte. D'après Bittencourt & Rocha (2002).

#### IV.1.3. Identification des tiques au laboratoire

Les premières étapes d'identification des tiques collectées ont été réalisées au laboratoire de l'Unité d'Entomologie Médicale à l'Institut Pasteur de Madagascar. Les observations ont été faites sous une loupe binoculaire avec des grossissements allant de 0,5 à 4

en utilisant la clé de détermination d'Uilenberg *et al.* (1979) et une récente description d'une nouvelle espèce de tique (Apanaskevich *et al.*, 2013). L'identité définitive des stades adultes ont été vérifiées par le Docteur Dmitry Apanaskevich (Professeur agrégé et « Assistant Curator » au « United States National Tick Collection »). Les principaux caractères morphologiques suivants sont utilisés pour identifier les spécimens :

- La présence de la plaque dorsale ou scutum, caractéristique des Ixodidae.
- Les larves ne possèdent que trois paires de pattes et sont identifiées au niveau générique. En effet, aucune clé de détermination n'a été établie pour les larves des espèces d'Ixodidae de Madagascar.
- Les stades post-larvaires ont quatre paires de pattes. Les nymphes sont caractérisées par l'absence d'orifice génital.
- Les adultes sont facilement reconnaissables par la présence de l'orifice génitale qui est bien distincte. Leur taille de l'ordre de 2 mm est également plus grande que les larves et les nymphes. Les genres et les espèces se distinguent par les structures suivantes : la position du sillon anal (visible en vue ventrale), la forme du gnathostome (ensemble des chélicères et des pédipalpes), la présence ou l'absence de feston, la présence ou l'absence de l'œil, etc (Figure 25).



**Figure 25.** Représentation schématique en vue dorsale de *Dermacentor* sp. femelle (à gauche) et mâle (à droite). D'après Estrada-Peña et al. (2004). 1 : chélicère ; 2 : pédipalpe ; 3 : capitulum ; 4 : plaque dorsale ou scutum ; 5 : patte ; 6 : feston ; 7 : œil.

#### **IV.1.4. Analyses des données**

##### **a) Indices de parasitisme**

L'indice de parasitisme permet d'évaluer le niveau d'infection d'un hôte donné. Trois types d'indice de parasitisme sont pris en compte : la prévalence, l'intensité parasitaire et l'abondance parasitaire.

Tout d'abord, la prévalence ou la fréquence des hôtes parasités donne le pourcentage de parasitisme de chaque type d'hôte. Pour chaque site échantillonné, elle est calculée par le rapport entre le nombre d'individus d'un genre (ou d'une espèce) hôte parasité donné et le nombre total d'individus de ce genre (ou de cette espèce) hôte capturé et examiné.

$$Pri = HPi / HTi$$

Avec  $Pri$  : Prévalence de l'espèce hôte  $i$ ,

$HPi$  : Nombre des individus parasités d'une espèce hôte  $i$ ,

$HTi$  : Nombre total des individus de l'espèce hôte  $i$  capturé et examiné.

Ensuite, l'intensité parasitaire ou la charge parasitaire qui correspond aux taux de parasites infestant un genre (ou une espèce) d'hôte. Elle s'exprime comme suit :

$$IPi = PCi / SPi$$

Avec  $IPi$  : Intensité parasitaire de l'espèce hôte  $i$ ,

$PCi$  : Nombre de parasites collectés sur les individus de l'espèce hôte  $i$ ,

$SPi$  : Nombre des individus de l'espèce hôte  $i$  capturé et parasité.

Enfin, l'abondance parasitaire est le nombre moyen de parasite pour un hôte donné (Rozsa *et al.*, 2000). Elle se calcule comme suit :

$$Ai = PCi / SCi$$

Avec  $Ai$  : Abondance parasitaire de l'espèce hôte  $i$ ,

$PCi$  : Nombre de parasites collectés sur les individus de l'espèce hôte  $i$ ,

$SCi$  : Nombre des individus de l'espèce hôte  $i$  capturé et parasité ou non parasité.

##### **b) Analyse de l'utilisation spatiale du corps des micromammifères hôtes par les tiques**

Etant donné que les spécimens de tiques récoltées sur les micromammifères hôtes ont été séparés en fonction de leur emplacement sur le corps de leur hôte, il est possible de

procéder à une étude des préférences des positionnements des tiques sur le corps des micromammifères. Les tiques détachées et collectées librement ne sont donc pas prises en compte. Pour chaque espèce hôte, la densité d'occurrence de chaque espèce de tique (exprimé en pourcentage) est calculée pour chaque région du corps de l'hôte pour connaître la proportion et la répartition des tiques sur chacune des parties du corps des petits mammifères.

Ensuite, l'indice de Simpson, de type inverse (Simpson, 1949 ; Bittencourt & Rocha, 2002) est calculée pour obtenir « l'étendue de la niche d'occupation spatiale » (Pianka, 1973) de chaque espèce de tique. La valeur de cet indice commence par 1 qui signifie que l'espèce de tique est restreinte à une seule région sur les corps de l'espèce hôte. Plus cette valeur augmente, plus l'espèce de tique possède une niche d'occupation large, c'est-à-dire, répartie sur plus de régions sur le corps de l'hôte.

L'indice de Simpson, de type inverse,  $B_{ij}$  est obtenu par la formule suivante :

$$B_{ij} = 1 / \sum P_i^2$$

Avec  $P_i$  : Proportion des individus de l'espèce de tique  $i$  associée à chaque région du corps d'une espèce hôte.

### ***c) Test de corrélation de Spearman***

La corrélation de Spearman ou rho de Spearman, est utilisée pour voir la corrélation entre deux variables pris en compte. La méthode consiste à trouver un coefficient de corrélation entre les rangs des valeurs et non les valeurs exactes. Elle permet de repérer des corrélations monotones. Cette valeur renseigne ainsi sur l'intensité de corrélation entre les deux variables considérés (Lehner, 1979). En effet, la valeur de la corrélation ( $r_s$ ) se situe entre -1, 0 à 1 qui indiquent respectivement une corrélation négative parfaite, aucune corrélation et une corrélation positive parfaite (Dytham, 2011). Le test est valable pour les effectifs compris entre 5 à 30. C'est pourquoi, dans le cadre de la présente étude, en raison des effectifs faibles, ce test a été choisi. Il est d'abord appliqué pour voir s'il existe des corrélations entre le nombre d'espèces hôtes disponibles et celui des tiques. Cela permettra, par exemple, de voir si plus la diversité micromammalienne d'un site est élevée, plus celle des tiques augmente ou inversement. Ensuite, le test est utilisé pour voir s'il existe des corrélations entre l'intensité parasitaire et le poids des individus de l'espèce hôte. En effet, le corps de l'hôte est l'habitat direct des tiques lorsqu'elles y sont fixées ; alors, en principe, plus le poids de l'hôte

augmente, plus la surface disponible pour la fixation des tiques en est de même. Enfin, le test est appliqué pour connaître s'il existe des corrélations entre l'intensité parasitaire et le sexe des individus de l'espèce hôte. Ce qui pourrait identifier s'il existe un choix de parasitisme par rapport au sexe de l'hôte.

## **IV.2. RESULTATS ET INTERPRETATIONS**

### **IV.2.1. Diversité des tiques dans les sites étudiés**

Après les identifications des tiques aux laboratoires, les formes larvaires et nymphales (appelées aussi non-adultes ou pré-adultes) n'ont pu être déterminées qu'au niveau générique. Dans certains cas, ces formes sont nommées comme un genre affiné à une espèce donnée à laquelle la morphologie du spécimen se rapproche le plus dans la clé de détermination d'Uilenberg *et al.* (1979) où des illustrations des stades non-adultes sont fournies. Ces formes immatures sont alors considérées comme des morpho-espèces. Les stades adultes ont été identifiés jusqu'au niveau spécifique.

En tenant compte des adultes, neuf espèces de tiques appartenant à deux genres de la Famille des Ixodidae ont été collectées chez tous les petits mammifères capturés à travers tous les sites d'études (Tableau 28). Parmi ces espèces, six sont des formes déjà décrites. Par contre, deux morpho-espèces se rapprochent morphologiquement ou sont affiniées à l'espèce *Ixodes albignaci* (nom de l'espèce précédé de « aff. » ou affinité) et une espèce du genre *Ixodes* est probablement nouvelle pour la science (*Ixodes* sp.). La richesse spécifique est plus élevée dans les milieux forestiers avec deux espèces pour Antavibe, quatre pour Avondrona et cinq pour Lakato et Sahandambo. Dans les milieux villageois, trois espèces qui sont partagées avec les forêts ont été recensées. En effet, trois espèces de tiques sont propres aux milieux forestiers.

Chez les stades non-adultes, neuf morpho-espèces ont été identifiées. Ces formes non-adultes ne constituent pas des espèces à part. La plupart des morpho-espèces ont été recensées dans les milieux forestiers où deux morpho-espèces leurs sont propres. Parmi tous les sites visités, aucune tique n'a été collectée dans le village d'Antanambao qui, à titre de rappel, n'a été échantillonné que pendant la saison des pluies.

**Tableau 28.** Liste des espèces de tiques collectées chez les petits mammifères hôtes capturés.  
1 : présence de l'espèce de tique sur un ou plusieurs hôtes dans le site ; aff. : affinité ; (N, L) : respectivement stade larvaire et/ou nymphal ; \* : hôte recensé en ligne de piégeage forestier, \*\* : hôte recensé en lignes de piégeage dans les forêts et les villages.

| TYPE DE SITE                                        | FORET    |           |          |            | VILLAGE    |            |              |             |          | FORET-VILLAGE |            |
|-----------------------------------------------------|----------|-----------|----------|------------|------------|------------|--------------|-------------|----------|---------------|------------|
| Nom du site                                         | Antavibe | Avondrona | Lakato   | Sahandambo | Ambalafary | Antanambao | Antsahatsaka | Antsirinala | Maridaza | Besakay       | Sahavarina |
| <b>Taxon</b>                                        |          |           |          |            |            |            |              |             |          |               |            |
| <b>Stade adulte</b>                                 |          |           |          |            |            |            |              |             |          |               |            |
| <i>Haemaphysalis elongata</i>                       | -        | 1         | 1        | 1          | -          | -          | 1            | -           | -        | 1*            | -          |
| <i>Haemaphysalis theilerae</i>                      | -        | -         | 1        | 1          | -          | -          | -            | -           | -        | -             | -          |
| <i>Haemaphysalis simplex</i>                        | 1        | -         | -        | -          | -          | -          | -            | -           | -        | -             | -          |
| <i>Haemaphysalis subelongata</i>                    | -        | -         | -        | 1          | -          | -          | -            | -           | -        | -             | -          |
| <i>Ixodes albignaci</i>                             | -        | 1         | -        | -          | -          | -          | -            | -           | -        | -             | -          |
| <i>Ixodes lunatus</i>                               | 1        | 1         | 1        | -          | -          | -          | 1            | -           | -        | -             | -          |
| <i>Ixodes</i> aff. <i>albignaci</i> sp. 1           | -        | 1         | 1        | -          | -          | -          | -            | -           | -        | -             | -          |
| <i>Ixodes</i> aff. <i>albignaci</i> sp. 2           | -        | -         | 1        | 1          | -          | -          | -            | -           | -        | 1*            | -          |
| <i>Ixodes</i> sp.                                   | -        | -         | -        | 1          | -          | -          | -            | -           | -        | -             | -          |
| <b>Total des stades adultes</b>                     | <b>2</b> | <b>4</b>  | <b>5</b> | <b>5</b>   | <b>0</b>   | <b>0</b>   | <b>2</b>     | <b>0</b>    | <b>0</b> | <b>2</b>      | <b>0</b>   |
| <b>Stade non-adulte</b>                             |          |           |          |            |            |            |              |             |          |               |            |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>elongata</i> (N)       | -        | -         | -        | 1          | -          | -          | -            | -           | -        | -             | -          |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>simplex</i> (N, L)     | 1        | 1         | 1        | 1          | 1          | -          | -            | -           | 1        | 1**           | 1**        |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>simplicima</i> (N)     | -        | -         | 1        | -          | -          | -          | -            | -           | 1        | -             | -          |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>subelongata</i> (N, L) | -        | -         | -        | 1          | -          | -          | -            | -           | -        | -             | -          |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>theilerae</i> (N, L)   | -        | -         | -        | 1          | -          | -          | -            | -           | 1        | -             | -          |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (N, L)                     | 1        | 1         | 1        | 1          | 1          | -          | 1            | 1           | 1        | 1**           | 1**        |
| <i>Ixodes</i> aff. <i>albignaci</i> (N)             | 1        | 1         | 1        | -          | -          | -          | 1            | -           | -        | -             | 1*         |
| <i>Ixodes</i> aff. <i>randrianasoloi</i> (N)        | -        | -         | -        | 1          | -          | -          | -            | -           | -        | -             | -          |
| <i>Ixodes</i> sp. (N, L)                            | 1        | 1         | 1        | 1          | -          | -          | 1            | -           | -        | 1**           | -          |
| <b>Total des stades non-adultes</b>                 | <b>4</b> | <b>4</b>  | <b>5</b> | <b>7</b>   | <b>2</b>   | <b>0</b>   | <b>3</b>     | <b>1</b>    | <b>4</b> | <b>3</b>      | <b>3</b>   |

#### IV.2.2. Tiques et espèces hôtes fréquentées

Au total, sur les 25 espèces de petits mammifères recensées pendant cette étude, 14 ont été parasitées par les tiques. Parmi ces espèces parasitées, sept sont des Afrosoricida, trois des Nesomyidae, trois des Muridae et une appartient à l'Ordre des Soricomorpha.

Parmi les tiques adultes, neuf espèces ont été trouvées sur un total de huit espèces de petits mammifères hôtes (Tableau 29). Excepté le Nesomyidae *Eliurus tanala*, toutes ces tiques adultes ont été exclusivement récoltées sur des Afrosoricida. Chez ces derniers, chaque espèce est parasitée par une à trois espèces de tiques. Ce sont *Setifer setosus* et *Tenrec ecaudatus* qui sont les espèces plus parasitées. En effet, toutes les tiques adultes ont été exclusivement trouvées sur les espèces endémiques. Parmi les tiques, c'est *Haemaphysalis simplex* qui est présente chez le plus d'hôtes avec quatre espèces parasitées, suivi de *Ixodes* aff. *albignaci* sp. 2 qui a été trouvée chez trois espèces hôtes. Cinq autres espèces (*Haemaphysalis simplex*, *Haemaphysalis subelongata*, *Haemaphysalis theilerae*, *Ixodes albignaci* et *Ixodes* sp.) n'ont été collectées respectivement que sur une espèce hôte chacune. En outre, aucun stade adulte n'a été trouvé sur *Rattus rattus*. Par ailleurs, les tiques pré-adultes ont été trouvées sur un total de 13 espèces de petits mammifères, incluant aussi bien des espèces endémiques qu'introduites. Pour englober ces résultats, quatre morpho-espèces sont communes aux espèces hôtes endémiques et introduites.



**Tableau 29.** Liste des espèces de tiques récoltées et leurs espèces hôtes à travers les sites d'études. (N, L) : stades larvaire et/ou nymphal ; \* : espèce introduite ; 1 : présence de l'espèce de tique sur le micromammifère.

| Taxon                                         | <i>Afrosoricida</i> | <i>Hemicentetes semispinosus</i> | <i>Microgale drouhardi</i> | <i>Microgale dobsoni</i> | <i>Microgale majori</i> | <i>Microgale talazaci</i> | <i>Setifer setosus</i> | <i>Tenrec ecaudatus</i> | <i>Soricomorpha</i> | <i>Suncus murinus*</i> | <i>Nesomyidae</i> | <i>Eliurus tanala</i> | <i>Eliurus minor</i> | <i>Eliurus webbi</i> | <i>Muridae</i> | <i>Mus musculus*</i> | <i>Rattus norvegicus*</i> | <i>Rattus rattus*</i> | Total des espèces de micromammifères hôtes |
|-----------------------------------------------|---------------------|----------------------------------|----------------------------|--------------------------|-------------------------|---------------------------|------------------------|-------------------------|---------------------|------------------------|-------------------|-----------------------|----------------------|----------------------|----------------|----------------------|---------------------------|-----------------------|--------------------------------------------|
| <b>Ixodidae</b>                               |                     |                                  |                            |                          |                         |                           |                        |                         |                     |                        |                   |                       |                      |                      |                |                      |                           |                       |                                            |
| <b>Stade adulte</b>                           |                     |                                  |                            |                          |                         |                           |                        |                         |                     |                        |                   |                       |                      |                      |                |                      |                           |                       |                                            |
| <i>Haemaphysalis elongata</i>                 |                     | 1                                | -                          | 1                        | -                       | -                         | 1                      | 1                       |                     | -                      |                   | -                     | -                    | -                    |                | -                    | -                         | -                     | 4                                          |
| <i>Haemaphysalis simplex</i>                  |                     | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | 1                      | -                       |                     | -                      |                   | -                     | -                    | -                    |                | -                    | -                         | -                     | 1                                          |
| <i>Haemaphysalis subelongata</i>              |                     | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | 1                       |                     | -                      |                   | -                     | -                    | -                    |                | -                    | -                         | -                     | 1                                          |
| <i>Haemaphysalis theileri</i>                 |                     | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | 1                       |                     | -                      |                   | -                     | -                    | -                    |                | -                    | -                         | -                     | 1                                          |
| <i>Ixodes albignaci</i>                       |                     | -                                | -                          | -                        | -                       | 1                         | -                      | -                       |                     | -                      |                   | -                     | -                    | -                    |                | -                    | -                         | -                     | 1                                          |
| <i>Ixodes lunatus</i>                         |                     | 1                                | -                          | -                        | -                       | -                         | 1                      | -                       |                     | -                      |                   | -                     | -                    | -                    |                | -                    | -                         | -                     | 2                                          |
| <i>Ixodes</i> sp.                             |                     | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | -                       |                     | -                      |                   | 1                     | -                    | -                    |                | -                    | -                         | -                     | 1                                          |
| <i>Ixodes</i> aff. <i>albignaci</i> sp. 1     |                     | -                                | 1                          | 1                        | -                       | 1                         | -                      | -                       |                     | -                      |                   | -                     | -                    | -                    |                | -                    | -                         | -                     | 3                                          |
| <i>Ixodes</i> aff. <i>albignaci</i> sp. 2     |                     | -                                | -                          | -                        | 1                       | -                         | -                      | -                       |                     | -                      |                   | 1                     | -                    | -                    |                | -                    | -                         | -                     | 2                                          |
| <b>Total des stades adultes</b>               |                     | 2                                | 1                          | 2                        | 1                       | 2                         | 3                      | 3                       |                     | 0                      |                   | 2                     | 0                    | 0                    |                | 0                    | 0                         | 0                     |                                            |
| <b>Stade non adulte</b>                       |                     |                                  |                            |                          |                         |                           |                        |                         |                     |                        |                   |                       |                      |                      |                |                      |                           |                       |                                            |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>elongata</i> (N) |                     | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | 1                       |                     | -                      |                   | 1                     | -                    | -                    |                | -                    | -                         | -                     | 2                                          |

| <b>Taxon</b>                                        | <b>Afrosericida</b> | <i>Hemicentetes semispinosus</i> | <i>Microgale drouhardi</i> | <i>Microgale dobsoni</i> | <i>Microgale majori</i> | <i>Microgale talazaci</i> | <i>Setifer setosus</i> | <i>Tenrec ecaudatus</i> | <b>Soricomorpha</b> | <i>Suncus murinus*</i> | <b>Nesomyidae</b> | <i>Eliurus tanala</i> | <i>Eliurus minor</i> | <i>Eliurus webbi</i> | <b>Muridae</b> | <i>Mus musculus*</i> | <i>Rattus norvegicus*</i> | <i>Rattus rattus*</i> | <b>Total des espèces de micromammifères hôtes</b> |
|-----------------------------------------------------|---------------------|----------------------------------|----------------------------|--------------------------|-------------------------|---------------------------|------------------------|-------------------------|---------------------|------------------------|-------------------|-----------------------|----------------------|----------------------|----------------|----------------------|---------------------------|-----------------------|---------------------------------------------------|
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>simplex</i> (N, L)     |                     | -                                | -                          | 1                        | -                       | 1                         | 1                      | -                       |                     | -                      |                   | 1                     | 1                    | 1                    |                | 1                    | -                         | 1                     | <b>8</b>                                          |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>simplicima</i> (N)     |                     | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | -                       |                     | -                      |                   | -                     | -                    | -                    |                | -                    | -                         | 1                     | <b>1</b>                                          |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>subelongata</i> (N, L) |                     | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | 1                       |                     | -                      |                   | -                     | -                    | -                    |                | -                    | -                         | -                     | <b>1</b>                                          |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>theilerae</i> (N, L)   |                     | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | 1                       |                     | -                      |                   | -                     | -                    | -                    |                | -                    | -                         | -                     | <b>1</b>                                          |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (N, L)                     |                     | 1                                | 1                          | 1                        |                         | 1                         | 1                      | 1                       |                     | 1                      |                   | 1                     | -                    | -                    |                | -                    | 1                         | 1                     | <b>10</b>                                         |
| <i>Ixodes</i> aff. <i>albignaci</i> (N)             |                     | 1                                | -                          | -                        | -                       | 1                         | 1                      | -                       |                     | -                      |                   | -                     | -                    | -                    | -              | -                    | -                         | 1                     | <b>4</b>                                          |
| <i>Ixodes</i> aff. <i>randrianasoloi</i> (N)        |                     |                                  | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | -                       |                     | -                      |                   | 1                     | -                    | -                    | -              | -                    | -                         | -                     | <b>1</b>                                          |
| <i>Ixodes</i> sp. (N, L)                            |                     | 1                                | -                          | -                        | -                       | -                         | 1                      | -                       |                     | -                      |                   | 1                     | -                    | -                    | -              | -                    | -                         | 1                     | <b>4</b>                                          |
| <b>Total des stades non adultes</b>                 |                     | <b>3</b>                         | <b>1</b>                   | <b>2</b>                 | <b>0</b>                | <b>3</b>                  | <b>4</b>               | <b>4</b>                |                     | <b>1</b>               |                   | <b>5</b>              | <b>1</b>             | <b>1</b>             |                | <b>1</b>             | <b>1</b>                  | <b>5</b>              |                                                   |

Etant donné que la vie des tiques dépend de leur hôte, la corrélation de Spearman a été utilisée pour voir s'il existe une corrélation entre le nombre d'espèces hôtes disponibles dans chaque site et le nombre d'espèces de tiques en fonction de leurs stades de développement. Les résultats d'analyse montrent une tendance vers une corrélation positive. Toutefois, les résultats ne indiquent une corrélation significative que pour les stades pré-adultes et qui est expliqué à 78 %. (Tableau 30). Autrement dit, le nombre de morpho-espèces des tiques pré-adultes est influencé par le nombre d'espèces hôtes disponibles. C'est-à-dire que plus le nombre d'espèces hôtes disponibles est élevé, plus le nombre de morpho-espèces recensées augmente.

**Tableau 30.** Coefficients de corrélation de Spearman ( $r_s$ ) entre le nombre d'espèces de petits mammifères hôtes disponible et le nombre d'espèces de tiques par stades de développement. p : valeur de probabilité ; n : effectif de l'échantillon. Le résultat significatif est en caractère gras.

| Stades des tiques | Adulte | Stade pré-adulte | Tous les stades |
|-------------------|--------|------------------|-----------------|
| $r_s$             | 0,58   | 0,78             | 0,46            |
| p                 | 0,06   | <b>0,004</b>     | 0,14            |
| n                 | 11     | 11               | 11              |

#### IV.2.3. Indices de parasitisme

##### a) Indices de parasitisme

Les indices de parasitisme par espèce et par site pendant les différentes périodes d'échantillonnage sont détaillées en Annexe 18. Au total, 1 454 spécimens de tiques adultes et pré-adultes ont été collectés sur 191 individus de micromammifères. Ce qui donne une moyenne de huit tiques par individu hôte parasité. Cependant, parmi ces 1 454 spécimens de tiques, deux individus de *Tenrec ecaudatus* capturés dans la forêt de Sahandambo ont respectivement abrité 241 et 488 tiques (soit 729 tiques au total). Ce qui représente environ 50 % des tiques collectées. Ainsi en enlevant ces deux valeurs extrêmes, une moyenne de quatre tiques par individu hôte parasité est obtenue. L'abondance parasitaire la plus élevée est ainsi rencontré chez *Tenrec ecaudatus* dans la forêt de Sahandambo avec une valeur de 364,5 %. Dans tous les sites, cette abondance est toujours inférieure à 1 pour *Rattus rattus* et inférieure à 3 pour les autres espèces introduites. Parmi les micromammifères endémiques, les infestations

parasitaires sont généralement élevées pour les espèces avec des épines, notamment pour les Tenrecinae par rapport aux autres espèces.

Le Tableau 31 fournit une récapitulation du parasitisme dans les communautés de petits mammifères parasités par les tiques. Les sites et les saisons d'études durant lesquelles aucune tique n'a été trouvée sur les petits mammifères capturés ne figurent pas cette récapitulation. Il en ressort que près de 60 % des tiques collectées ont été trouvées exclusivement en milieu forestier, suivi des sites villages (environ 20 %) et des sites combinant forêt et village (environ 15 %). Dans les forêts, la majorité des tiques collectées provient des Afrosoricida alors que dans les autres sites, la plupart des tiques ont été trouvées sur *Rattus rattus*.

**Tableau 31.** Récapitulation du parasitisme par type d'habitat dans les communautés de petits mammifères parasitées et pendant les saisons durant lesquelles les tiques ont été trouvées. Les deux individus de *Tenrec ecaudatus* qui ont respectivement abrités 241 et 488 spécimens de tiques dans la forêt de Sahandambo n'est pas inclus ici.

| TYPE DE SITE  | Taxa                | Afrosoricida | Soricomorpha | Nesomyidae | Autres Muridae | Rattus rattus | Total      |
|---------------|---------------------|--------------|--------------|------------|----------------|---------------|------------|
| FORET         | Individus capturés  | 79           | 9            | 23         | 2              | 346           | 459        |
|               | Individus parasités | 40           | 0            | 4          | 0              | 52            | 96         |
|               | Tiques collectées   | <b>280</b>   | <b>0</b>     | <b>37</b>  | <b>0</b>       | <b>145</b>    | <b>462</b> |
| VILLAGE       | Individus capturés  | 6            | 13           | 0          | 53             | 408           | 480        |
|               | Individus parasités | 3            | 0            | 0          | 6              | 37            | 46         |
|               | Tiques collectées   | <b>25</b>    | <b>0</b>     | <b>0</b>   | <b>15</b>      | <b>108</b>    | <b>148</b> |
| FORET-VILLAGE | Individus capturés  | 12           | 5            | 15         | 12             | 573           | 617        |
|               | Individus parasités | 4            | 1            | 6          | 1              | 35            | 47         |
|               | Tiques collectées   | <b>10</b>    | <b>1</b>     | <b>30</b>  | <b>2</b>       | <b>72</b>     | <b>115</b> |

### b) Paramètres de l'hôte et intensité parasitaire

Le Tableau 32 donne les corrélations de Spearman entre le poids des espèces et le nombre de tiques collectés. Une corrélation négative a été trouvée chez *Microgale talazaci* uniquement. Cela signifie que chez cette espèce, l'intensité parasitaire diminue avec l'augmentation du poids de l'animal. Chez les autres espèces, il apparaît que l'intensité parasitaire n'est pas liée au poids du corps de l'hôte. Cela signifie que ces résultats sont dûs au hasard.

**Tableau 32.** Coefficients de corrélation de Spearman ( $r_s$ ) entre le poids de l'espèce hôte et le nombre de tiques trouvées. F : forêt naturelle ; V : village ; p : valeur de probabilité ; n : effectif de l'échantillon. Le nom du site est directement donné pour *Rattus rattus*. Le résultat significatif est en caractère gras.

| Espèce | <i>Eliurus</i><br>spp.<br>(F) | <i>Hemicentetes</i><br><i>semispinosus</i><br>(F) | <i>Hemicentetes</i><br><i>semispinosus</i><br>(V) | <i>Microgale</i><br><i>talazaci</i><br>(F) | <i>Rattus</i><br><i>norvegicus</i><br>(V) | <i>Rattus</i><br><i>rattus</i><br>(Antavibe) | <i>Rattus</i><br><i>rattus</i><br>(Avondrona) | <i>Setifer</i><br><i>setosus</i><br>(F) |
|--------|-------------------------------|---------------------------------------------------|---------------------------------------------------|--------------------------------------------|-------------------------------------------|----------------------------------------------|-----------------------------------------------|-----------------------------------------|
| $r_s$  | -0,60                         | -0,21                                             | -0,18                                             | -0,50                                      | 0,39                                      | -0,10                                        | 0,075                                         | -0,69                                   |
| p      | 0,06                          | 0,49                                              | 0,76                                              | <b>0,03</b>                                | 0,43                                      | 0,63                                         | 0,72                                          | 0,08                                    |
| n      | 10                            | 13                                                | 5                                                 | 17                                         | 6                                         | 23                                           | 24                                            | 7                                       |

Le Tableau 33 donne les corrélations de Spearman entre le sexe des espèces et le nombre de tiques collectées. Dans tous les cas, aucune corrélation significative n'a été trouvée. Cela indique alors que l'intensité parasitaire n'est pas influencée par le sexe de l'espèce hôte. Autrement dit, les tiques attaquent aussi bien les mâles que les femelles des petits mammifères sans montrer aucune préférence particulière.

**Tableau 33.** Coefficients de corrélation de Spearman ( $r_s$ ) entre le sexe de l'espèce hôte et le nombre de tiques trouvées. F : forêt naturelle ; V : village ; p : valeur de probabilité ; n : effectif de l'échantillon. Le nom du site est directement donné pour *Rattus rattus*. Le résultat significatif est en caractère gras.

| Espèce | <i>Eliurus</i><br>spp.<br>(F) | <i>Hemicentetes</i><br><i>semispinosus</i><br>(F) | <i>Hemicentetes</i><br><i>semispinosus</i><br>(V) | <i>Microgale</i><br><i>talazaci</i><br>(F) | <i>Rattus</i><br><i>norvegicus</i><br>(V) | <i>Rattus</i><br><i>rattus</i><br>(Antavibe) | <i>Rattus</i><br><i>rattus</i><br>(Avondrona) | <i>Setifer</i><br><i>setosus</i><br>(F) |
|--------|-------------------------------|---------------------------------------------------|---------------------------------------------------|--------------------------------------------|-------------------------------------------|----------------------------------------------|-----------------------------------------------|-----------------------------------------|
| $r_s$  | 0,36                          | 0,41                                              | 0,18                                              | 0,32                                       | 0,12                                      | 0,19                                         | -0,14                                         | -0,14                                   |
| p      | 0,30                          | 0,15                                              | 0,76                                              | 0,20                                       | 0,81                                      | 0,37                                         | 0,49                                          | 0,75                                    |
| n      | 10                            | 13                                                | 5                                                 | 17                                         | 6                                         | 23                                           | 24                                            | 7                                       |

Les tiques adultes ont été le seul stade durant lequel le sexe de ces ectoparasites peut être déterminé. Les résultats obtenus chez les deux sexes des hôtes sont rassemblés (Tableau 34). Le test de Chi2 avec correction de Yates a été réalisé pour voir s'il existe une préférence des tiques selon leur sexe et celui de leur hôte. Les résultats révèlent que les distributions observés sont le fait du hasard ( $\text{Chi}^2 = 0,04$ ,  $p = 0,8$ , d.d.l = 1). Cela signifie que les tiques adultes se fixent sur leurs hôtes petits mammifères indépendamment du sexe de ces derniers. Autrement dit, il n'y a pas de préférence des tiques quant au sexe de leur hôte.

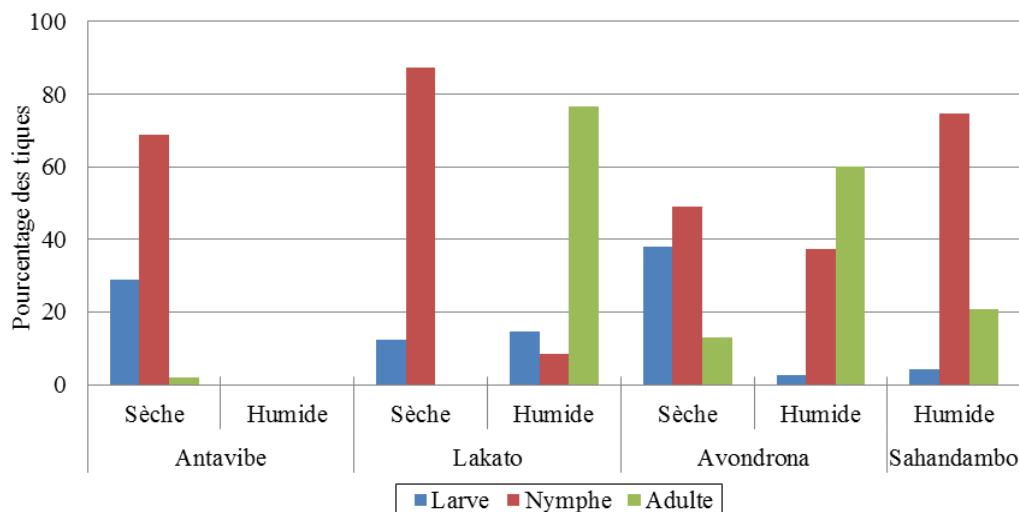
**Tableau 34.** Distribution des tiques mâles et femelles chez les hôtes des deux sexes.

| Sexe         | Tique mâle | Tique femelle | Total |
|--------------|------------|---------------|-------|
| Hôte mâle    | 14         | 25            | 39    |
| Hôte femelle | 19         | 34            | 53    |
| Total        | 33         | 59            | 92    |

#### IV.2.4. Variation des stades de développement des tiques selon le type d'habitat et la saison

##### a) Cas des forêts naturelles

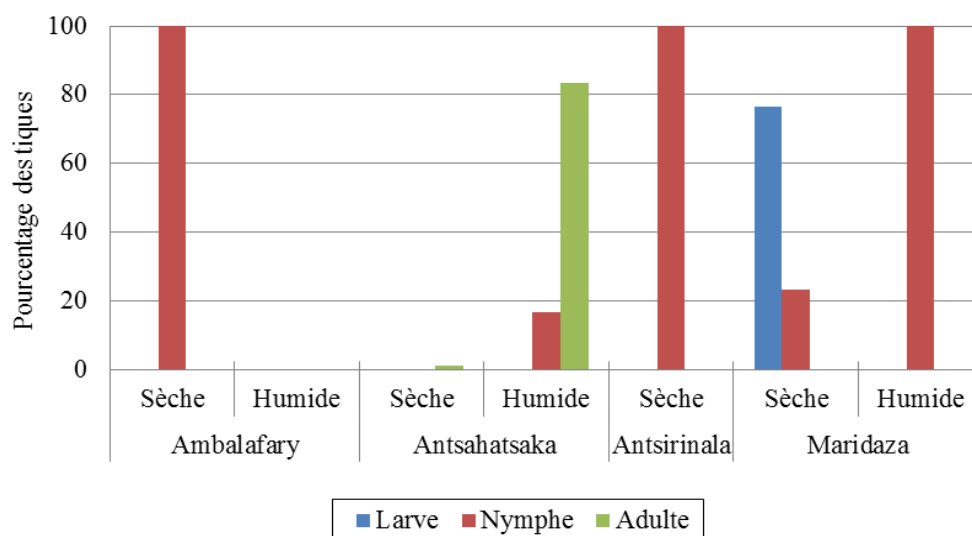
Dans les forêts naturelles chaque site possède des compositions en communautés de tiques différentes. En général, pendant la saison sèche, dans tous les sites, les stades nymphaux sont toujours les plus représentés, suivis par les larves et des adultes sauf pour Sahandambo qui n'a été visité que pendant la saison humide (Figure 26). Les données brutes sont présentées en Annexe 19.1. Dans ce dernier site, c'est plutôt le nombre de tiques collectées qui est le plus élevé par rapport aux autres sites. En effet, deux individus de *Tenrec ecaudatus* capturés dans ce site ont respectivement abrité 241 et 488 tiques. D'où les effectifs très élevés dans ce site. Dans la majorité des cas, les tiques adultes sont rencontrées pendant la saison humide. Par ailleurs, aucun spécimen de tique n'a pu être récolté dans la forêt d'Antavibe pendant la saison des pluies.



**Figure 26.** Répartition (%) des tiques collectées sur les petits mammifères dans les sites forestiers selon le stade développement et la saison.

#### ***b) Cas des villages***

La composition des tiques est différente pour chaque site (Figure 27). Les données brutes sont fournies en Annexe 19.2. A travers tous les sites villages, seul dans le village d'Antsahatsaka, des formes adultes ont été récoltés avec un effectif plus élevé pendant la saison des pluies. Les stades larvaires ont été uniquement collectés à Maridaza pendant la saison sèche. Ceci rappelle le cas des sites forestiers où c'est pendant cette saison que la majorité des tiques adultes est enregistrée. En outre, à Ambalafary, aucun spécimen n'a pu être récolté pendant la saison humide alors que seules des nymphes ont été trouvés pendant la saison sèche.

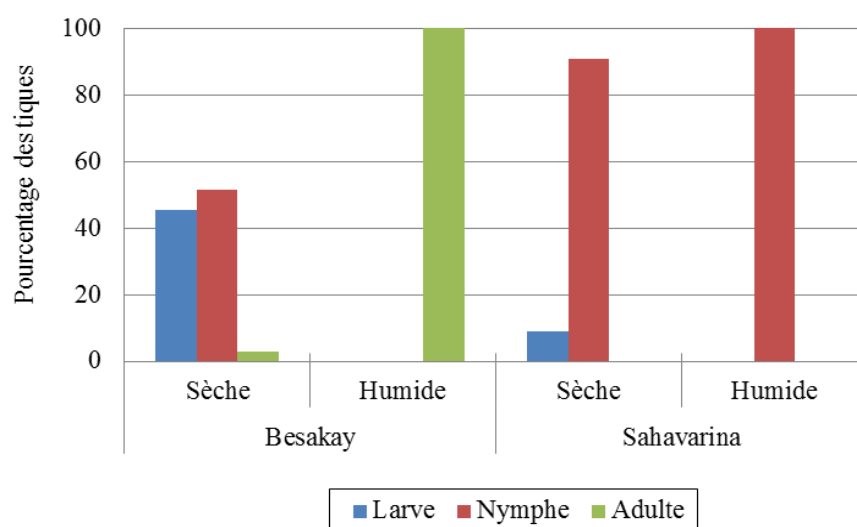


**Figure 27.** Répartition (%) des tiques collectées sur les petits mammifères dans les sites villages selon le stade développement et la saison.

### *c) Cas des forêts naturelles-villages*

La majorité des tiques collectées pour ce type de site proviennent de Besakay avec des stades adultes pendant tous les échantillonnages (Figure 28). Les données brutes sont présentées en Annexe 19.3. En général, ce sont les stades nymphaux qui sont largement présents chez les micromammifères capturés, notamment pendant la saison sèche. Durant la saison humide les stades non adultes sont moins nombreux que pendant la saison sèche. Notamment pour Besakay, deux tiques adultes en saison humide, puis cinq individus larvaires et 14 nymphaux en saison sèche ont été recensés dans les lignes de pièges forestiers. Pour Sahavarina, un individu nymphal en saison humide, puis une larve et sept nymphes en saison sèche ont été également recensé par les lignes de piégeages à l'intérieur de la forêt.





**Figure 28.** Répartition (%) des tiques collectées sur les petits mammifères dans les sites forêts-villages selon le stade développement et la saison.

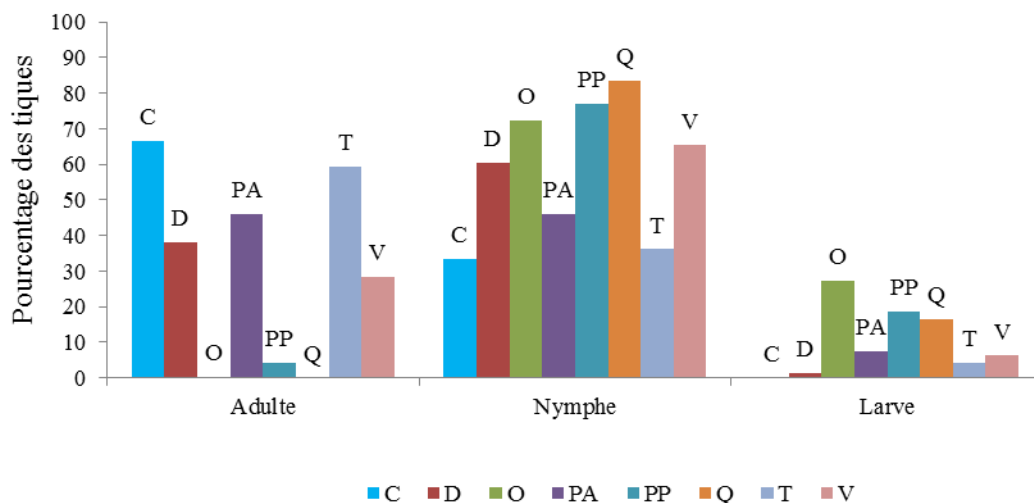
En synthétisant ces différents résultats, il en ressort que, quelque soit le type d'habitat, ce sont les stades nymphales et larvaires qui sont les plus enregistrés pendant la saison sèche. C'est pendant la saison humide que les stades adultes sont surtout recensés. Il s'avère alors que la saisonnalité est liée à la probabilité de trouver les différents stades des tiques chez leur hôte. Autrement dit, les stades immatures seraient plus actifs pendant la saison sèche tandis que les adultes sont plutôt retrouvés chez leur hôte durant la saison humide.

#### **IV.2.5. Analyses de l'emplacement de tiques collectées sur le corps des petits mammifères capturés**

##### ***a) Aperçu général***

En considérant tous les stades de développement des tiques récoltés sur toutes les espèces de petits mammifères hôtes dans tous les types de sites et pour chaque saison d'étude, un aperçu général du positionnement (en pourcentage) de ces tiques sur leur hôte est fourni dans la Figure 29. Les données brutes sont fournies en Annexe 20. Toutes les parties du corps des hôtes sont exploitées par les tiques. Les larves sont surtout concentrées sur les oreilles, les pattes postérieures et la queue. Pour les nymphes, il semble que toutes les parties du corps de l'hôte sont exploitées sans aucune préférence apparente. En outre, les tiques adultes se fixent

rarement sur les pattes postérieures et sont absents sur les oreilles et la queue. Il ressort que les tiques exploitent différemment le corps des hôtes selon le stade de développement.



**Figure 29.** Positionnement (%) des tiques récoltées sur le corps des petits mammifères hôtes à travers l'ensemble de la présente étude. C : cou ; D : dos ; O : oreille ; PA : patte antérieure ; PP : patte postérieure ; Q : queue ; T : tête ; V : ventre.

#### ***b) Analyse de l'utilisation spatiale du corps des micromammifères hôtes par les tiques***

Afin de connaître la distribution des tiques sur le corps des espèces hôtes, la totalité des individus de chaque espèce hôte échantillonné respectivement dans les forêts, puis dans les villages ont été pris en compte dans cette analyse. Cinq espèces hôtes capturés dans les habitats forestiers sont analysés en raison de leur nombre d'individus parasités plus élevé ou du nombre important de tiques trouvés sur les individus très élevé (pour *Tenrec ecaudatus* uniquement) à savoir *Eliurus tanala* (n = 9), *Hemicentetes semispinosus* (n = 13), *Microgale talazaci* (n = 20), *Tenrec ecaudatus* (n = 3) et *Rattus rattus* (n = 58). Dans les villages, seul *Rattus rattus* (n = 65) a été considéré. Les tiques collectées ont été classées en morpho-espèces mais les stades larvaires et nymphaux sont séparés.

##### ***b.1) Eliurus tanala dans les forêts***

Six morpho-espèces dont quatre de stades non adultes ont été trouvés sur l'hôte. Les parties fréquemment occupées par ces tiques concernent la tête, l'oreille et la queue tandis que le cou et la patte postérieure sont les parties les moins exploitées (Tableau 35). Aucune tique

n'a été trouvée sur la patte antérieure. Deux morpho-espèces adultes (*Ixodes* sp. et *Ixodes* aff. *albignaci* sp. 2) ont été trouvés chez l'hôte.

**Tableau 35.** Répartition (%) des tiques suivant l'emplacement sur le corps de l'hôte *Eliurus tanala* dans les sites forestiers durant la totalité des échantillonnages. (A) : adulte ; (L) : larve ; (N) : nymphe ; n : nombre de spécimens de tiques collectées.

| Morpho-espèce                                 | Cou          | Dos            | Oreille       | Patte postérieure | Queue         | Tête           | Ventre        | n         |
|-----------------------------------------------|--------------|----------------|---------------|-------------------|---------------|----------------|---------------|-----------|
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>elongata</i> (N) | -            | -              | -             | -                 | -             | 100<br>(n=4)   | -             | 4         |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>simplex</i> (N)  | -            | -              | -             | 25,0<br>(n=1)     | 50,0<br>(n=2) |                | 25,0<br>(n=4) | 4         |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (N)                  | -            | -              | 11,1<br>(n=1) | -                 | 44,4<br>(n=2) | 33,0<br>(n=3)  | 11,1<br>(n=1) | 9         |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (L)                  | -            | -              | 33,3<br>(n=1) | -                 | 66,6<br>(n=2) | -              | -             | 3         |
| <i>Ixodes</i> aff. <i>randrianasoloi</i> (N)  | -            | 100<br>(n=1)   | -             | -                 | -             | -              | -             | 1         |
| <i>Ixodes</i> sp. (A)                         | -            | -              | -             | -                 | -             | 100<br>(n = 1) | -             | 1         |
| <i>Ixodes</i> sp. (N)                         | -            | -              | 50,0<br>(n=1) | -                 | -             | 50,0<br>(n=1)  | -             | 2         |
| <i>Ixodes</i> aff. <i>albignaci</i> sp. 2 (A) | 4,5<br>(n=1) | 40,9<br>(n=9)  | 4,4<br>(n=1)  | -                 | -             | 50,0<br>(n=11) | -             | 22        |
| <b>Total</b>                                  | 2,1<br>(n=1) | 21,7<br>(n=10) | 8,6<br>(n=4)  | 2,1<br>(n=1)      | 17,3<br>(n=8) | 43<br>(n=20)   | 4,3<br>(n=2)  | <b>46</b> |

En considérant les valeurs de l'étendue de la niche d'occupation spatiale ( $B_{ij}$ ) des trois morpho-espèces, cette valeur est égale à 1 (Tableau 36). Cependant, pour chacune de ces deux morpho-espèces (*Ixodes* aff. *randrianasoloi* [nymphe] et *Ixodes* sp. [adulte]), seulement un spécimen a été collecté (Tableau 35), ce qui ne permet pas d'apprécier le mode de répartition chez ces deux formes. Par contre, chez *Haemaphysalis* aff. *elongata*, parmi quatre spécimens de tiques, toutes se sont fixées sur la tête de l'hôte. Les valeurs de  $B_{ij}$  les plus élevées sont trouvées chez *Haemaphysalis* sp. (N) et *Ixodes* aff. *albignaci* sp. 2 (A) avec respectivement 3,0 et 2,4. En effet, ces dernières ont été collectées sur quatre parties du corps de l'hôte.

**Tableau 36.** Valeur de l'étendue de la niche d'occupation spatiale pour *Eliurus tanala* dans les sites forestiers. (A) : adulte ; (L) : larve ; (N) : nymphe.

| Morpho-espèce                                 | Etendue de la niche d'occupation spatiale (Bij) |
|-----------------------------------------------|-------------------------------------------------|
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>elongata</i> (N) | 1,0                                             |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>simplex</i> (N)  | 2,6                                             |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (N)                  | 3,0                                             |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (L)                  | 1,8                                             |
| <i>Ixodes</i> aff. <i>randrianasoloi</i> (N)  | 1,0                                             |
| <i>Ixodes</i> sp. (A)                         | 1,0                                             |
| <i>Ixodes</i> sp. (N)                         | 2,0                                             |
| <i>Ixodes</i> aff. <i>albignaci</i> sp. 2 (A) | 2,4                                             |

### ***b.2) Hemicentetes semispinosus dans les forêts***

Sur un total de 13 individus parasités, huit morpho-espèces de tiques ont été collectés dont deux espèces adultes qui sont *Ixodes elongata* et *Ixodes lunatus*. Les parties les plus exploitées sont le dos, les pattes et le ventre tandis que le cou et la tête ne sont occupés que par *Ixodes elongata* (Tableau 37). En effet, cette dernière a été trouvée sur presque toutes les parties du corps de l'hôte sauf sur les oreilles avec une préférence pour le dos où 78,6 % des spécimens ont été récoltés. Ce qui montre que les adultes de *Haemaphysalis elongata* ne présentent pas une spécificité stricte sur son site de fixation. Par contre, les formes nymphales de *Haemaphysalis* aff. *theilerae* et *Haemaphysalis* aff. *simplex* n'ont été trouvés respectivement que sur le dos et sur les pattes. Ce qui signifierait l'existence d'un choix de fixation. Par ailleurs, chez *Hemicentetes*, la queue est rudimentaire, d'où l'absence de cette partie de l'animal dans les résultats.

**Tableau 37.** Répartition (%) des tiques suivant l'emplacement sur le corps de l'hôte *Hemicentetes semispinosus* dans les sites forestiers durant la totalité des échantillonnages. (A) : adulte ; (L) : larve ; (N) : nymphe ; n : nombre de spécimens de tiques collectées.

| Morpho-espèce                                    | Cou          | Dos            | Oreille       | Patte<br>(antérieure et<br>postérieure) | Tête          | Ventre        | n          |
|--------------------------------------------------|--------------|----------------|---------------|-----------------------------------------|---------------|---------------|------------|
| <i>Haemaphysalis</i><br><i>elongata</i> (A)      | 1,7<br>(n=2) | 78,6<br>(n=92) | -             | 5,1<br>(n=6)                            | 8,5<br>(n=10) | 5,9<br>(n=7)  | <b>117</b> |
| <i>Haemaphysalis</i> aff.<br><i>elongata</i> (N) | -            | -              | 25,0<br>(n=1) | 50,0<br>(n=2)                           | -             | 25,0<br>(n=1) | <b>4</b>   |
| <i>Haemaphysalis</i> aff.                        | -            | 100            | -             | -                                       | -             | -             | <b>28</b>  |

| Morpho-espèce                                   | Cou          | Dos             | Oreille       | Patte<br>(antérieure et<br>postérieure) | Tête          | Ventre         | n   |
|-------------------------------------------------|--------------|-----------------|---------------|-----------------------------------------|---------------|----------------|-----|
| <i>theilerae</i> (N)                            |              | (n=28)          |               |                                         |               |                |     |
| <i>Haemaphysalis</i> aff.<br><i>simplex</i> (N) | -            | -               | -             | 100<br>(n=100)                          | -             | -              | 4   |
| <i>Haemaphysalis</i> sp.<br>(N)                 | -            | 22,2<br>(n=2)   | 11,1<br>(n=1) | 55,5<br>(n=5)                           | -             | 11,1<br>(n=1)  | 9   |
| <i>Haemaphysalis</i> sp.<br>(L)                 | -            | 100<br>(n=2)    | -             | -                                       | -             | -              | 2   |
| <i>Ixodes</i> aff.<br><i>albignaci</i> (N)      | -            | 100<br>(n=2)    | -             | -                                       | -             | -              | 2   |
| <i>Ixodes lunatus</i> (A)                       | -            | 100<br>(n=1)    | -             | -                                       | -             | -              | 1   |
| <i>Ixodes</i> sp. (N)                           | -            | 80,0<br>(n=4)   | -             | -                                       | -             | 20,0<br>(n=1)  | 5   |
| <i>Ixodes</i> sp. (L)                           | -            | -               | -             | 36,3<br>(n=8)                           | -             | 63,6<br>(n=14) | 22  |
| <b>Total</b>                                    | 1,0<br>(n=2) | 67,5<br>(n=131) | 1,0<br>(n=2)  | 12,8<br>(n=25)                          | 5,1<br>(n=10) | 12,3<br>(n=24) | 194 |

Les valeurs de l'étendue de la niche d'occupation spatiale (*Bij*) les plus élevées sont trouvées chez les nymphes de *Haemaphysalis* aff. *elongata* et de *Haemaphysalis* sp. avec respectivement 2,7 et 2,6 (Tableau 38). Même si ces espèces n'occupent que trois à quatre emplacements, leurs valeurs du *Bij* sont plus élevées par rapport à celle de *Haemaphysalis elongata* (adulte) qui en occupe plus car le *Bij* tient aussi compte de la répartition du pourcentage de fixation.

**Tableau 38.** Valeur de l'étendue de la niche d'occupation spatiale pour *Hemicentetes semispinosus* dans les sites forestiers. (A) : adulte ; (L) : larve ; (N) : nymphe.

| Morpho-espèce                                  | Etendue de la niche d'occupation spatiale ( <i>Bij</i> ) |
|------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|
| <i>Haemaphysalis elongata</i> (A)              | 1,5                                                      |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>elongata</i> (N)  | 2,7                                                      |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>theilerae</i> (N) | 1,0                                                      |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>simplex</i> (N)   | 1,0                                                      |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (N)                   | 2,6                                                      |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (L)                   | 1,0                                                      |
| <i>Ixodes</i> aff. <i>albignaci</i> (N)        | 1,0                                                      |
| <i>Ixodes lunatus</i> (A)                      | 1,0                                                      |
| <i>Ixodes</i> sp. (N)                          | 1,4                                                      |
| <i>Ixodes</i> sp. (L)                          | 1,8                                                      |

### b.3) *Microgale talazaci* dans les forêts

Les spécimens de tiques collectées sur les individus dans le site d'Avondrona sont considérés ici du fait du nombre total de leur capture élevé dans ce site pendant la totalité des échantillonnages (n=20). Les résultats sont donnés dans le Tableau 39. Deux formes adultes (*Ixodes albignaci* et *Ixodes* aff. *albignaci* sp. 1) ont été collectées uniquement sur les pattes et le ventre. En effet, les pattes et le ventre sont les parties les plus fréquentées par les tiques, suivies de la queue. Les oreilles ne sont exploitées que par les nymphes de *Haemaphysalis* aff. *simplex*. Aucune tique n'a été trouvée sur le dos et la tête. Il en ressort que chez *Microgale talazaci*, certaines parties du corps des animaux ne sont pas attaqués par les tiques.

**Tableau 39.** Pourcentage de répartition des tiques suivant l'emplacement sur le corps de l'hôte *Microgale talazaci* dans les sites forestiers durant la totalité des échantillonnages. (A) : adulte ; (L) : larve ; (N) : nymphe ; n : nombre de spécimens de tiques collectées.

| Morpho-espèce                                 | Oreille       | Patte (antérieure et postérieure) | Queue         | Ventre        | n  |
|-----------------------------------------------|---------------|-----------------------------------|---------------|---------------|----|
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>simplex</i> (N)  | 14,2<br>(n=2) | 21,4<br>(n=3)                     | 57,1<br>(n=8) | 7,1<br>(n=1)  | 14 |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (L)                  | -             | 25,0<br>(n=2)                     | 75,0<br>(n=6) | -             | 8  |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (N)                  | -             | 20,0<br>(n=1)                     | 80,0<br>(n=4) | -             | 5  |
| <i>Ixodes albignaci</i> (A)                   | -             | 50,0<br>(n=1)                     | -             | 50,0<br>(n=1) | 2  |
| <i>Ixodes</i> aff. <i>albignaci</i> (N)       | -             | -                                 | -             | 100<br>(n=1)  | 1  |
| <i>Ixodes</i> aff. <i>albignaci</i> sp. 1 (A) | -             | 57,1<br>(n=4)                     | -             | 42,8<br>(n=3) | 7  |
| <i>Ixodes</i> sp. (L)                         | -             | 66,6<br>(n=2)                     | -             | 33,3<br>(n=1) | 3  |
| <b>Total</b>                                  | 5<br>(n=2)    | 32,5<br>(n=13)                    | 45<br>(n=18)  | 17,5<br>(n=7) | 40 |

En considérant, l'étendue de la niche d'occupation spatiale, les valeurs sont supérieures à 1 sauf chez la phase nymphale de *Ixodes* aff. *albignaci* où un seul spécimen a été collecté sur le ventre, ce qui ne signifie pas que cette morpho-espèce est spécifique à cette emplacement (Tableau 40). La valeur la plus élevée (2,6) est rencontrée chez les nymphes de *Haemaphysalis*

aff. *simplex*, ce qui montre que c'est la morpho-espèce la plus répandue sur les différentes parties du corps de l'hôte.

**Tableau 40.** Valeur de l'étendue de la niche d'occupation spatiale pour *Microgale talazaci* dans les sites forestiers. (A) : adulte ; (L) : larve ; (N) : nymphe.

| Morpho-espèce                                 | Etendue de la niche d'occupation spatiale (Bij) |
|-----------------------------------------------|-------------------------------------------------|
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>simplex</i> (N)  | 2,6                                             |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (L)                  | 1,6                                             |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (N)                  | 1,4                                             |
| <i>Ixodes albignaci</i> (A)                   | 2,0                                             |
| <i>Ixodes</i> aff. <i>albignaci</i> (N)       | 1,0                                             |
| <i>Ixodes</i> aff. <i>albignaci</i> sp. 1 (A) | 1,9                                             |
| <i>Ixodes</i> sp. (L)                         | 1,8                                             |

#### ***b.4) Tenrec ecaudatus dans les forêts***

Chez *Tenrec ecaudatus*, le total du nombre d'individus parasités est égal à 3. Cependant, sur deux individus, 241 et 488 spécimens de tiques ont été respectivement collectés. Les parties les plus occupées sont la patte postérieure et le dos où les sept morpho-espèces ont été collectées (Tableau 41). Sur la tête, seul *Haemaphysalis elongata* y a été fixée. De même sur la patte antérieure, seules les nymphes de *Haemaphysalis* aff. *elongata* ont occupées cette partie et les larves de *Haemaphysalis* aff. *subelongata* sur la patte postérieure. En outre, seules les nymphes de *Haemaphysalis* aff. *theilerae* ont été fixées sur quatre parties du corps de l'hôte.

**Tableau 41.** Répartition (%) des tiques suivant l'emplacement sur le corps de l'hôte *Tenrec ecaudatus* dans les sites forestiers durant la totalité des échantillonnages. (A) : adulte ; (L) : larve ; (N) : nymphe ; n : nombre de spécimens de tiques collectées.

| Morpho-espèce                                 | Dos           | Patte antérieure | Patte postérieure | Tête          | Ventre         | n   |
|-----------------------------------------------|---------------|------------------|-------------------|---------------|----------------|-----|
| <i>Haemaphysalis elongata</i> (A)             | 42,8<br>(n=3) | -                | -                 | 57,1<br>(n=4) | -              | 7   |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>elongata</i> (N) | -             | 100<br>(n=2)     | -                 | -             | -              | 2   |
| <i>Haemaphysalis subelongata</i> (A)          | 10,4<br>(n=7) | -                | 10,4<br>(n=7)     | -             | 79,1<br>(n=53) | 67  |
| <i>Haemaphysalis</i>                          | 24,5          | -                | 29,7              | -             | 45,6           | 232 |

| Morpho-espèce                                    | Dos          | Patte antérieure | Patte postérieure | Tête      | Ventre       | n   |
|--------------------------------------------------|--------------|------------------|-------------------|-----------|--------------|-----|
| aff. <i>subelongata</i> (N)                      | (n=57)       |                  | (n=69)            |           | (n=106)      |     |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>subelongata</i> (L) | -            | -                | 100 (n=26)        | -         | -            | 26  |
| <i>Haemaphysalis theilerae</i> (A)               | 80,0 (n=8)   | -                | -                 | -         | 20,0 (n=2)   | 10  |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>theilerae</i> (N)   | 71,1 (n=111) | -                | 1,9 (n=3)         | -         | 26,9 (n=42)  | 156 |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>theilerae</i> (L)   | 25 (n=2)     | -                | 75,0 (n=6)        | -         | -            | 8   |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (L)                     | 100          | -                | -                 | -         | -            | 2   |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (N)                     | 9,5 (n=20)   | -                | 90,4 (n=189)      | -         | -            | 209 |
| <b>Total</b>                                     | 29,2 (n=210) | 0,2 (n=2)        | 41,7 (n=300)      | 0,5 (n=4) | 28,2 (n=203) | 719 |

Les valeurs de l'étendue de la niche d'occupation spatiale varient entre les morpho-espèces en raison des effectifs totaux écartés entre les spécimens et du nombre d'individus hôtes faible. La valeur la plus élevée (2,8) est trouvée chez les nymphes de *Haemaphysalis* aff. *subelongata* et les adultes de *Haemaphysalis theilerae* (Tableau 42). Ce qui reflète que ce sont ces formes qui exploitent le plus les différentes parties du corps de l'hôte. En outre, les autres formes se fixent sur des parties plus restreintes.

**Tableau 42.** Valeur de l'étendue de la niche d'occupation spatiale pour *Tenrec ecaudatus* dans les sites forestiers à travers cette étude. (A) : adulte ; (L) : larve ; (N) : nymphe.

| Morpho-espèce                                    | Etendue de la niche d'occupation spatiale (Bij) |
|--------------------------------------------------|-------------------------------------------------|
| <i>Haemaphysalis elongata</i> (A)                | 2,3                                             |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>elongata</i> (N)    | 1,0                                             |
| <i>Haemaphysalis subelongata</i> (A)             | 1,5                                             |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>subelongata</i> (N) | 2,8                                             |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>subelongata</i> (L) | 1,0                                             |
| <i>Haemaphysalis theilerae</i> (A)               | 2,8                                             |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>theilerae</i> (N)   | 1,7                                             |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>theilerae</i> (L)   | 1,6                                             |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (L)                     | 1,0                                             |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (N)                     | 1,2                                             |



### b.5) *Rattus rattus* dans les forêts

Sur un total de 58 individus hôtes, cinq morpho-espèces ont été collectées et toutes occupent les oreilles outre les autres parties du corps (Tableau 43). Il en ressort que les oreilles soient toujours bien exploitables pour les tiques de *Rattus rattus*. La tête et le cou ne sont exploités que par les nymphes de *Ixodes* aff. *albignaci* tandis que les pattes postérieures par les nymphes de *Haemaphysalis* sp. Aucune tique n'a été trouvée sur le dos et le ventre des hôtes.

**Tableau 43.** Répartition (%) des tiques suivant l'emplacement sur le corps de l'hôte *Rattus rattus* dans les sites forestiers durant la totalité des échantillonnages. (L) : larve ; (N) : nymphe ; n : nombre de spécimens de tiques collectées.

| Morpho-espèce                                   | Cou           | Oreille         | Patte postérieure | Queue          | Tête          | n   |
|-------------------------------------------------|---------------|-----------------|-------------------|----------------|---------------|-----|
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>simplex</i> (N)    | -             | 64,9<br>(n=63)  | -                 | 35,1<br>(n=34) | -             | 97  |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>simplicima</i> (N) | -             | 100<br>(n=1)    | -                 | -              | -             | 1   |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (N)                    | -             | 72,0<br>(n=18)  | 4,0<br>(n=1)      | 24,0<br>(n=6)  | -             | 25  |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (L)                    | -             | 100<br>(n=26)   | -                 | -              | -             | 26  |
| <i>Ixodes</i> aff. <i>albignaci</i> (N)         | 16,6<br>(n=1) | 16,6<br>(n=1)   | -                 | -              | 66,6<br>(n=4) | 6   |
| <i>Ixodes</i> sp. (L)                           | -             | 100<br>(n=1)    | -                 | -              | -             | 1   |
| <b>Total</b>                                    | 0,6<br>(n=1)  | 70,5<br>(n=110) | 0,6<br>(n=1)      | 25,6<br>(n=40) | 2,5<br>(n=4)  | 156 |

La valeur de l'étendue de la niche d'occupation spatiale le plus élevé (2,0) est rencontrée chez les nymphes de *Ixodes* aff. *albignaci*. Les morpho-espèces pour lesquelles la *Bij* est égale à 1 ne sont représentées que par un individu et ne sont donc pas spécifiques des emplacements où elles ont été trouvées (Tableau 44).

**Tableau 44.** Valeur de l'étendue de la niche d'occupation spatiale pour *Rattus rattus* dans les sites forestiers. (L) : larve ; (N) : nymphe.

| Morpho-espèce                                   | Etendue de la niche d'occupation spatiale ( <i>Bij</i> ) |
|-------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>simplex</i> (N)    | 1,8                                                      |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>simplicima</i> (N) | 1,0                                                      |

| Morpho-espèce                           | Etendue de la niche d'occupation spatiale (Bij) |
|-----------------------------------------|-------------------------------------------------|
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (N)            | 1,7                                             |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (L)            | 1,0                                             |
| <i>Ixodes</i> aff. <i>albignaci</i> (N) | 2,0                                             |
| <i>Ixodes</i> sp. (L)                   | 1,0                                             |

#### ***b.6) Rattus rattus dans les villages***

Sur un total de 65 individus hôtes, quatre morpho-espèces de tiques ont été récoltées dont la grande majorité ont occupées les oreilles (Tableau 45). La même tendance que pour les forêts est alors également retrouvée dans les villages. Autrement dit, c'est plutôt l'espèce qui est le facteur le plus important pour les tiques par rapport au type d'habitat. En outre, les autres parties exploitées sont la patte postérieure et la queue. Les autres parties du corps de l'espèce hôte n'ont abritées aucune tique durant les collectes. Seules les larves de *Haemaphysalis* sp. ont été trouvées sur les pattes postérieures. Un total de 37 nymphes de *Haemaphysalis* aff. *simplex* a été récolté exclusivement sur les oreilles.

**Tableau 45.** Répartition (%) des tiques suivant l'emplacement sur le corps de l'hôte *Rattus rattus* dans les sites villages. (L) : larve ; (N) : nymphe ; n : nombre de spécimens de tiques collectées.

| Morpho-espèce                                   | Oreille         | Patte postérieure | Queue        | n          |
|-------------------------------------------------|-----------------|-------------------|--------------|------------|
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>simplex</i> (N)    | 100<br>(n=37)   | -                 | -            | <b>37</b>  |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>simplicima</i> (N) | 100<br>(n=1)    | -                 | -            | <b>1</b>   |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (N)                    | 92,5<br>(n=62)  | -                 | 7,4<br>(n=5) | <b>67</b>  |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (L)                    | 93,6<br>(n=59)  | 3,1<br>(n=2)      | 3,1<br>(n=2) | <b>63</b>  |
| <i>Ixodes</i> sp. (L)                           | 100<br>(n=1)    | -                 | -            | <b>1</b>   |
| <b>Total</b>                                    | 94,6<br>(n=160) | 1,1<br>(n=2)      | 4,1<br>(n=7) | <b>169</b> |

En considérant l'étendue de la niche d'occupation spatiale, il en ressort que c'est le stade nymphal de *Haemaphysalis* aff. *simplex* qui est restreint sur les oreilles de l'espèce hôte (Tableau 46). Les deux autres morpho-espèces possédant une étendue est égal à 1 ne sont

représentés que par un individu et ne sont donc pas spécifique des emplacements où ils ont été trouvés. Les deux stades non adultes de *Haemaphysalis* sp. ont des valeurs proches car ils occupent deux à trois parties du corps de l'hôte.

**Tableau 46.** Valeur de l'étendue de la niche d'occupation spatiale pour *Rattus rattus* dans les sites villages. (L) : larve ; (N) : nymphe.

| Morpho-espèce                                   | Etendue de la niche d'occupation spatiale (Bij) |
|-------------------------------------------------|-------------------------------------------------|
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>simplex</i> (N)    | 1,0                                             |
| <i>Haemaphysalis</i> aff. <i>simplicima</i> (N) | 1,0                                             |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (N)                    | 1,1                                             |
| <i>Haemaphysalis</i> sp. (L)                    | 1,1                                             |
| <i>Ixodes</i> sp. (L)                           | 1,0                                             |

Pour englober ces différentes observations, il en ressort qu'une même espèce de tique adulte ou une même morpho-espèce pré-adulte exploite différemment les parties du corps selon l'espèce hôte. En effet, les espèces hôtes étudiées ici diffèrent avant tout par leur morphologie externe qui pourrait dicter le choix du positionnement des tiques. Par exemple, le dos est fréquemment exploité par les tiques chez les deux espèces à épines (*Hemicentets semispinosus* et *Tenrec ecaudatus*) alors que cette partie l'est moins chez les deux espèces à fourrures (*Eliurus tanala* et *Microgale talazaci*). D'autre part, pour une même espèce adulte ou morpho-espèce pré-adulte, les valeurs de l'étendue de niche d'occupation spatiale varient beaucoup d'une espèce hôte à l'autre.

### IV.3. DISCUSSION

#### IV.3.1. Diversité des tiques dans les sites étudiés

Les communautés de petits mammifères échantillonnées dans les sites étudiés sont toutes parasitées par des tiques sauf celle capturée dans le village d'Antanambao. Ce site n'a pu être visité que pendant la saison des pluies. En se référant à d'autres villages comme Maridaza, près de 73 individus de tiques pré-adultes ont été collectés sur les petits mammifères échantillonnés pendant la saison sèche contre un seul pendant la saison humide. Il en est de même pour le village d'Ambalafary où aucun micromammifère ne présentait de tiques pendant la saison humide. En revenant au cas du village d'Antanambao, il s'avère que l'absence des tiques chez les petits mammifères dans ce site serait alors liée en partie à ce

facteur saisonnier. L'échantillonnage pendant la saison sèche aurait certainement révélé une augmentation de la probabilité de collecter plus de tiques chez les petits mammifères. En termes de conditions environnementales, pendant la session de captures, aucune pluviométrie n'a été enregistrée dans le site. Or, il a été démontré que même une faible humidité à une échelle locale peut limiter le rythme d'activité des tiques (Bertrand & Wilson, 1996 ; Lindsay *et al.*, 1998 ; Ogden *et al.*, 2004, 2005 ; Rodgers *et al.*, 2007). Parmi ces activités est comprise la phase de quête d'hôte qui consiste à attendre un hôte pour s'y accrocher. Cette quête peut impliquer un comportement actif de la part des tiques, à savoir se placer sur les brins d'herbes et de graminées, et généralement sur les biotopes où les chances de rencontre avec l'hôte approprié sont élevées. De ce fait, les tiques se mobiliseraient peu lorsque l'humidité de l'environnement ne leur est pas favorable. Par exemple, chez *Amblyomma variegatum*, certains adultes se fixent sur leur hôte avant l'arrivée des premières pluies (Stachurski, 2000). En outre, seulement près de 5 % de la vie totale d'un individu de tique se passe sur l'hôte (Needham & Teel, 1991). Ainsi, le fait qu'aucune tique n'a été trouvée sur les petits mammifères dans le site d'Antanambao peut s'expliquer par plusieurs facteurs et ne signifie pas nécessairement que la communauté de micromammifères dans ce sites n'est pas parasitée.

Dans les autres sites, au moins pendant une saison d'étude, des tiques ont été trouvées sur les petits mammifères capturés. Parmi les tiques adultes, six espèces ont pu être identifiées par les clés d'Uilenberg *et al.* (1979) et trois autres (*Ixodes* aff. *alignaci* sp. 1, *Ixodes* aff. *albignaci* sp. 2 et *Ixodes* sp.) sont sûrement des espèces nouvelles pour la science et nécessitent alors des travaux de description. Toutes les espèces de tiques trouvées ici sont endémiques de Madagascar. La majorité de ces espèces de tiques adultes ont été trouvées directement dans les milieux forestiers et seuls *Haemaphysalis elongata* et *Ixodes lunatus* ont été trouvés à la fois dans les forêts et les habitats près des villages. En effet, ces deux espèces parasitent *Hemicentetes semispinosus*, petit mammifère largement distribué dans les villages. Cela signifie en terme de cycle parasitaire, que pour ces deux espèces de tiques, les différents stades sont capables d'évoluer à la fois dans les habitats forestiers et dans les milieux ouverts. Pour les stades larvaires et nymphaux, une grande partie des spécimens de *Haemaphysalis elongata* et *Ixodes lunatus* ont été également recensés sur les micromammifères capturés dans les forêts. La corrélation de Spearman a révélée qu'il n'y a pas de corrélation significative entre le nombre d'espèces et/ou de morphe-espèces de tiques et le nombre des espèces hôtes dans les

sites étudiés. En revanche, pour les stades immatures, une corrélation significative a été trouvée. Cette corrélation est expliquée à 78 %. Ce qui implique que plus la richesse spécifique en hôte augmente, plus celle des tiques qui les parasitent augmente également. Dans ces cas, le problème de la systématique des stades pré-adultes ne permet pas de d'aborder certaines hypothèses, car il est difficile de connaître si ces stades, une fois arrivés au stade adulte, fréquentent les mêmes espèces hôtes (Klompen, 2003). En effet, actuellement, c'est la clé de détermination d'Uilenberg *et al.* (1979) qui est la plus utilisée pour identifier les tiques adultes de Madagascar et seulement quelques stades pré-adultes. Tout cela suggère un recours à l'approche phylogénétique dans les études futures pour permettre de connaître les identités spécifiques des stades pré-adultes des tiques.

#### **IV.3.2. Tiques et espèces hôtes fréquentées**

Basés sur les travaux d'Uilenberg *et al.* (1979) et de Klompen (2003) qui ont listé les espèces hôtes et les tiques qui les parasitent, la plupart des espèces de tiques recensées lors de la présente étude ont été trouvées sur leur hôte respectifs déjà connus auparavant. De nouveaux cas d'hôte parasite ont été trouvés. Il s'agit de *Microgale dobsoni* qui a été parasitée par le stade adulte de *Haemaphysalis elongata* qui, chez les petits mammifères parasite les tenrecs à épines sauf *Hemicentetes nigriceps*. Il s'agissait de deux individus femelles adultes trouvés sur *Microgale dobsoni* dans la forêt de Sahandambo. D'autre part, ce faible nombre d'observation pourrait alors correspondre à un cas de parasitisme accidentel comme certains cas d'association entre des espèces de petits mammifères malgaches et des tiques (Klompen, 2003, Annexe 17). Une fréquence d'observation plus fréquente aurait confirmé un cas de nouveau recensement d'hôte. En outre, par rapport aux travaux de Klompen (2003), c'est également pour la première fois que *Microgale majori* en tant que hôte de tique. Les recherches de Rakotomanga (2015) mentionnent que cette espèce est parasitée par *Ixodes albignaci* dans la forêt humide d'Ambohitantely, centre-ouest de Madagascar. Dans la présente étude, *Microgale majori* a été parasitée par *Ixodes* aff. *albignaci* sp. 2. Ces résultats montrent que des efforts sont encore à faire dans les relations tiques-petits mammifères malgaches afin de compléter les données.

A travers les sites étudiés, en termes de spectre d'hôte, c'est *Haemaphysalis elongata* qui est la plus vaste avec quatre espèces de petits mammifères parasités. Par la suite vient *Ixodes* aff. *albignaci* sp. 1 avec trois espèces parasitées. Les sept autres espèces de tiques

adultes parasitent seulement entre une à deux espèces de petits mammifères uniquement et possèdent alors un spectre d'hôtes plus étroits, au moins à travers les sites étudiés. Par exemple, *Haemaphysalis theilerae* n'a été trouvé que sur *Tenrec ecaudatus*. De même, *Ixodes lunatus* n'a été trouvé que chez *Hemicentetes semispinosus* et *Setifer setosus*. En effet, pour ces deux dernières espèces de tiques, chacune n'ont été trouvés respectivement que sur deux et trois espèces de micromammifères hôtes à travers Madagascar (Randimby *et al.*, 2001). En outre, il est à noter que tous les individus adultes ont été trouvés exclusivement sur des espèces endémiques dont la majorité est des Afrosoricida.

D'autre part, l'habitat fréquenté par les micromammifères hôtes permet également de déduire sur l'habitat des tiques au moins à travers les sites étudiés. De ce fait, il en ressort que la majorité des espèces de tiques sont forestières. Seules *Haemaphysalis elongata* et *Ixodes lunatus* ont été trouvées en milieux villageois. La première espèce ayant un spectre d'hôte plus large, donc plus généraliste, il apparaît évident de la trouver dans des habitats plus variés accompagnant son hôte.

Par ailleurs, les résultats de la présente étude montrent que quatre morpho-espèces sont partagées entre *Rattus rattus* et les espèces endémiques. Ce qui suggère des probabilités d'échange de tiques entre ces espèces de petits mammifères.

En ce qui concerne les espèces non parasitées, il s'agit de six espèces d'Afrosoricida, une Soricomorpha et quatre Nesomyidae. Le fait qu'aucune tique n'a été trouvée chez ces espèces peut d'abord s'expliquer par le fait que dans leur site de capture, aucune des espèces de tiques connues pour les parasiter (selon le spectre d'hôte dans Uilenberg *et al.*, 1979 et Klompen, 2003) n'a été trouvée. La faible abondance relative de ces espèces hôtes dans les sites aurait également diminué la probabilité de trouver des tiques sur les individus capturés. Par exemple, le Nesomyidae *Gymnuromys roberti* n'a été représenté que par deux individus au total dans la présente étude. En outre, il est possible que ces espèces ne soient pas encore parasitées par des tiques à Madagascar.

#### **IV.3.3. Indices de parasitisme**

Dans les sites forestiers, la majorité des espèces capturées ont été parasitées par les tiques à la fois pendant les deux saisons d'étude à l'exception de la forêt d'Antavibe où aucun spécimen de tique n'a pu être trouvé pendant la saison des pluies. D'une part, ceci est lié directement au nombre des espèces de micromammifères hôtes disponibles qui sont

relativement faibles (six espèces au total avec cinq espèces pendant la saison humide) par rapport aux autres sites forestiers visités (voir Tableau 3 au Chapitre II). En outre, le nombre des individus capturés pendant cette période qui a été relativement faible (25 au total) pourrait également être impliqué dans le faible recensement des tiques sur ces hôtes.

Comparé aux études entreprises par Randriamaherijanona (2011) sur les tiques des Afrosoricida dans la forêt de Maromiza (partie centre-est du District de Moramanga), les indices de parasitisme trouvés ici sont légèrement inférieurs. Par exemple, dans la forêt de Maromiza, pour chaque espèce capturée, presque tous les individus ont été parasités. Au total, le nombre d'espèces d'Afrosoricida hôte dans ce site s'élève à 13. Il est bien connu que le climat local tel que la précipitation peut influencer la capacité des tiques à trouver des hôtes (Vail & Smith, 2002). D'une part, les travaux réalisés à Maromiza au mois de novembre coïncident avec le début de la saison des pluies. Ce qui constitue un facteur qui permet d'expliquer ces différences des indices de parasitisme, particulièrement pour les sites de la présente étude qui ont été visités pendant la saison sèche. Cependant, même comparé aux indices de parasitisme pendant la saison des pluies, ces valeurs demeurent encore légèrement faibles. Les travaux de Rakotomanga (2015) réalisés dans la forêt d'Ambohitantely (hauts plateaux de Madagascar) au mois d'avril qui se porte plutôt sur toute la communauté de micromammifères non-volants constituent alors une référence incontournable. Dans ses résultats, l'auteur a trouvé des indices de parasitisme en tiques encore peu similaires à la présente étude, particulièrement en termes de prévalence. A titre d'illustration, pour les Afrosoricida d'Ambohitantely, la prévalence se situait entre 50 à 100 %. Par contre, ces valeurs descendent jusqu'à 25 % lors de la présente étude.

Dans les sites villages, les indices de parasitisme sont généralement faibles, notamment pour les espèces des Rodentia et Soricomorpha introduites. En effet, les habitats dans ces sites sont généralement ouverts et plus exposés à la lumière par rapport aux sites forestiers où les arbres fournissent des ombrages. D'une manière générale, que ce soit dans les habitats forestiers ou dans les villages, les variations constatées dans les indices de parasitisme impliquent plusieurs facteurs. Par exemple, la végétation, la température, la pluviosité affectent directement la présence des tiques dans un milieu (Estrada-Peña, 2001). Encore une fois, plus de 90 % d'un cycle de vie d'une tique se passe hors de l'hôte (Sonenshine *et al.*, 2002). Il en résulte alors que les caractéristiques de l'habitat sont aussi significatives que la

ressource hôte même dans la biologie des tiques. Les variations des indices de parasitisme entre les forêts et les villages sont ainsi évidentes. A travers cette hypothèse, aucune corrélation significative n'a été d'ailleurs trouvée entre le poids de chaque espèce hôte, qui traduit le volume du corps ainsi que la surface du corps de l'animal, et l'abondance parasitaire. Cela signifie que l'abondance parasitaire ne dépend pas du poids de l'espèce hôte, au moins d'après les résultats de la présente étude. Les mêmes constatations ont été également trouvées par Randriamaherijaona (2011) et Rakotomanga (2015) dans les habitats forestiers uniquement. En tenant compte du sexe de chaque espèce hôte, aucune corrélation significative n'a été trouvée. Autrement dit, l'abondance parasitaire est la même dans les deux sexes de chaque espèce hôte.

Un des cas remarquable observé dans cette étude est que deux individus de *Tenrec ecaudatus*, capturés dans une même ligne de piégeage, ont été parasités respectivement par 241 et 488 individus de tiques dans la forêt de Sahandambo. Trois espèces de tiques adultes ainsi que les formes immatures de ces espèces à savoir *Haemaphysalis elongata*, *Haemaphysalis subelongata* et *Haemaphysalis theilerae* ont été trouvées chez les deux hôtes. En termes d'effectif, le premier individu abritait 46 tiques adultes, 161 nymphes et 34 larves. Le second hébergeait 38 tiques adultes, 448 nymphes et 02 larves. En effet, *Tenrec ecaudatus* est l'espèce de petit mammifère la plus parasitée par les espèces de tiques (Klompen, 2003), mais de tels cas d'intensité parasitaire ne sont pas encore signalés dans les littératures.

#### **IV.3.4. Variations des stades de développement des tiques selon le type d'habitat et la saison**

A la fois dans les habitats forestiers que dans les villages, il s'avère que la saison sèche est caractérisée par l'abondance des stades larvaires et nymphaux. Par contre, les stades adultes prédominent que pendant la saison humide, indépendamment du type d'habitat du site pris en compte.

Cette abondance des stades pré-adultes pendant la saison sèche peut s'expliquer par l'existence d'un cycle saisonnier chez les tiques. Par exemple, chez *Rhipicephalus appendiculatus*, en Afrique du Sud, les individus adultes entrent en diapause pendant la saison sèche (Walker *et al.*, 2003). La diapause est un état caractérisée par une chute du métabolisme et un développement retardé qui survient quand les conditions climatiques ne sont pas favorables. Dans ce cas, les tiques deviennent presque inactives dans la nature. Ainsi, au début



de la saison des pluies, les individus adultes se reproduisent et il en résulte un pic élevé de l'abondance des larves vers la fin de la saison des pluies. D'autre part, étant donné qu'une seule femelle de tique peut produire entre 2 000 œufs (*Ixodes ricinus*) à plus de 23 000 œufs (*Amblyomma nuttali*) (Arthur, 1961), il est évident que les stades larvaires sont plus abondants chez leurs hôtes après une période éclosion dans l'environnement.

En outre, dans certains sites notamment à Besakay et Sahavarina, les niveaux de fragmentations forestières sont particulièrement avancés et ceci a été constaté lors de secondes sessions, en termes de saisons, de captures. Egalement dans les sites villages, la transformation des *savoka* en champ de culture a été fréquemment observée, par exemple à Antsahatsaka. En effet, les modifications de la couverture végétale entraînent des effets directs et en cascade sur les populations des tiques ainsi que sur leur hôte. Dans une étude menée aux Etats-Unis, il a été montré que la fragmentation de forêts d'érable a provoqué une augmentation de la densité des nymphes de la tique *Ixodes scapulatis* (Allan *et al.*, 2003). La densité était alors jusqu'à trois fois plus élevée dans les petits fragments que dans les grands fragments. Ces petits fragments de forêts ont été particulièrement présents et échantillonnés à Besakay et à Sahavarina. Cependant, l'effectif des tiques récoltées dans ces derniers sites sont largement inférieurs par rapport aux plus grands blocs comme Avondrona et Lakato. Néanmoins, outre l'aspect de l'existence d'un cycle saisonnier chez les tiques, les résultats de Allan *et al.* (2003) pourrait également impliquer, au moins en partie, les modifications de l'habitat qui seraient alors liés à l'abondance des nymphes.

Chez *Rattus rattus*, les individus parasités par les tiques ont été retrouvés à la fois dans les sites forestiers et les sites villages ainsi que les sites combinant les deux types d'habitats. Le fait le plus remarquable est que, à l'exception d'un individu dans la forêt de Sahandambo, c'est uniquement pendant la saison sèche que les individus de cette espèce ont été trouvés parasités. Ce qui explique le fait que ce sont principalement les stades pré-adultes qui ont été trouvés chez l'espèce. En effet, en se référant à la variation saisonnière des stades de développement des tiques (Section IV.2.3), il s'avère que les stades pré-adultes sont plus abondants pendant la saison sèche que pendant la saison humide à travers les sites étudiés. D'autre part, il a été constaté que l'abondance des *Rattus rattus* diminue pendant la saison humide (voir Chapitre II). Il en résulte une diminution des individus hôtes, signifiant une de la probabilité de capturer des individus parasités. En outre, il est bien connu que *Rattus rattus*

constitue un hôte, pour les stades immatures seulement pour certaines espèces de tiques (Uilenberg *et al.*, 1979 ; Klompen, 2003). Quatre espèces de tiques dont les formes adultes sont connues chez cette espèce (Annexe 17) dont, seule *Ixodes albignaci* a été trouvée pendant la présente étude et qui de plus était uniquement trouvée dans la forêt d'Avondrona sur *Microgale talazaci*. Un autre aspect qui peut être impliqué est le mode de vie des espèces. Sur les huit espèces de petits mammifères hôtes, sept sont des Afrosoricida qui sont des animaux principalement terricoles en milieux forestiers et villageois (Soarimalala & Goodman, 2011). Il est bien connu qu'après l'accouplement sur leur hôte, lors de leurs détachements, les femelles ont besoin de biotopes à l'abri de la lumière pour effectuer la ponte. Or, *Rattus rattus* qui est une espèce généraliste peut se réfugier dans les terriers ou se déplacer dans les maisons ou autres biotopes dans les villages et dans les arbres en milieux forestiers. Les tiques adultes pourraient être moins abondantes dans ces milieux, ce qui aurait diminué la probabilité que cette espèce ait contracté les stades adultes qui étaient retrouvés principalement chez des espèces terricoles.

#### **IV.3.5. Emplacement de tiques collectées sur le corps des petits mammifères capturés**

Il s'avère que les larves sont surtout trouvées sur les pattes postérieures, les oreilles et la queue. Chez les espèces hôtes, ce sont des parties des individus qui sont dépourvues ou très légèrement recouvertes de poils, c'est-à-dire plus accessibles pour une fixation rapide. En effet, en termes de biomécanisme, les larves hexapodes devraient être moins mobiles que les nymphes et les adultes qui sont octopodes. Ce qui pourrait expliquer cette tendance de fixation des larves sur ces parties de l'hôte. Par contre, les nymphes sont bien répandues sur toutes les parties des individus. Il pourrait s'agir d'une stratégie de dispersion sur plusieurs parties de l'hôte pour persister et compenser, par exemple, les enlèvements par le grattage ou le toilettage (Rakotomanga, 2015). En outre, les adultes étaient absents sur les oreilles et la queue des petits mammifères et rarement retrouvés sur les pattes postérieures mais surtout localisés sur des parties à fourrure/épine plus développés. En effet, à différence des stades immatures, les adultes se fixent surtout sur leur hôte pour effectuer l'accouplement. Cela implique un choix de fixation sur des zones stables et moins exposées pour achever à bien cette étape de leur cycle de développement. Par exemple, chez la tique dure *Amblyomma variegatum* qui parasite principalement les ruminants à Madagascar, aucune femelle de tique adulte ne se fixe sur les

animaux que s'il y a des mâles fixés depuis plusieurs jours (Stachurski, 2000). Les mâles se fixent ainsi avant les femelles sur les hôtes. Ils prennent leur repas sanguin nécessaire à la maturation de leurs gonades et restent sur l'hôte pendant plusieurs jours, en attente de l'accouplement avec une ou plusieurs femelles. Cependant, chez les petits mammifères malgaches, les connaissances actuelles sur ce genre de processus demeurent limitées et ce sont uniquement les stades immatures de *Amblyomma variegatum* qui parasitent *Tenrec ecaudatus* (Klompen, 2003). A partir de ces différentes observations, il en ressort qu'une partie du choix du positionnement des stades des tiques soit liée à la facilité d'accès au sang et à la fixation, ainsi qu'aux besoins par rapport au stade de développement.

Par ailleurs, les valeurs de l'étendue de la niche d'occupation spatiale varient beaucoup au sein d'un même hôte, et au sein d'une même espèce de tique en fonction du site. Pour certaines tiques, cette valeur est égale à 1, ce qui signifie que la tique présente une spécificité d'emplacement sur le corps de son hôte. Cependant, le nombre total de tique collecté pour chaque morpho-espèce doit être considéré car dans plusieurs cas, ce nombre est égal à 1 et il est serait prudent compte à l'utilisation de la valeur de l'étendue de la niche spatiale de la morpho-espèce. D'autre part, avec un nombre élevé de spécimens de morpho-espèces de tiques collectés, une exploitation des plusieurs parties du corps de l'espèce hôte est généralement constatée. Toutefois, la valeur de l'étendue de la niche d'occupation spatiale tient compte à la fois du nombre de parties du corps de l'hôte qui est exploité mais aussi de la partie qui est le plus exploité et qui est donc plus préféré par la morpho-espèce donnée.

Pour les Rodentia endémiques, *Eliurus tanala* a été considérée en raison des effectifs élevés des individus capturés ainsi que ceux qui sont parasités. Chez cette espèce, les stades pré-adultes occupent largement les différentes parties du corps de l'hôte. Malheureusement, seul un individu de tique adulte a été trouvé positionné sur la tête. Il n'est alors pas possible de tirer des conclusions tangibles quant à la préférence d'emplacement pour ce stade de tique.

Dans le cas de *Hemicentetes semispinosus* et *Tenrec ecaudatus* dans les forêts, les différents stades de développement ont été principalement concentrés sur le dos. En effet, chez ces deux espèces hôtes, cette partie est inaccessible par l'animal pendant le grattage et le nettoyage à cause, d'une part de la morphologie de la patte qui ne peut atteindre cette parti et d'autre part par la présence des épines qui rendent les tiques difficiles d'accès. Pendant la reproduction chez les petits mammifères, le dos de la femelle est en contact avec le ventre du

mâle, ce qui faciliterait le transfert des ectoparasites d'un individu à l'autre. Cela pourrait expliquer également en partie le positionnement des tiques en général sur le ventre. Ce phénomène étant également valable pour les autres espèces parasitées.

Un cas remarquable concerne deux individus de *Tenrec ecaudatus* de la forêt de Sahandambo sur lesquels 241 et 488 spécimens de tiques ont été respectivement collectés. Par contre, chez un individu de *Tenrec ecaudatus* de la forêt de Lakato, seulement deux spécimens de tiques (stade adulte de *Haemaphysalis elongata* et *Haemaphysalis theilerae*) ont été collectés. De même, dans le village de Maridaza, sur un individu, un seul spécimen de tique a pu être trouvé sur le corps de l'animal. Il pourrait s'agir d'une tique isolée car son hôte ne serait pas encore en contact avec d'autre(s) individu(s) parasité. En outre, *Haemaphysalis theilerae* ne parasite que *Tenrec ecaudatus* et *Setifer setosus*. Ces résultats montrent que le taux d'infestation chez *Tenrec ecaudatus* varie d'un site à l'autre. Cependant le nombre total d'animaux capturés qui est faible ne permet pas de bien mettre en évidence l'étendue de la niche d'occupation spatiale sur le corps de l'hôte entre les espèces de tiques. En outre, ces résultats montrent que lorsqu'un individu est hautement infesté, les tiques se répartissent sur les différentes parties du corps de l'animal. Ce qui semble être une stratégie de partage de territoire.

En particulier chez *Microgale talazaci*, aucune tique n'a été trouvée sur le dos. Les positionnements les plus fréquents concernent ainsi les pattes, le ventre, les oreilles et la queue. Dans une certaine mesure, ce positionnement peut être lié à la facilité d'accès à la nourriture, particulièrement le sang pour les tiques. En effet, à la différence des Tenrecinae à épines, les espèces du genre *Microgale* présentent une fourrure. Cette fourrure est assez dense chez *Microgale talazaci*. Les parties où la fourrure est la moins dense concernent effectivement les pattes, les oreilles et la queue. La fixation des tiques sur ces parties leur permettrait d'accéder plus facilement et rapidement à la peau pour s'y fixer et prendre leur repas. En outre, le ventre, les pattes et la queue des individus sont les parties qui sont en contact direct avec la litière ou les herbes qui pourraient être utilisées par les tiques comme point d'attente du passage de leur hôte.

Chez *Rattus rattus*, la grande majorité des spécimens de tiques collectés ont été localisés sur les oreilles. Tous les spécimens correspondent à des stades larvaires et nymphaux. Un facteur qui pourrait expliquer ces résultats est la période d'échantillonnage. En effet, chez

cette espèce, les individus parasités par des tiques étaient uniquement capturés pendant la saison sèche et aucun individu ne présentait des tiques pendant la saison des pluies. En addition, c'est pendant la saison sèche que le taux de capture des *Rattus rattus* était pour tous les sites plus élevé par rapport à la saison humide, ce qui augmente la probabilité de trouver les tiques sur les animaux.

#### IV.4. CONCLUSION

Ce dernier chapitre est orienté sur la diversité et l'écologie des tiques qui ont parasitées les micromammifères rencontrés dans les différents habitats et sites, cibles de la présente étude. Au total, neuf espèces de tiques adultes ont été recensées sur un total de huit espèces de micromammifères hôtes dont sept sont des Afrosoricida et une espèce de Rodentia endémique. Parmi ces espèces de tiques, *Ixodes* aff. *albignaci* sp. 1, *Ixodes* aff. *albignaci* sp. 2 et *Ixodes* sp. n'ont pas pu être identifiées à partir des clés disponibles et nécessitent alors des travaux de détermination car ces morpho-espèces constituent probablement des formes nouvelles pour la science. En terme d'effectif, 1 454 spécimens de tiques ont été collectés sur 191 petits mammifères hôtes. En général, l'habitat des tiques peut être déduit par l'habitat de leur hôte. Ainsi, il est apparu que seuls *Haemaphysalis elongata* et *Ixodes lunatus* sont présents dans les habitats des villages, au moins à travers les sites étudiés. En effet, c'est *Haemaphysalis elongata* qui possède le spectre d'hôte le plus large avec quatre espèces d'hôtes fréquentés. Par ailleurs, les indices de parasitisme varient d'une espèce à l'autre et il s'est avéré que les stades larvaires et nymphaux sont plus abondants pendant la saison sèche alors que ce sont les stades adultes qui sont largement retrouvés pendant la saison des pluies. Cependant, étant donné que plus de 90 % de la vie d'une tique se passe hors de l'hôte, les différences observées ont été plutôt attribuées aux conditions climatiques locales et aux fluctuations des populations des tiques, dans leur environnement physique, qui est en relation étroite avec ces conditions locales. En outre, le choix du positionnement des tiques sur le corps de leur hôte peut s'expliquer par la facilité d'accès au sang et à l'hôte même, un comportement d'évitement des grattages mais également une facilitation de transfert des stades d'un hôte à l'autre pendant la reproduction. Par ailleurs, au sein d'un même hôte, la cohabitation des tiques réparties sur des positions différentes du corps des animaux traduit probablement des stratégies permettant d'éviter l'exclusion compétitive. Une des observations remarquables est que seuls les stades

pré-adultes ont été trouvés chez *Rattus rattus*. C'est le stade le plus abondant dans le cycle de vie tiques. Une hypothèse en ressort alors : si *Rattus rattus* est concernée dans la transmission de certaines maladies vers les espèces endémiques par le biais des tiques, ce sont principalement les stades pré-adultes de ces ectoparasites qui sont largement impliqués. Autrement, ce sont des ectoparasites plus mobiles comme les puces et les acariens qui seraient plus transférable entre des hôtes non congénères. Finalement, les difficultés sur l'identification des stades pré-adultes ne permettent clairement de détecter les échanges d'ectoparasites entre les espèces endémiques et introduites. Ceci ouvre la voie à la systématique génétique qui permettra de mieux appréhender les processus de transferts éventuels de ces ectoparasites.

## CONCLUSION GENERALE

La présente étude a permis de connaître la structure et l'écologie des petits mammifères endémiques et introduites dans quatre sites forestiers, cinq sites villages et deux sites combinant forêt-village, dans le District de Moramanga. Au total, 25 espèces ont été répertoriées dont 13 sont des Afrosoricida, 07 des Nesomyidae, 02 des Soricomorpha et 03 des Muridae. Parmi les Afrosoricida, toutes ont été enregistrées dans les habitats forestiers et six d'entre elles sont également présentes dans les villages. Ainsi, c'est pour la première fois que *Microgale majori* a été recensée dans un habitat non forestier, à travers trois sites qui sont situés jusqu'à 5 km de la forêt naturelle la plus proche. Il en est de même pour *Microgale thomasi*, néanmoins l'individu capturé se trouvait à une centaine de mètres d'une forêt naturelle. Dans le cas où la forêt naturelle la plus proche est à moins de 1 km, il est possible de parler d'une migration en dehors de la forêt pour la recherche d'autres habitats et/ou de ressources alimentaires. Par contre, pour les cas où la forêt naturelle la plus proche se situe à plusieurs kilomètres, il est possible qu'elles soient des espèces rescapées de la déforestation et qui sont arrivées à une population stable en dehors leurs mœurs naturelles. Mais au moins à une échelle temporelle à court terme, ces espèces semblent s'approcher des populations stables en dehors des habitats forestiers. Parmi les sept espèces de Rodentia endémiques de la Sous-famille des Nesomyinae, six ont été répertoriées uniquement dans les forêts alors qu'une espèce (*Brachyuromys betsileoensis*) a été capturée dans un village qui est situé à plus de 11 km de la forêt naturelle la plus proche. Ces résultats montrent que les sites villages abritent aussi des communautés de petits mammifères endémiques même si ces animaux ont été considérés, depuis longtemps, comme principalement forestiers. En effet, il est arrivé qu'un site village (Antsahatsaka) dépasse la richesse spécifique totale en Afrosoricida de celle d'une forêt (Antavibe). En ce qui concerne les Rodentia introduits, ils sont principalement présents dans les villages alors que dans les forêts, *Rattus norvegicus* et *Mus musculus* ne sont présents que dans un site forestier (Lakato). Chez les Soricomorpha, *Suncus etruscus*, une espèce introduite, est absente dans tous les sites forestiers et est plutôt présente dans les villages. Les fluctuations démographiques saisonnières suivent à peu près les mêmes tendances dans les habitats forestiers et anthropogéniques pour les groupes de petits mammifères. Et il en ressort que les grandes différences entre ces deux types d'habitats concernent la diversité spécifique,

notamment avec les espèces endémiques qui sont plus abondantes et fréquentes dans les forêts alors que ce sont principalement les espèces introduites qui pullulent dans les villages.

Dans un second temps, l'approche par les isotopes stables a été utilisée pour étudier les variations de niches trophiques chez *Rattus rattus* et *Rattus norvegicus*. Les résultats ont montré que *Rattus rattus* couvre une niche écologique extrêmement large, même par rapport à son congénère *Rattus norvegicus*. Il a été trouvé que *Rattus rattus* se déplace entre les habitats forestiers et anthropogéniques. Ces mouvements seraient liés aux quêtes des ressources alimentaires pendant les différentes périodes de l'année durant lesquelles les nourritures varient entre les différents habitats. En tout cas, cela implique, entre autres, une compétition envers les espèces endémiques forestières. En addition, ces déplacements des *Rattus* spp. entre les habitats anthropogéniques et forestiers incluent des risques pour les espèces endémiques, en termes de transmission des maladies et des parasites. En contraste, les espèces endémiques qui ont été enregistrées dans les habitats des villages et en particulier près des forêts naturelles suggéreraient un retour possible de ces individus vers les habitats forestiers. Par conséquent, ces espèces peuvent être en contact avec *Rattus* spp. et pourraient elles-mêmes constituer des vecteurs qui vont transmettre des maladies et des parasites vers leurs congénères dans les forêts, voir même d'autres espèces. Ces résultats ouvrent de nouvelles hypothèses sur l'implication de *Rattus* spp. dans la transmission des maladies vers les espèces endémiques.

En ce qui concerne la diversité et l'écologie des tiques qui ont parasité les micromammifères échantillonnés, neuf espèces de tiques adultes et neuf morpho-espèces non-adultes ont été recensées sur un total de 14 espèces de micromammifères hôtes dont sept sont des Afrosoricida, trois des Rodentia endémique, une Soricomorpha et trois Rodentia introduite. La majorité des tiques adultes a été trouvée sur des espèces endémiques dont la plupart ont été capturées en milieu forestier. En effet, seules *Haemaphysalis elongata* et *Ixodes lunatus* sont présentes dans les villages. En outre, parmi les espèces de tiques, *Ixodes* aff. *albignaci* sp. 1, *Ixodes* aff. *albignaci* sp. 2 et *Ixodes* sp. n'ont pas pu être identifiées à partir des clés disponibles et nécessitent alors des travaux de détermination car ces morpho-espèces sont sûrement des formes nouvelles pour la science. En général, l'habitat des tiques a été déduit par l'habitat de leur hôte. Ainsi, il est apparu que seules *Haemaphysalis elongata* et *Ixodes lunatus* sont présentes dans les habitats villageois. Par ailleurs, c'est *Haemaphysalis elongata* qui possède le spectre d'hôte le plus large avec quatre espèces d'hôtes fréquentés. Par



ailleurs, les indices de parasitisme varient d'une espèce à l'autre et il s'est avéré que les stades larvaires et nymphaux sont plus abondants pendant la saison sèche alors que ce sont les stades adultes qui sont largement retrouvés pendant la saison des pluies. Toutefois, étant donné que plus de 90 % de la vie d'une tique se passe hors de l'hôte, les différences observées ont été plutôt attribuées aux conditions climatiques locales et aux fluctuations des populations des tiques, dans leur environnement physique. Le choix du positionnement des tiques sur le corps de leur hôte peut s'expliquer par la facilité d'accès au sang, un comportement d'évitement des grattages, une facilitation de fixation lors de l'attente des tiques sur les végétations et une facilitation de transfert des stades d'un hôte à l'autre pendant la reproduction. Autrement dit les infestations seraient liées aux comportements et aux activités biologiques des espèces hôtes. Ces choix d'emplacement des tiques sont alors dictés par une stratégie à la vie parasitaire.

## **PERSPECTIVES ET APPLICATIONS**

Des perspectives ainsi que des applications en termes de conservation et de recherche s'ouvrent suite à la présente thèse. La première consiste à étendre certaines investigations sur les petits mammifères malgaches dans les habitats anthropogéniques, particulièrement le long d'un gradient écologique par rapport aux habitats forestiers. Cela permettra de mieux connaître la tolérance écologique des espèces endémiques qui est un des outils pour fournir des éléments scientifiques de base pour la conception de meilleures stratégies en termes de conservation. A titre d'illustration, si cette tolérance est bien documentée, il est pensable d'étendre les limites de certaines Aires Protégées dans des habitats secondaires près de la lisière, voire même près des villages.

Ensuite, il serait possible d'utiliser l'approche par les isotopes stables pour étudier la niche trophique des espèces de petits mammifères endémiques. Etant donné que des espèces du genre *Microgale* ont été trouvées dans les villages, il est possible de faire recours aux isotopes stables pour retracer leurs habitats d'origine, et leur source de nourriture afin de connaître si ces espèces se sont adaptées aux habitats villageois. En outre, les études sur la compétition ou chevauchement de niche entre les espèces du genre *Rattus* et les Rodentia endémiques dans les forêts constituent également un axe de recherche qui pourrait permettre

d'élucider en partie pourquoi peu de Rodentia endémiques sont trouvées dans les habitats anthropogéniques.

Par ailleurs, des efforts sont encore à faire sur la diversité et l'écologie des tiques à Madagascar, notamment chez les petits mammifères. Par exemple, en utilisant l'approche taxonomique intégrative impliquant et superposant les données de la morphologie, l'écologie, l'anatomie et le barcode moléculaire dans les identifications des espèces de tiques. L'avantage potentiel est l'identification des stades de pré-adultes jusqu'au niveau spécifique. Ce qui aidera à évaluer les risques de transmissions des pathogènes entre les espèces qui existent à la fois ou qui se déplacent entre les habitats forestiers et les habitats anthropogéniques, étant donné que ce sont souvent uniquement les stades pré-adultes qui sont collectés sur les hôtes. En termes de parasitologie, associer et utiliser les techniques d'isotopes stables lors des échantillonnages pourrait permettre de retracer l'habitat d'origine des hôtes, pour mieux évaluer les risques de transmission des ectoparasites, de pathogènes ou des endoparasites entre les espèces fauniques endémiques et introduites qui sont présentes dans les différents habitats. En effet, le rôle de ces espèces endémiques dans la transmission des maladies vers les autres espèces fauniques et les humains en sera également plus précis. Ainsi, un autre aspect pourrait aborder le rôle des espèces endémiques en tant que réservoir des pathogènes. Enfin, l'approche par les isotopes stables qui est une technique innovatrice serait recommandée dans les études futures en raison de ses propres atouts par rapport aux méthodes classiques.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. **Adler, G. H., Telford, S. R., Wilson, M. L. & Spielman, A. 1992.** Vegetation structure influences the burden of immature *Ixodes dammini* on its main host, *Peromyscus leucopus*. *Parasitology*, 105: 105-110.
2. **Alderton, D. 1996.** Rodents of the world. Facts on File, New York.
3. **Allan, B. F., Keesing, F. & Ostfeld, R. S. 2003.** Effect of forest fragmentation on Lyme disease risk. *Conservation Biology*, 17: 267-272.
4. **Anderson, R. M. & May, R. M. 1979.** Population biology of infectious disease: Part I. *Nature*, 280: 361-367.
5. **Andrianaivoarimanana, V., Kreppel, K., Elissa, N., Duplantier, J-M., Carniel, E., Rajerison, M. & Jambou, R. 2013.** Understanding the persistence of plague foci in Madagascar. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, DOI: 10.1371/journal.pntd.0002382.
6. **Angel, A., Wanless, R. M. & Cooper, J. 2009.** Review of impacts of the introduced house mouse on islands in the Southern Ocean: are mice equivalent to rats? *Biological Invasions*, 11: 1743-1754.
7. **Apanaskevich, D. A., Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2013.** A new species (Acari: Ixodidae), parasite of shrew tenrecs (Afrosoricida: Tenrecidae) in Madagascar. *Journal of Parasitology*, 99 (6): 970-972.
8. **Arthur, D. R. 1961.** *Ticks and diseases*. Row, Peterson and Company, New York.
9. **Bachelier, G. 1978.** *La faune des sols: son écologie et son action*. ORSTOM, Paris.
10. **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.
11. **Barker, S. C. & Murrell, A. 2004.** Systematics and evolution of ticks with a list of valid genus and species names. *Parasitology*, 129: 15-36.
12. **Batzli, G. O. 1985.** Small mammal communities in North America grassland. *Australian Mammalogy*, 8: 145-152.
13. **Bearhop, S., Furness, R. W., Hilton, G. M., Votier, S. C. & Waldron, S. 2003.** A forensic approach to understanding diet and habitat use from stable isotope analysis of (avian) claw material. *Functional Ecology*, 17: 270-275.

14. **Bearhop, S., Hilton, G. M., Votier, S. C. & Waldron, S. 2004.** Stable isotope ratios indicate that body condition in migrating passerines is influenced by winter habitat. *Proceedings of the Royal Society of London*, series B, 271: S215-S218.
15. **Begon, M., Harper, L. J. & Townsend, C. R. 1990.** *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, London.
16. **Benstead, J. P. & Olson, L. E. 2003.** *Limnogle mergulus*. Dans *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1267-1273. The University of Chicago Press, Chicago.
17. **Ben-David, M., Titus, K. & Beier, L. R. 2004.** Consumption of salmon by Alaskan brown bears: A trade-off between nutritional requirements and the risk of infanticide? *Oecologia*, 138: 465-474.
18. **Bertrand, M. R. & Wilson, M. L. 1996.** Microclimate-dependent survival of unfed adult *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) in nature: Life cycle and study design implications. *Journal of Medical Entomology*, 33: 619-627.
19. **Besairie, H. 1972.** Géologie de Madagascar. Les terrains sédimentaires. *Annales Géologiques de Madagascar*, 35: 437-445.
20. **Birney, E. C., Grant, W. E. & Baird, D. D. 1976.** Importance of vegetative cover to cycles of *Microtus* populations. *Ecology*, 57: 1043-1051.
21. **Bittencourt, E. B. & Rocha, C. F. D. 2002.** Spatial use of rodents (Rodentia: Mammalia) host body surface by ectoparasites. *Brazilian Journal of Biology*, 62 (3): 419-425.
22. **Bond, W. J., Silander Jr., J. A., Ranaivonasy, J. & Ratsirarson, J. 2008.** The antiquity of Madagascar's grasslands and the rise of C<sub>4</sub> grassy biomes. *Journal of Biogeography*, 35: 1743-1758.
23. **Bourdeau, P. 1993a.** Les tiques d'importance vétérinaire et médicale. 1<sup>ère</sup> partie: Principales caractéristiques morphologiques et biologiques et leur conséquences. *Le Point Vétérinaire*, 25 (151): 13-26.
24. **Bourdeau, P. 1993b.** Les tiques d'importance vétérinaire et médicale. 2<sup>ème</sup> partie: Principales espèces de tiques dures (Ixodidae et Amblyommidae). *Le Point Vétérinaire*, 25 (151): 27-41.
25. **Bourgeat, F. & Aubert, G. 1971.** *Les sols ferrallitiques à Madagascar*. Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, Tananarive.

26. **Bronner, G. N. & Jenkins, P. D. 2005.** Order Afrosoricida. Dans *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.
27. **Brouat, C., Tollenaere, C., Estoup, A., Loiseau, A., Sommer, S., Rahelinirina, S., Rahalison, L., Rejerison, M., Piry, S., Goodman, S. M. & Duplantier, J-M. 2014.** Invasion genetics of a human commensal rodent: the black rat *Rattus rattus* in Madagascar. *Molecular Ecology*, 23: 4153-4167.
28. **Brown, J. H. 2001.** Mammals on mountainsides: Elevational patterns of diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 10: 101-109.
29. **Brown, J. H., Whitham, T. G., Ernest, S. K. M. & Gehring, C. A. 2001.** Complex species interactions and the dynamics of ecological systems: Long-term experiments. *Science*, 293: 643-650.
30. **Brunner, J. L. & Ostfeld, R. S. 2008.** Multiple causes of variable tick burdens on small mammal hosts. *Ecology*, 89: 2259-2272.
31. **Burney, D. A. 1987a.** Late Holocene vegetational change in central Madagascar. *Quaternary Research*, 28: 130-143.
32. **Burney, D. A. 1987b.** Late Quaternary stratigraphic charcoal records from Madagascar. *Quaternary Research*, 28: 274-280.
33. **Burney, D. A. 1987c.** Pre-settlement vegetation changes at Lake Tritrivakely, Madagascar. *Paleoecology of Africa*, 18: 357-381.
34. **Burney, D. A. 1993.** Late Holocene environmental changes in arid southwestern Madagascar. *Quaternary Research*, 40: 98-106.
35. **Burney, D. A. 1996.** Climate change and fire ecology as factors in the Quaternary biogeography of Madagascar. Dans *Biogéographie de Madagascar*, ed. W. R. Lourenço, pp 49-58. Editions ORSTOM, Paris.
36. **Burney, D. A. 1997.** Theories and facts regarding Holocene environmental change before and after human colonization. Dans *Natural change and human impact in Madagascar*, eds. S. M. Goodman & B. D. Patterson, pp. 75-89. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

37. **Burney, D. A. 1998.** Rates, patterns, and process of landscape transformation and extinction in Madagascar. Dans *Extinction in near time*, ed. R. D. E. MacPhee, pp. 145-164. Kluwer/Plenum, New York.
38. **Burney, D. A. 2003.** Madagascar's prehistoric ecosystems. Dans *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp 47-51. The University Chicago Press, Chicago.
39. **Burney, D. A., MacPhee, R. D. E., Dewar, R. E., Wells, N. A., Andriamanatena, E. H. & Villaume-Randriamanantena, M. 1986.** L'environnement au cours de l'Holocène et la disparition de la mégafaune à Madagascar: quel rapport avec la conservation de la nature ? Dans *Priorités en matière de conservation des espèces à Madagascar*, eds. R. A. Mittermeier, L. H. Rakotovo, V. Randrianasolo, E. J. Sterling & D. Devitre, pp. 137-143. International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Switzerland.
40. **Burney, D. A., Burney, L. P., Godfrey, L. G., Jungers, W. L., Goodman, S. M., Wright, H. T. & Jull, A. J. T. 2004.** A chronology for late prehistoric Madagascar. *Journal of Human Evolution*, 47: 25-63.
41. **Bury, R. B. & Corn, P. S. 1987.** Evaluation of pitfall trapping in northwestern forests: Trap arrays with drift fences. *The Journal of Wildlife Management*, 51: 112-119.
42. **Bush, A. O., Fernández, J. C., Esch, G. W. & Seed, J. R. 2001.** *Parasitism: The diversity and ecology of animal parasites*. Cambridge University Press, Cambridge.
43. **Bück, G. 1935.** Les tiques à Madagascar et les maladies qu'elles inoculent aux animaux domestiques de la grande île. *Revue Agricole de Maurice*, 84: 196-209.
44. **Calvin, M. & Benson, A. A. 1948.** The path of carbon in photosynthesis. *Science*, 107: 476-480.
45. **Camicas, J.-L., Hervy, J.-P., Adam, F. & Morel, P.-C. 1998.** *Les Tiques du monde. Nomenclatures, Stades décrits, Hôtes, Répartition / The ticks of the world. nomenclature, described stages, hosts, distribution (Acarida, Ixodida)*. ORSTOM Editions, Paris.
46. **Capellini, I., Baker, J., Allen, W. L., Street, S. E. & Venditti, C. 2015.** The role of life history traits in mammalian invasion success. *Ecology Letters*, 18: 1099-1107.
47. **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.

48. **Carleton, M. D., Goodman, S. M. & Rakotondravony, D. 2001.** A new species of tufted-tailed rat, genus *Eliurus* (Muridae: Nesomyinae), from western Madagascar, with notes on the distribution of *E. myoxinus*. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 114: 972-987.
49. **Castro, D. C., Gonzalez, A. & Cicchino, A. C. 1995.** Una nueva especie del género *Hoplopleura* Enderlein, 1904 (Phthiraptera, Hoplopleuridae), ectoparásito de *Neotomys ebriosus vulturinus* Thomas, 1921 (Rodentia, Cricetidae). *The Revista Brasileira de Entomologia*, 39(4): 839-848.
50. **Castro, D. C., Cicchino, A. C., Gonzalez, A. & Machel, M. A. 1996a.** Una nueva especie del género *Hoplopleura* Enderlein, 1904 (Phthiraptera, Hoplopleuridae), parasite de *Chelemys macronyx vestitus* (Thomas, 1903) (Rodentia, Cricetidae). *The Revista Brasileira de Entomologia*, 40(2): 159-164.
51. **Castro, D. C., Cicchino, A. C. & Lareschi, M. 1996b.** Morfología coriónica de los de Phthiraptera (Psocodea) parásitos de *Cavia pamparum* Thomas, 1917 (Rodentia, Caviidae). *The Revista Brasileira de Entomologia*, 40(2): 211-220.
52. **Castro, D. C., Gonzalez, A. & Cicchino, A. C. 1990.** Contribución al conocimiento de *Hoplopleura reducta* Ferris, 1921 (Phthiraptera, Anoplura, Hoplopleuridae). *The Revista Brasileira de Entomologia*, 34(4): 801-806.
53. **Chaperon, P., J. Danlox, L. & Ferry, L. 1993.** *Fleuves et rivières de Madagascar*. ORSTOM, Paris.
54. **Chase, J. M. & Leibold, M. A. 2003.** *Ecological niches. Linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago.
55. **Cherel, Y., Phillips, R. A., Hobson, K. A. & McGil, R. 2000.** Stable isotope evidence of diverse species-specific and individual wintering strategies in seabirds. *Biology Letters*, 2: 301-303.
56. **Chesson, P. 2000a.** General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical Population Biology*, 58: 211-237.
57. **Chesson, P. 2000b.** Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 343-366.
58. **Chiba, S. 2000.** Invasive rats alter assemblage characteristics of land snails in the Ogasawara islands. *Biological Conservation*, 143: 1558-1563.

59. **Churchfield, S. 1990.** *The natural history of shrews*. Comstock, Cornell University Press, Ithaca, New York.
60. **Cicchino, A. C. & Castro, D. C. 1994.** On *Gyropus parvus parvus* (Ewing, 1924) and *Phthiropoios rionegrensis* sp. n. (Phthiraptera, Amblycera, Gyropidae), parasitic on *Ctenomys haigi* Thomas, 1919 (Mammalia, Rodentia, Ctenomyidae). *Iheringia, Série Zoologia*, 77: 3-14.
61. **Clark, D. B. 1980.** Age- and sex-dependent foraging strategies of a small mammalian omnivore. *Journal of Animal Ecology*, 49: 549-563.
62. **Codron, D., Lee-Thorp, J. A., Sponheimer, M., de Ruiter, D. & Codron, J. 2006.** Inter- and intra-habitat dietary variability of chacma baboons (*Papio ursinus*) in South African savannas based on fecal delta C-13, delta N-15, and %N. *American Journal of Physical Anthropology*, 129: 204-214.
63. **Combes, C. 1995.** *Interactions durables. Ecologie et évolution du parasitisme*. Masson, Paris.
64. **Copson, G. R. 1986.** The diet of introduced rodents *Mus musculus* L. and *Rattus rattus* L. on subantarctic Macquarie Island. *Australian Wildlife Research*, 13: 441-445.
65. **Corbet, G. & Southern, H. 1977.** *The handbook of British mammals*. Blackwell, London.
66. **Cornet, A. & Guillaumet, J.-L. 1976.** Divisions floristiques et étages de végétation à Madagascar. *Cahier de l'ORSTOM, série Biologie*, 9: 35-42.
67. **Crawford, K., McDonald, R. A. & Bearhop, S. 2008.** Applications of stable isotope techniques to the ecology of mammals. *Mammal Review*, 28: 87-107.
68. **Crowley, B. E., Thorén, S., Rasoazanabary, E., Vogel, E. R., Barrett, M. A., Zohdy, S., Blanco, M. B., McGoogan, K. C., Arrigo-Nelson, S. J., Irwin, M. T., Wright, P. C., Radespiel, U., Godfrey, L. R., Koch, P. L. & Dominy, N. J. 2011.** Explaining geographical variation in the isotope composition of mouse lemurs (*Microcebus*). *Journal of Biogeography*, 38: 2106-2121.
69. **Dalerum, F. & Angerbjörn, A. 2005.** Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. *Oecologia*, 144: 647-658.



70. **Daniels, T. J. & Fish, D. 1990.** Spatial distribution and dispersal of unfed larval *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) in southern New York. *Environmental Entomology*, 19: 1029-1033.
71. **Dammhahn, M. & Goodman, S. M. 2014.** Trophic niche differentiation and microhabitat utilization revealed by stable isotope analyses in a dry-forest bat assemblage at Ankarana, northern Madagascar. *Journal of Tropical Ecology*, 30 (2): 97-109.
72. **Dammhahn, M. & Kappeler, P. M. 2010.** Scramble or contest competition over food solitary foraging mouse lemurs (*Microcebus* spp.): New insights from stable isotopes. *American Journal of Physical Anthropology*, 141: 181-189.
73. **Dammhahn, M. & Kappeler, P. M. 2013.** Stable isotope analyses reveal dense trophics species packing and clear niche differentiation in a Malagasy primate community. *American Journal of Physical Anthropology*, 153(2): 249-259.
74. **Dammhahn, M., Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2013.** Trophic niche differentiation and microhabitat utilization in a species-rich montane forest small mammal community of eastern Madagascar. *Biotropica*, 45: 111-118.
75. **Daszak, P., Cunningham, A. A. & Hyatt, A. D. 2000.** Emerging infectious diseases of wildlife-threats to biodiversity and human health. *Science*, 287: 443-449.
76. **Davis, M. A. 2003.** Biotic globalization: does competition from introduced species threaten biodiversity? *BioScience*, 53: 481-489.
77. **DeNiro, M. J. & Epstein, S. 1978.** Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica Cosmochimica Acta*, 42: 495-506.
78. **De Niro, M. J. & Epstein, S. 1981.** Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica Cosmochimica Acta*, 45: 341-351.
79. **De Meeüs, T. & Renaud, F. 2002.** Parasites within the new phylogeny of eukaryotes. *Trends in Parasitology*, 18: 247-252.
80. **Dobson, A., Lafferty, K. D., Huris, A. M., Hechinger, R. E. & Jetz, W. 2008.** Homage to Linneaus: How many parasites? How many hosts? *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 105: 11482-11489.
81. **Doby, J. M. & Bigaignon, G. 1997.** Tiques Ixodidae parasites d'oiseaux et leur rôle pathogène. *Revue de Médecine Vétérinaire*, 148: 853-860.

82. **Donque, G. 1975.** *Contribution géographique à l'étude du climat de Madagascar.* Nouvelle Imprimerie des Arts Graphiques, Tananarive.
83. **Drake, D. R. & Hunt, T. L. 2009.** Invasive rodents on islands: Intergrating historical and contemporary ecology. *Biological Invasions*, 11: 1483-1487.
84. **Duchemin J-B. 2003.** Biogéographie des puces de Madagascar. Thèse de Doctorat (Parasitologie), Université de Paris XII, Créteil Val de Marne, France.
85. **Duchemin, J.-B., Fournier, P.-E. & Parola, P. 2006.** Les puces et les maladies transmises à l'Homme. *Médecine Tropicale*, 66: 21-29.
86. **Dufour, E. & Gerdeaux, D. 2001.** Apports des isotopes stables ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ,  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ,  $^{36}\text{S}/^{34}\text{S}$ ,  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ) aux études écologiques sur les poissons. *Cybiurn*, 24(4): 369-382.
87. **Duplantier, J-M. & Rakotondravony, D. 1999.** The rodent problem in Madagascar: Agricultural pest and threat to human health. Dans *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.
88. **Duplantier, J.-M. & Duchemin, J.-B. 2003.** Introduced small mammals and their ectoparasites: A description of their colonization and its consequences. Dans *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1191-1194. The University of Chicago Press, Chicago.
89. **Duplantier, J.-M., Catalan, J. Orth, A., Grolleau, B. & Britton-Davidian, J. 2003.** Systematics of the black rat in Madagascar: Consequences for the transmission and distribution of plague. *Biological Journal of the Linnean Society*, 78: 335-341.
90. **Duplantier, J.-M., Duchemin, J.-B., Chanteau, S. & Carniel, E. 2005.** From the recent lessons of the Malagasy foci towards a global understanding of the factors involved in plague re-emergence. *Veterinary Research*, 36: 437-453.
91. **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. Dans *Biogéographie de Madagascar*, ed. W. R. Lourenço, pp. 205-218. ORSTOM, Paris.
92. **Durden, L. A. & Mans, B. J. 2015.** Tick paralysis: Some tick and host perspectives. Dans *A century of parasitology*, eds. J. Janovy & G. W. Esch. Cambridge University Press, Cambridge.

93. **Durell, S. 2000.** Individual feeding specialisation in shorebirds: Population consequences and conservation implications. *Biological Reviews*, 75: 503-518.
94. **Dytham, C. 2011.** *Choosing and using statistics : A biologist's guide*, 3rd edition. John Wiley & Sons, Oxford.
95. **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.
96. **Eggleton, P. & Gaston, K. J. 1990.** "Parasitoid" species and assemblages: Convenient definitions or misleading compromises? *Oikos*, 59: 417-421.
97. **Eisenberg, J. F. & Gould, E. 1970.** The tenrecs. A study in mammalian behavior and evolution. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 27: 1-137.
98. **Elton, C. S. 1927.** *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson, London.
99. **Elton, C. 1958.** *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London.
100. **Estrada-Peña, A. 2001.** Distribution, abundance, and habitat preferences of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in northern Spain. *Journal of Medical Entomology*, 38: 361-370.
101. **Estrada-Peña, A., Bouattour, A., Camicas, J. L. & Walker, A. R. 2004.** *Ticks of domestic animals in the Mediterranean region: a guide to identification of species*. University of Zaragoza, Zaragoza.
102. **Fall, M. W., Medina, A. B. & Jackson, W. B. 1971.** Feeding patterns of *Rattus rattus* and *Rattus exulans* on Eniwetok Atoll, Marshall Islands. *Journal of Mammalogy*, 51: 69-76.
103. **Faramalala, M. H. 1995.** *Formations végétales et domaine forestier de Madagascar*. Carte 1:1,000,000. Conservation International, Washington, D.C.
104. **Fedriani, J. M., Delibes, M., Ferreras, P. & Roman, J. 2002.** Local and landscape habitat determinants of water vole distribution in a patchy Mediterranean environment. *Ecoscience*, 9: 12-19.
105. **Fritts, T. H. & Rodda, G. H. 1998.** The role of introduced species in the degradation of islands ecosystems: a case history of Guam. *Annual Review Ecology and Systematics*, 29: 113-140.
106. **Funmilayo, O. 1977.** Distribution and abundance of moles (*Talpa europaea* L.) in relation to physical habitat and food supply. *Oecologia*, 30: 277-283.
107. **Fry, B. 2006.** *Stable isotope ecology*. Springer Science + Business Media, New York.

- 108. Ganzhorn, J. U. 2003.** Effects of introduced *Rattus rattus* on endemic small mammals in dry deciduous forest fragments of western Madagascar. *Animal Conservation*, 6: 147-157.
- 109. Ganzhorn, J. U., Goodman, S. M. & Dehgan, A. 2003.** Effects of forest fragmentation on small mammals and lemurs. Dans *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1228-1234. The University of Chicago Press, Chicago.
- 110. Gasse, F. & Van Campo, E. 1998.** A 40 000 year pollen and diatom record from Lake Tritrivakely, Madagascar in southern Tropics. *Quaternary Research*, 49: 299-311.
- 111. Goodman, S. M. 1995.** *Rattus* on Madagascar and the dilemma of protecting the endemic rodent fauna. *Conservation Biology*, 9: 450-453.
- 112. Goodman, S. M. 2003.** *Oryzomys*. Dans *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1278-1281. The University of Chicago Press, Chicago.
- 113. Goodman, S. M. & Carleton, M. D. 1996.** The rodents of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar. Dans *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: 257-283.
- 114. Goodman, S. M. & Carleton, M. D. 1998.** The rodents of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar. Dans *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.
- 115. Goodman, S. M. & Ganzhorn, J. U. 1994.** Les petits mammifères. Dans *Inventaire biologique de la Forêt de Zombitse*, eds. S. M. Goodman & O. Langrand. *Recherche pour le Développement, Série Sciences Biologiques*, n° Spécial: 58-63.
- 116. Goodman, S. M. & Jungers, W. L. 2014.** *Extinct Madagascar: Picturing the island's past*. The University of Chicago Press, Chicago.
- 117. Goodman, S. M. & Rakotondravony, D. 2000.** The effects of forest fragmentation and isolation on insectivorous small mammals (Lipotyphla) on the Central High Plateau of Madagascar. *Journal of Zoology*, 250: 193-200.
- 118. Goodman, S. M. & Sterling, E. J. 1996.** The utilization of *Canarium* (Burseraceae) seeds by vertebrates in the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar. *Fieldiana: Zoology*, 85: 83-89.

119. **Goodman S. M., Andrianarimisa, A., Olson, L. E. & Soarimalala, V. 1996a.** Patterns of elevational distribution of birds and small mammals in the humid forests of Montagne d'Ambre, Madagascar. *Ecotropica*, 2: 87-98.
120. **Goodman, S. M., Ganzhorn, J. U., Olson, L. E., Pidgeon, M. & Soarimalala, V. 1997.** Annual variation in species diversity and relative density of rodents and insectivores in the Parc National de la Montagne d'Ambre, Madagascar. *Ecotropica*, 3: 109-118.
121. **Goodman, S. M., Rakotondravony, D., Schatz, G. & Wilmé, L. 1996b.** Species richness of forest-dwelling birds, rodents and insectivores in a planted forest of native trees: A test case from the Ankaratra, Madagascar. *Ecotropica*, 2: 109-120.
122. **Goodman, S. M., Jenkins, P. D. & Langrand, O. 1997.** Exceptional records of *Microgale* species (Insectivora: Tenrecidae) in vertebrate food remains. *Bonner Zoologische Beiträge*, 47: 135-138.
123. **Goodman, S. M., Duplantier, J.-M., Rakotomalaza, P. J., Raselimanana, A. P., Rasoloarison, R., Ravokatra, M., Soarimalala, V. & Wilmé, L. 1998.** Inventaire biologique de la forêt d'Ankazomivady, Ambositra. *Akon'ny Ala*, 24: 19-26.
124. **Goodman, S. M., Rasolonandrasana, B. N. P. & Jenkins, P. D. 1999.** Les insectivores (Ordre: Lipotyphla). Dans Inventaire biologique de la Réserve Spéciale du pic d'Ivohibe et du couloir forestier qui la relie au Parc National d'Andringitra, eds. S. M. Goodman & B. N. P. Rasolonandrasana. *Recherches pour le Développement, Série Sciences Biologiques*, 15: 119-132.
125. **Goodman, S. M., Rakotondravony, D., Raherilalao, M. J., Rakotomalala, D., Raselimanana, A. P., Soarimalala, V., Duplantier, J.-M., Duchemin, J.-B. & Rafanomezantsoa, J. 2000.** Inventaire biologique de la forêt de Tsinjoarivo, Ambatolampy. *Akon'ny Ala*, 27: 18-27.
126. **Goodman, S. M., Ganzhorn, J. U. & Rakotondravony D. 2008.** Les mammifères, pp. 435-511. Dans *Paysages naturels et biodiversité de Madagascar*, ed. S. M. Goodman. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
127. **Goodman, S. M., Soarimalala, V., Raheriarisena, M. & Rakotondravony, D. 2013.** Petits mammifères ou tenrecs (Tenrecidae) et rongeurs (Nesomyidae). Dans *Atlas d'une sélection de vertébrés terrestres de Madagascar*, eds. S. M. Goodman & M. J. Raherilalao, pp. 211-269. Association Vahatra, Antananarivo.

128. **Gosz, J. R. 1992.** Ecological functions in a biome transition zone: Translating local responses to broad-scale dynamics. Dans *Landscape boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows*, eds. A. J. Hansen & F. di Castri, pp. 55-75. Springer Verlag, New York.
129. **Gould, E. & Eisenberg, J. F. 1966.** Notes on the biology of the Tenrecidae. *Journal of Mammalogy*, 47(4): 660-686.
130. **Grant, W. E. & Birney, E. C. 1979.** Small mammal community structure in North American grasslands. *Journal of Mammalogy*, 60: 23-36.
131. **Grant, W. E., French, N. R. & Swift, D. M. 1977.** Response of a small mammal community to water and nitrogen treatments in a shortgrass prairie ecosystem. *Journal of Mammalogy*, 58: 637-652.
132. **Greaves, D. K., Hammill, M. O., Eddington, J. D., Pettipas, D. & Schreer, J. F. 2004.** Growth rate and shedding of vibrissae in the gray seal, *Halichoerus grypus*: A cautionary note for stable isotope diet analysis. *Marine Mammal Science*, 20: 296-304.
133. **Groves, C. R. & Steenhof, K. 1988.** Responses of small mammals and vegetation to wildfire in shade scale communities of southwestern Idaho. *Northwest Science*, 62: 205-210.
134. **Guerra, M., Walker, E., Jones, C., Paskewitz, S., Cortinas, M. R., Stancil, A., Beck, L., Bobo, M. & Kitron, U. 2002.** Predicting the risk of lyme disease: Habitat suitability for *Ixodes scapularis* in the North Central United States. *Emerging Infectious Diseases*, 8: 289-297.
135. **Guglielmone, A. A., Robbins, R. G., Apanaskevich, D. A., Petney, T. N., Estrada-Pena, A., Horak, I. G., Shao, R. F. & Barker, S. C. 2010.** The Argasidae, Ixodidae and Nuttalliellidae (Acari: Ixodida) of the world: A list of valid species names. *Zootaxa*, 2528: 1-28.
136. **Gulland, F. M. D. 1992.** The role of nematode parasites in Soay sheep (*Ovis aries*) mortality during a population crash. *Parasitology*, 105: 493-503.
137. **Hadfield, J. D. 2010.** MCMC Methods for Multi-Response Generalized Linear Mixed Models: The *MCMCglmm* R Package. *Journal of Statistical Software*, 33: 1-36.
138. **Halos, L. 2005.** Détection de bactéries pathogènes dans leur vecteur, les tiques dures (Acarien: Ixodidae). Thèse de Doctorat, Institut National Agronomique de Paris-Grignon.

139. **Hambäck, P. A., Grellmann, D. & Hjalten, J. 2002.** Winter herbivory by voles during a population peak: The importance of plant quality. *Ecography*, 25: 74-80.
140. **Harris, S., Cresswell, W. J., Forde, P. G., Trehwella, W. J., Woollard, T. & Wray, S. 1990.** Home-range analysis using radio-tracking data - a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review*, 20: 97-123.
141. **Harris, D. B. 2009.** Review of negative effects of introduced rodents on small mammals on islands. *Biological Invasions*, 11: 1611-1630.
142. **Hatch, M. D. & Slack, C. R. 1970.** The C<sub>4</sub> carboxylic and acid pathway of photosynthesis. Dans *Progress in photochemistry*, eds. L. Reinhold & Y. Liwschitz, pp. 35-106. Wiley-Interscience, New York.
143. **Hilderbrand, G. V., Farley, S. D., Robbins, C. T., Hanley, T. A., Titus, K. & Servheen, C. 1996.** Use of stable isotopes to determine diets of living and extinct bears. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie*, 74: 2080-2088.
144. **Hillis, D. M., Moritz, G. & Mable, B. K. 1996.** *Molecular systematics*, 2nd edition. Sinauer Association Inc, Sunderland, Massachusetts.
145. **Hobson, K. A. & Schell, D. M. 1998.** Stable carbon and nitrogen isotope patterns in baleen from eastern Arctic bowhead whales (*Balaena mysticetus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55: 2601-2607.
146. **Hobson, K. A., Bowen, G. J., Wassenaar, L., Ferrand, Y. & Lormée, H. 2004.** Using stable hydrogen and oxygen isotope measurements of feathers to infer geographical origins of migrating European bird. *Oecologia*, 141: 477-488.
147. **Holt, R. & Boulinier, T. 2005.** Ecosystems and parasitism: The spatial dimension. Dans *Parasitism and ecosystems*, eds. F. Thomas, F. Renaud & J.-F. Guégan, pp. 68-84. Oxford University Press, Oxford.
148. **Holt, R. D. 1997.** Apparent competition and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, 12: 197-229.
149. **Holt, R. D., Grover, J. & Tilman, D. 1994.** Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. *American Naturalist*, 144: 741-771.
150. **Hoogstraal, H. 1953.** Ticks (Ixodoidea) of the Malagasy faunal region (excepting the Seychelles). Their origin and host-relationships; with descriptions of five new *Haemaphysalis* species. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 111 (2): 37-113.

151. **Hooker, S. & Innes, J. 1995.** Ranging behaviour of forest dwelling ship rats, *Rattus rattus*, and effects of poisoning with brodifacoum. *New Zealand Journal of Zoology*, 22: 291-304.
152. **Humair, P.-F., Turrian, N., Aeschlimann, A. & Gern, L. 1993.** *Ixodes ricinus* immatures on birds in a focus of Lyme borreliosis. *Folia Parasitologica*, 40: 237-242.
153. **Humbert, H. 1927.** La destruction d'une flore insulaire par le feu. Principaux aspects de la végétation à Madagascar. *Mémoires de l'Académie Malgache*, 5: 1-78.
154. **Humbert, H. 1949a.** La dégradation des sols à Madagascar. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar, série D, Sciences de la Terre*, 1: 33-52.
155. **Humbert, H. 1949b.** La dégradation des sols à Madagascar. *Bulletin Agricole du Congo Belge*, 40: 1141-1162.
156. **Humbert, H. 1955.** Les territoires phytogéographiques de Madagascar. Dans Colloques internationaux du C.N.R.S. LIX. Les divisions écologiques du monde. *Année biologique*, 3<sup>ème</sup> série, 31: 439-448.
157. **Humbert, H. 1965.** Description des types de végétation. Dans *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.
158. **Humbert, H. & Cours Darne. 1965.** 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. Imprimerie de la Mission Pondichéry.
159. **Hume, D. W. 2006.** Swidden agricultural and conservation in eastern Madagascar: Stakeholder perspectives and cultural belief systems. *Conservation and Society*, 4(2): 287-303.
160. **Hutchinson, G. E. 1957.** Concluding remarks. Cold Spring Harbor symposium. *Quantitative Biology*, 22: 415-427.
161. **ILO, 2001.** The common census by the ILO program of the Cornell University with FOFIFA and INSTAT. <http://www.ilo.cornell.edu/ilo/data.html>.
162. **Ims, R. A. & Fuglei, E. 2005.** Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change. *Biosciences*, 55: 311-322.



163. **Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C. & Bearhop, S. 2011.** Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80: 595-602.
164. **Jansa, S. A. & Carleton, M. D. 2003a.** *Brachyuromys*. Dans *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1370-1373. The University of Chicago Press, Chicago.
165. **Jansa, S. A. & Carleton, M. D. 2003b.** Systematics and phylogenetics of Madagascar's native rodents. Dans *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1257-1265. The University of Chicago Press, Chicago.
166. **Jenkins, P. D. 2003.** *Microgale*. Dans *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1273-1278. The University of Chicago Press, Chicago.
167. **Jones, C. J. & Kitron, U. D. 2000.** Populations of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) are modulated by drought at a Lyme disease focus in Illinois. *Journal of Medical Entomology*, 37: 408-415.
168. **Jones, H. P., Tershy, B. R., Zavaleta, E. S., Croll, D. A., Keitt, B. S. & Finkelstein, M. E. 2008.** Severity of the effects of invasive rats on seabirds: a global review. *Conservation Biology*, 22: 16-26.
169. **Johnson, D. H. 1980.** The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61: 65-71.
170. **Jones, Z. F., Bock, C. E. & Bock, J. H. 2003.** Rodent communities in a grazed and ungrazed Arizona grassland, and a model of habitat relationships among rodents in southwestern grass/shrublands. *American Midland Naturalist*, 149: 384-394.
171. **Kalko, E. K. V. & Handley, C. O. 1993.** Comparative studies of small mammal populations with transects of snap traps and pitfall arrays in southwest Virginia. *Virginia Journal of Sciences*, 44: 3-18.
172. **Kelly, J. F. 2000.** Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology*, 78: 1-27.
173. **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.

174. **Klompen, H. 2003.** Ixodida, ticks, *kongona*. Dans *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 588-593. The University Chicago Press, Chicago.
175. **Koch, P. L. 2007.** Isotopic study of the biology of modern and fossil vertebrates. Dans *Stable isotopes in ecology and environmental science*, 2nd edition, eds. R. Michener & K. Lajtha, pp. 99-154. Blackwell Publishing, Boston.
176. **Koechlin, J. 1993.** Grasslands of Madagascar. Dans *Natural grasslands: Eastern hemisphere and resume*, ed. R. T. Coupland, pp. 291-301, Elsevier, Amsterdam.
177. **Koechlin, J., Guillaumet, J.-L. & Morat, P. 1974.** *Flore et végétation de Madagascar*. J. Cramer, Vaduz.
178. **Kot, M., Lewis, M. A. & van den Driessche, P. 1996.** Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology*, 77(7): 2027-2042.
179. **Krasnov, B. R., Stanko, M. & Morand, S. 2007.** Host community structure and infestation by ixodid ticks: Repeatability, dilution effect and ecological specialization. *Oecologia*, 154: 185-194.
180. **Kull, C. A. 2012.** Air photo evidence of historical land cover change in the highlands: Wetlands and grasslands give way to crops and woodlots. *Madagascar Conservation and Development*, 7(3): 144-152.
181. **Kupfer, J. A., Malanson, G. P. & Franklin, S. B. 2006.** Not seeing the ocean from the islands: The mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global Ecology and Biogeography*, 15(1): 8-20.
182. **Kuris, A. M., Hechinger, R. F., Shaw, J. C., Whitney, K. L., Aguirre-Macedo, L., Boch, C. A., Dobson, A. P., Dunham, E. J., Fredensborg, B. L., Huspeni, T. C., Lorda, J., Mababa, L., Mancini, F. T., Mora, A. B., Pickering, M., Talhouk, N. L., Torchin, M. E. & Lafferty, K. D. 2008.** Ecosystem energetic implications of parasite and free-living biomass in three estuaries. *Nature*, 454: 515-518.
183. **Laakkonen, J., Goodman, S. M., Duchemin, J. B. & Duplantier, J. M. 2003.** Trypomastigotes and potential flea vectors of the endemic rodents and the introduced *Rattus rattus* in the rainforests of Madagascar. *Biodiversity and Conservation*, 12: 1775-1783.
184. **Lajtha, K. & Michener, R. H. 1994.** *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Blackwell Scientific, London.

185. **Langrand, O. & Goodman, S. M. 1997.** Inventaire des oiseaux et des micro-mammifères des zones sommitales de la Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra. *Akon'ny Ala*, 20: 39-54.
186. **Laplaine, L. 1950.** *Etude géologique des feuilles Moramanga Brickaville*. Travaux de Bureau Géologie n°14. Tananarive.
187. **Laurance, W. F. & Coan, M. E. 1987.** Microhabitat and demographic correlates of tick parasitism in a Northern Great Basin small mammal community. *American Midland Naturalist*, 118: 1-9.
188. **Layman, C. A., Albrey Arrington, D., Montaña, C. G. & Post, D. M. 2007.** Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, 88(1): 42-48.
189. **Lee, S. H., Schell, D. M., McDonald, T. L. & Richardson, W. J. 2005.** Regional and seasonal feeding by bowhead whales *Balaena mysticetus* as indicated by stable isotope ratios. *Marine Ecology-Progress Series*, 285: 271-287.
190. **Leendertz, F. H., Paulib, G., Maetz-Rensingd, K., Boardmane, W., Nunn, C., Ellerbrokb, H., Jensen, S. A., Junglenb, S. & Boesch, C. 2006.** Pathogens as drivers of population declines: The importance of systematic monitoring in great apes and other threatened mammals. *Biological Conservation*, 131: 325-337.
191. **Lehner, P. D. 1979.** *Handbook of ethological methods*. Garland STPM Press, New York.
192. **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.
193. **Lewis, A. E. 1966.** *Biostatistics*. Reinhold Publishing Corporation, New York.
194. **Lindsay, L. R., Barker, I. K., Surgeoner, G. A., McEwan, S. A., Gillespie, T. G. & Addison, E. M. 1998.** Survival and development of the different life stages of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) held within four habitats on Long Point, Ontario, Canada. *Journal of Medical Entomology*, 35: 189-199.
195. **Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S. & De Poorter, M. 2004.** 100 of the World's worst invasive alien species. A selection from the Global Invasive Species Database. The

Invasive Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN).

- 196. Lowry II, P. P., Schatz, G. E. & Phillipson, P. B. 1997.** The classification of natural and anthropogenic vegetation in Madagascar. Dans *Natural and human impact in Madagascar*, eds. S. M. Goodman & B. D. Patterson, pp. 93-123. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- 197. Lührs, M.-L., Dammhahn, M. & Kappeler, P. 2013.** Strength in numbers: males in a carnivore grow bigger when they associate and hunt cooperatively. *Behavioural Ecology*, 24: 21-28.
- 198. M'Closkey, R. T. 1975.** Habitat dimensions of white-footed mice, *Peromyscus leucopus*. *American Midland Naturalist*, 93: 158-167.
- 199. MacAleece, N., Gage, J. D. G., Lamshead, P. J. D. & Paterson, G. L. J. 1997.** BioDiversity Professional statistics analysis software. Scottish Association for Marine Science and the Natural History Museum, London. Disponible sur: <http://www.sams.ac.uk>
- 200. MacArthur, R. H. & Levins, R. 1967.** The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101: 377-385.
- 201. Mace, G. M. & Harvey, P. H. 1983.** Energetic constraints on home range size. *American Naturalist*, 121: 120-132.
- 202. Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F. A. 2000.** Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10: 689-710.
- 203. 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.
- 204. MacPhee, R. D. E., Burney, D. A. & Wells, N. A. 1985.** Early Holocene chronology and environment of Ampasambazimba, a Malagasy subfossil lemur site. *International Journal of Primatology*, 5: 463-489.
- 205. Magnanou, E., Fons, R., Feliu, C. & Morand, S. 2006.** Physiological responses of insular wild black rat (*Rattus rattus*) to natural infection by the digenean trematode *Fasciola hepatica*. *Parasitology Research*, 99: 97-101.

206. **Magurran, A. E. 1988.** *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton.
207. **Major, H. L., Jones, I. L., Charette, M. R. & Diamond, A. W. 2007.** Variations in the diet of introduced Norway rats (*Rattus norvegicus*) inferred using stable isotope analysis. *Journal of Zoology*, 271: 463-468.
208. **Maminirina, C. P. 2004.** Etude écologique et biogéographique des micro-mammifères forestiers (Rongeurs et Lipotyphles) dans les régions de basse et moyenne altitudes du Nord-est de Madagascar. Mémoires de Diplôme d'Etudes Approfondies, Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo.
209. **Maminirina, C. P., Goodman, S. M. & Raxworthy, C. J. 2008.** Les micro-mammifères (Mammalia, Rodentia, Afrosoricida et Soricomorpha) du massif du Tsaratanana et biogéographie des forêts de montagne de Madagascar. *Zoosystema*, 30: 695-721.
210. **Mandibiharison, A. J., Randrianja, R. Rasolomanana, E., Rakoto, H. & Andrianaivo, L. 2012.** Evolution minéralogique et géochimique du profil latéritique nickélique d'Ambatovy. *Madamines*, 4: 1-19.
211. **Margolis, L., Esche, W., Holmes, J. C., Kuris, A. M. & Schard, G. A. 1982.** The use of ecological terms in parasitology (report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists). *The Journal of Parasitology*, 68(1): 131-133.
212. **Marshall, J. D., Brooks, R. & Lajtha, K. 2007.** Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. Dans *Stable isotopes in ecology and environmental science*, eds. R. Michener & K. Lajtha, p. 22-60. Blackwell Publishing, Malden.
213. **Matsumoto, K. & Burney, D. A. 1994.** Late Holocene environments at Lake Mitsinjo, northwestern Madagascar. *Holocene*, 4: 16-24.
214. **May, R. M. & Anderson, R. M. 1979.** Population biology of infectious diseases: Part II. *Nature*, 280: 455-461.
215. **Mayeur, N. 1913.** Voyage au pays d'Ancove, autrement dit des Hovas ou Anboilamba dans l'intérieur des terres, Isle de Madagascar. *Bulletin de l'Académie Malgache*, 12(1): 139-176.
216. **McCabe, G. J. & Bunnell, J. E. 2004.** Precipitation and the occurrence of Lyme disease in the northeastern United States. *Vector-borne and Zoonotic Diseases*, 4: 143-148.

217. **McCafferty, D. J., Moncrieff, J. B. & Taylor, I. R. 2003.** Winter microclimate of field voles (*Microtus agrestis*) in SW Scotland. *Journal of Thermal Biology*, 28: 397-401.
218. **Medina, E., Martinelli, L. A., Barbosa, E. & Victoria, R. L. 1999.** Natural abundance of  $^{13}\text{C}$  in tropical grasses from the INPA, Instituto Nacional de pesquisas da Amazônia, herbarium. *Revista brasileira de Botânica*, 22 (1): 43-51.
219. **MEFT, USAID & CI. 2009.** Evolution de la couverture de forêts naturelles à Madagascar, 1990-2000-2005. Ministère de l'Environnement, Antananarivo.
220. **Menge, B. A. & Olson, A. M. 1990.** Role of scale and environmental factors in the regulation of community structure. *Trends in Ecology and Evolution*, 5: 52-57.
221. **Miljutin, A. & Lehtonen, J. T. 2008.** Probability of competition between introduced and native rodents in Madagascar: An estimation based on morphological traits. *Estonian Journal of Ecology*, 51 (2): 133-152.
222. **Miller, S. D., Russell, J. C. MacInnes, H. E. Abdelkrim, J. & Fewster, R. M. 2010.** Multiple paternity in wild populations of invasive *Rattus* species. *New Zealand Journal of Ecology*, 34: 360-363.
223. **Minagawa, M. & Wada, E. 1984.** Stepwise enrichment of  $\delta^{15}\text{N}$  along food-chains further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48: 1135-1140.
224. **Mitchell, S. C. 2005.** How useful is the concept of habitat? - a critique. *Oikos*, 110(3): 634-638.
225. **Mitchell, J. C., Erdle, S. Y. & Pagels, J. F. 1993.** Evaluation of capture techniques for amphibians, reptiles and small mammal communities in saturated forested wetlands. *Wetlands*, 13: 130-136.
226. **Moat, J. & Smith, P. 2007.** *Atlas de la végétation de Madagascar*. Royal Botanic Gardens, Kew.
227. **Mooney, H. A & Cleland, E. E. 2001.** The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98: 5446-5451.
228. **Moore, J. 2002.** *Parasites and the behavior of animals*. Oxford University Press, New York.
229. **Morand, S., Bordes, F., Chen, H.-W., Claude, J., Cosson, J.-F., Galan, M., Czirják, G. Á., Greenwood, A. D., Latinne, A., Michaux, J. & Ribas, A. 2015.** Global

parasite and *Rattus* rodent invasions: The consequences for rodent-borne diseases. *Integrative Zoology*, 10: 409-423.

**230. Morand, S., Krasnov, B. R., Poulin, R. & Degen, A. A. 2006.** *Micromammals and macroparasites: Who is who and how do they interact? Micromammals and Macroparasites: from evolutionary ecology to management.* Springer-Verlag Tokyo.

**231. Morris, D. W. 2003.** Toward an ecological synthesis: A case for habitat selection. *Oecologia*, 136: 1-13.

**232. Musser, G. G. & Carleton, M. D. 2005.** Superfamily Muroidea. Dans *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.

**233. Nakagawa, S. & Schielzeth, H. 2013.** A general and simple method for obtaining  $R^2$  from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4: 133-142.

**234. Needham, G. R. & Teel, P. D. 1991.** Off-host physiological ecology of ixodid ticks. *Annual Review of Entomology*, 36: 659-681.

**235. Nicholson, W. L., Sonenshine, D. E., Lane, R. S. & Uilenberg, G. 2009.** Ticks (Ixodidae). Dans *Medical and veterinary entomology*, 2nd edition, eds. G. R Mullen & L. A. Durden, pp. 493-542. Elsevier, Amsterdam.

**236. Norman, F. I. 1970.** Food preferences of an insular population of *Rattus rattus*. *Journal of Zoology London*, 162: 493-503.

**237. Nupp, T. E. & Swihart, R. K. 2000.** Landscape-level correlates of small mammal assemblages in forest of farmland. *Journal of Mammalogy*, 81: 512-526.

**238. Ogden, N. H., Bigras-Poulin, M., O'Callaghan, C. J., Barker, I. K., Lindsay, L. R., Maarouf, A., Smoyer-Tomic, K. E., Waltner-Toews, D. & Charron, D. 2005.** A dynamic population model to investigate the effects of climate on geographic range and seasonality of the tick *Ixodes scapularis*. *International Journal for Parasitology*, 35: 375-389.

**239. Ogden, N. H., Lindsay, L. R., Beauchamp, G., Charron, D., Maarouf, A., O'Callaghan, C. J., Waltner-Toews, D. & Barker, I. K. 2004.** Investigation of relationships between temperature and developmental rates of tick *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) in the laboratory and field. *Journal of Medical Entomology*, 41: 622-633.

**240. O'Leary, M. H., Madhavan, S. & Paneth, P. 1992.** Physical and chemical basis of carbon isotope fractionation in plants. *Plant, Cell and Environment*, 15: 1099-1104.

241. **Oliver Jr., J. H. 1989.** Biology and systematics of ticks (Acari: Ixodida). *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20: 397-420.
242. **Olson, L.E. & Goodman, S.M. 2003.** Phylogeny and biogeography of tenrecs. Dans *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1235-1241. The University of Chicago Press, Chicago.
243. **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.
244. **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.
245. **Ostfeld, R. S., Schaubert, E. M., Canham, C. D., Keesing, F., Jones, C. G. & Wolff, J. O. 2001.** Effects of acorn production and mouse abundance on abundance and *Borrelia burgdorferi* infection prevalence of nymphal *Ixodes scapularis* ticks. *Vector Borne and Zoonotic Diseases*, 1: 55-63.
246. **Ostfeld, R. S., Canham, C. D., Oggenfuss, K., Winchcombe, R. J. & Keesing, F. 2006.** Climate, deer, rodents, and acorns as determinants of variation in Lyme disease risk. *PLoS Biology*, DOI: 10.1371/journal.pbio.0040145.
247. **Parnell, A. C., Inger, R., Bearhop, S. & Jackson, A. L. 2010.** Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS ONE*, 5, DOI: 10.1371/journal.pone.0009672.
248. **Pedersen, A. B. & Grievies, T. 2008.** The interaction of parasites and resource cause crashes in a wild mouse population. *Journal of Animal Ecology*, 77: 370-377.
249. **Pereira, L. A. 1994.** Ecologia de mamíferos da Mata Atlântica: parasitismo de *Metacuterebra* spp. (Diptera Cuterebridae) em cinco espécies de pequenos mamíferos da Reserva Biológica de Poço das Antas (Mun. Silva Jardim, Rio de Janeiro). *Floresta e Ambiente*, 1: 86-90.
250. **Perrier de la Bâthie, H. 1921.** La végétation malgache. *Annales de l'Institut Botanico-géologique Colonial de Marseille*, 9 (3): 1-226.



251. **Perrier de la Bâthie, H. 1936.** *Biogéographie de plantes de Madagascar*. Société d'Édition Géographiques, Maritimes et Coloniales, Paris.
252. **Peterson, B. J. & Fry, B. 1987.** Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 293-320.
253. **Phillips, D. L. & Gregg, J. W. 2003.** Source partitioning using stable isotope: Coping with too many sources. *Oecologia*, 136: 261-808.
254. **Phillips, D. L., Newsome, S. D. & Gregg, J. W. 2005.** Combining sources in stable isotope mixing models: Alternative methods. *Oecologia*, 144: 520-527.
255. **Pianka, E. R. 1973.** The structure of lizards communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 53-74.
256. **Ponsard, S. & Arditi, R. 2000.** What can stable isotopes ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) tell about the food web of soil macro-invertebrates? *Ecology*, 81 (3): 852-864.
257. **Post, D. M. 2002.** Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83: 703-718.
258. **Poulin, R. & Morand, S. 2004.** *Parasite biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
259. **Poux, C., Madsen, O., Marquard, E., Vietites, D. R, De Jong, W. W. & Vences, M. 2005.** Asynchronous colonization of Madagascar by four endemic clades of primates, tenrecs, carnivores, and rodents as inferred from nuclear genes. *Systematic Biology*, 54: 719-730.
260. **Pryde, M., Dilks, P. & Fraser, I. 2005.** The home range of ship rats (*Rattus rattus*) in beech forest in the Eglinton Valley, Fiordland, New Zealand: A pilot study. *New Zealand Journal of Zoology*, 32: 139-142.
261. **Pulliam, H. R. & Dunning, J. B. 1994.** Demographic processes: Population dynamics on heterogeneous landscapes. Dans *Principles of conservation biology*, eds. G. K. Meffe & C. R. Carroll, pp. 179-205. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
262. **Putman, R. J. 1984.** Facts from faeces. *Mammal Review*, 14: 79-97.
263. **Rabinowitz, P. D., Coffin, M. F. & Falvey, D. 1983.** The separation of Madagascar and Africa. *Science*, 220: 67-69.
264. **Rafanomezana, S. 1998.** Dynamique de population et reproduction des rats dans différents biotopes de Madagascar. Dans *Rongeurs et Lutte Antimurine à Madagascar*, eds. W.

Zehrer & S. Rafanomezana, pp. 37-57. Projet DPV/GTZ "Promotion de la Protection Intégrée des Cultures et des Denrées Stockées à Madagascar". Antananarivo.

**265. Rahelinirina, S., Duplantier, J.-M., Ratovonjato, J., Ramilijaona, O., Ratsimba, M. & Rahalison, L. 2010a.** Study on the movement of *Rattus rattus* and evaluation of the plague dispersion in Madagascar. *Vector Borne Zoonotic Diseases*, 10: 77-84.

**266. Rahelinirina, S., Léon, A., Harstskeerl, R. a, Sertour, N., Ahmed, A., Raharimanana, C., Ferquel, E., Garnier, M., Chartier, L., Duplantier, J.-M., Rahalison, L. & Cornet, M. 2010b.** First isolation and direct evidence for the existence of large small-mammal reservoirs of *Leptospira* sp. in Madagascar. *PloS One*, 5, e14111.

**267. Rakotomanga, M. N. 2015.** Etude sur les ectoparasites: tiques (O. IXODIDA) et acariens (O. MESOSTIGMATA et O. TROMBIDIFORMES) et leur répartition spatiale sur le corps des micromammifères non-volants de la Réserve Spéciale d'Ambositantely, Madagascar. Mémoires de Diplôme d'Etudes Approfondies, Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo.

**268. Rakotondraparany, F. 2011.** Etude des microhabitats des petits mammifères Tenrecidés dans la forêt d'Anjozorobe: analyse structurale de leur diversité; évaluation de leur influence sur l'écologie et la conservation de *Microgale dobsoni* Thomas, 1884 (Afrosoricida; Tenrecidae; Oryzorictinae). Thèse de Doctorat, Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo.

**269. Rakotondraparany, F. & Medard, J. 2005.** Diversité et distribution des micromammifères dans le corridor Mantadia-Zahamena, Madagascar. Dans A rapid biological assessment of the Mantadia-Zahamena Corridor, Madagascar, eds. J. Schmid & L. E. Alonso. *RAP Bulletin of Biological Assessment*, 32: 87-97.

**270. 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.

**271. Rakotondravony, D., Goodman, S. M., Duplantier, J.-M. & Soarimalala, V. 1998.** Les petits mammifères. Dans 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.

272. **Rakotondrazafy, T. 1992.** Dynamique des environnements quaternaires de Madagascar par l'étude sédimentologiques, l'analyse palynologique et la diatomologie de quelques bassins lacustres. Thèse de Doctorat de 3ème Cycle, Service de Paléontologie, Université d'Antananarivo.
273. **Ramanamanjato, J.-B. & Ganzhorn, J. U. 2001.** Effects of forest fragmentation, introduced *Rattus rattus* and the role of exotic tree plantations and secondary vegetation for the conservation of an endemic rodent and a small lemur in littoral forests of southeastern Madagascar. *Animal Conservation*, 4: 175-183.
274. **Ramananjahary, 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.
275. **Randimby, F. 2001.** Les tiques (Ixodoidea) des micromammifères des forêts d'altitudes de Madagascar. Mémoire de Diplôme d'Etudes Approfondies, Faculté des Sciences, Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo.
276. **Randimby, F., Duplantier, J.-M., Rantovonjato, J., Goodman, S. M., Ramilijaona, O. & Duchemin, J.-B. 2001.** Analyse de la spécificité parasitaire des tiques. Intérêt de la situation de Madagascar et des échantillonnages approfondis. *Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar*, 67(1&2): 49-52.
277. **Randolph, S. E. & Storey, K. 1999.** Impact of microclimate on immature tick-rodent host interactions (Acari: Ixodidae): Implications for parasite transmission. *Journal of Medical Entomology*, 36: 741-748.
278. **Randriamaherijaona, S. 2011.** Etude des ectoparasites des micromammifères dans la forêt Maromizaha, Madagascar. Mémoires de Diplôme d'Etudes Approfondies, Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo.
279. **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.
280. **Rantoanina, M. 1962.** Prospection et géologie au 1/100 000e des feuilles Moramanga - Lakato (RS-47), Travaux du Bureau de Géologie, No 111. Service Géologique de Madagascar, Tananarive.

- 281. Rasamoelina, M. & Andriamalala, A. 1999.** *Manuel de lutte contre les rats*. Projet DPV/GTZ "Promotion de la Protection Intégrée des Cultures et des Denrées Stockées à Madagascar". Antananarivo.
- 282. Rasamoelina, G., Rasamoel, M., Rakotovao, J.-M. & Rafanomezana, S. 1998.** Résultats d'une évaluation des dégâts de rats sur le riz irrigué à Madagascar pendant la saison 1996-1997. Dans *Rongeurs et Lutte Antimurine à Madagascar*, eds. W. Zehrer & S. Rafanomezana, pp. 219-226. Promotion de la Protection Intégrée des Cultures et des Denrées Stockées à Madagascar, Projet DPV/GTZ, Antananarivo.
- 283. Rasolozaka, I. N. 1998.** Biologie et migration des rats dans les polycultures de la côte Est. Dans *Rongeurs et Lutte Antimurine à Madagascar*, eds. W. Zehrer & S. Rafanomezana, pp. 59-67. Promotion de la Protection Intégrée des Cultures et des Denrées Stockées à Madagascar, Projet DPV/GTZ, Antananarivo.
- 284. Ratovonjato, J., Duchemin, J.-B. & Chanteau, S. 2000.** Méthode optimisée d'élevage de pulicidés (*Xenopsylla cheopis* et *Synopsyllus fonquerniei*). *Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar*, 66: 75-77.
- 285. Ratsimanosika, L. 1998.** Biologie et migration des rats dans la riziculture de Manaratsandry/Marovoay. Dans *Rongeurs et Lutte Antimurine à Madagascar*, eds. W. Zehrer & S. Rafanomezana, pp. 69-90. Promotion de la Protection Intégrée des Cultures et des Denrées Stockées à Madagascar, Projet DPV/GTZ, Antananarivo.
- 286. Reed, A. W., Kaufman, G. A. & Kaufman, D. W. 2006.** Species richness-productivity relationship for small mammals along a desert-grassland continuum: Differential responses of functional groups. *Journal of Mammalogy*, 87: 777-783.
- 287. Ringler, D., Russell, J. C. & Le Corre, M. 2015.** Trophic roles of black rats and seabird impacts on tropical islands: Mesopredator release or hyperpredation? *Biological Conservation*, 185: 75-84.
- 288. Riofrio-Lazo, M. & Paez-Rosas, D. 2015.** Feeding habits of introduced black rats, *Rattus rattus*, in nesting colonies of Galapagos Petrel on San Cristóbal Island, Galapagos. PLoS ONE, 10, DOI: 10.1371/journal.pone.0127901.
- 289. Riquier, J. 1965.** Notice sommaire sur les sols de Madagascar. Dans *Notice de la carte de Madagascar, Carte internationale du tapis végétal et des conditions écologiques. 3 coupures à 1/1.000.000 de Madagascar*, eds. H. Humbert & G. Cours Darne, pp. 19-30.

Travaux de la section scientifique et technique de l'Institut Français de Pondichéry, hors série No 6.

- 290. Rodgers, S. E., Zolnik, C. P. & Mather, T. N. 2007.** Duration of exposure to suboptimal atmospheric moisture affects nymphal blacklegged tick survival. *Journal of Medical Entomology*, 44: 372-375.
- 291. Rodhain, F. & Perez, C. 1985.** *Précis d'entomologie médicale et vétérinaire*. Maloine, Paris.
- 292. Rodriguez, M. A. & Herrera, M. L. G. 2013.** Isotopic niche mirrors trophic niche in a vertebrate island invader. *Oecologia*, 171: 537-544.
- 293. Roemer, G. W., Donlan, J. C. & Courchamp, F. 2002.** Golden eagles, feral pigs, and insular carnivores: How exotic species turn native predators into prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99: 791-796.
- 294. Rosenberg, D. K., Noon, B. R. & Meslow, E. C. 1997.** Biological corridors: Form, function and efficacy. *Bioscience*, 47(10): 677-687.
- 295. Rounick, J. S. & Winterbourn, M. J. 1986.** Stable carbon isotopes and carbon flow in ecosystems. *BioScience*, 36: 171-177.
- 296. Rozsa, L., Reiczigel, J. & Majoros, G. 2000.** Quantifying parasites in samples hosts. *Journal of Parasitology*, 86 (2): 228-232.
- 297. Rubenstein, D. R. & Hobson, K. A. 2004.** From birds to butterflies: Animal movements patterns and stable isotopes. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 256-263.
- 298. Saboureau, M. 1962.** Note sur quelques températures relevées dans les réserves naturelles. *Bulletin de l'Académie Malgache*, nouvelle série, 40: 12-22.
- 299. Sanders, N. J., Gotelli, N. J., Heller, N. E. & Gordon, D. M. 2003.** Community disassembly by an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100: 2474-2477.
- 300. Saucy, F. 1988.** Dynamique de population, dispersion et organisation sociale de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman*). Thèse de Doctorat, Université de Neuchâtel.
- 301. Schauff, M. E. 2001.** *Collecting and preserving insects and mites: Techniques & tools*. Systematic Entomology Laboratory, USDA, Washington, D.C.

- 302. Schmid-Holmes, S. & Drickamer, L. 2001.** Impact on forest patch on small mammal communities: A multivariate approach. *Biological Conservation*, 99: 293-305.
- 303. Schulze, T. L., Jordan, R. A., Schulze, C. J. & Hung, R. W. 2006.** Precipitation and temperature as predictors of the local abundance of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) nymphs. *Journal of Medical Entomology*, 46: 1025-1029.
- 304. Scott, D. M., Brown, D., Mahood, S., Denton, B. & Silburn, A. & Rakotondraparany, F. 2006.** The impacts of forest clearance on lizard, small mammal and bird communities in the arid spiny forest, southern Madagascar. *Biological Conservation*, 127(1): 72-87.
- 305. Shaner, P. J., Bowers, M. & Macko, S. 2007.** Giving-up density and dietary shifts in the white-footed mouse, *Peromyscus leucopus*. *Ecology*, 88: 87-95.
- 306. Shi, G. R. 1993.** Multivariate data analysis in paleoecology and paleobiogeography. A review. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 105: 199-234.
- 307. Shiels, A. B., Flores, C. A., Khamsing, A., Krushelnycky, P. D., Mosher, S. M. & Drake, D. R. 2013.** Dietary niche differentiation among three species of invasive rodents (*Rattus rattus*, *R. exulans*, *Mus musculus*). *Biological Invasions*, 15: 1037-1048.
- 308. Simpson, E. H. 1949.** Measurement of diversity. *Nature*, 163: 688.
- 309. Siegel, S. & Castellan, N. J. 1988.** *Non parametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill, New York.
- 310. Smith, G. C., Gentry, J. B., Kaufman, D. W. & Smith, M. H. 1980.** Factors affecting distribution and removal rates of small mammals in a lowland swamp forest. *Acta Theriologica*, 25(5): 51-59.
- 311. 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.
- 312. Soarimalala, V. 2007.** Contribution à l'étude biogéographique de petits mammifères des hautes terres de Madagascar. Thèse de Doctorat, Département de Biologie Animale, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo.
- 313. Soarimalala, V. 2008.** Les petits mammifères non-volants des forêts sèches malgaches. *Malagasy Nature*, 1: 106-134.

314. **Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2003.** Food habits of Lipotyphla. Dans *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1203-1205. The University of Chicago Press, Chicago.
315. **Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2011.** *Les petits mammifères de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo.
316. **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. Dans *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: 197-229.
317. **Soarimalala, V. & Raheriarisena, M. 2010.** The non-volant and non-primate mammals of the Ambatovy-Analamay forest. *Malagasy Nature*, 3: 153-177.
318. **Soarimalala, V., Ramanana, L. T., Ralison, J. M. & Goodman, S. M. 2007.** Les petits mammifères non-vilants du « Couloir forestier d'Anjozorobe-Angavo ». Dans *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.
319. **Socolovschi, C., Doudier, B., Pages, F. & Parola, P. 2008.** Tiques et maladies transmises à l'Homme en Afrique. *Médecine Tropicale*, 68: 119-133.
320. **Soneshine, D. E., Nicholson, W. L. & Lane, R. S. 2002.** Ticks (Ixodida). Dans *Medical and veterinary entomology*, eds. G. Mullen & L. Durden, pp. 517-558. Academic Press, San Diego.
321. **Staddon, P. 2004.** Carbon isotopes in functional soil ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 19 (3): 148-154.
322. **Stachurski, F. 2000.** Invasion of West African cattle by the tick *Amblyomma variegatum*. *Medical and Veterinary Entomology*, 14(4): 391-399.
323. **Steele, K. W. & Daniel, R. M. 1978.** Fractionation of nitrogen isotopes by animals: A further complication to the use of variations in the natural abundance of <sup>15</sup>N for tracer studies. *Journal of Agricultural Science*, 90: 7-9.

324. **Stephenson, P. J. 1993.** The small mammal fauna of Réserve Spéciale d'Analamazaotra, Madagascar: The effects of human disturbance on endemic species diversity. *Biodiversity and Conservation*, 2: 603-615.
325. **Stephenson, P. J. 1994.** Small mammal species richness in a Madagascar rain forest. *African Journal of Ecology*, 32(3): 255-258.
326. **Stephenson, P. J. 1995.** Small mammal microhabitat use in lowland rain forest of north-east Madagascar. *Acta Theriologica*, 40 (4): 425-438.
327. **Stephenson, P. J. & Racey, P. A. 1994.** Seasonal variation in the resting metabolic rate and body temperature of streaked tenrecs, *Hemicentetes nigriceps* and *H. semispinosus* (Insectivora: Tenrecidae). *Journal of Zoology (London)*, 232: 285-294.
328. **Straka, H. 1993.** Beiträge zur Kenntnis der Vegetationsgeschichte von Madagaskar. *Dissertationes Botanicae*, 196: 439-449.
329. **Strecker, R. L., Marshall, Jr. J. T., Jackson, W. B., Barbehenn, K. R. & Johnson, D. H. 1962.** *Pacific Island rat ecology*. Bernice P. Bishop Museum Bulletin, Honolulu.
330. **Subak, S. 2003.** Effects of climate on variability in Lyme disease incidence in the northeastern United States. *American Journal of Epidemiology*, 157: 531-538.
331. **Sussman, R. W., Green, G. M. & Sussman, L. K. 1994.** Satellite imagery, human ecology, anthropology, and deforestation in Madagascar. *Human Ecology*, 22(3): 333-354.
332. **Swihart, R. K. & Slade, N. A. 1990.** Long-term dynamics of an early successional small mammal community. *American Midland Naturalist*, 123: 372-382.
333. **Taitt, M. J. & Krebs, C. J. 1985.** Population dynamics and cycles. Dans *Biology of New World Microtus*, ed. R. H. Tamarin. *Special Publication of the American Society of Mammalogists*, 8: 567-620.
334. **Taylor, K. D. 1978.** Range of movement and activity of common rats (*Rattus norvegicus*) on agricultural land. *Journal of Applied Ecology*, 15: 663-677.
335. **Tieszen, L. L., Boutton, T. W., Tesdahl, K. G. & Slade, N. A. 1983.** Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal-tissues - implications for delta-C-13 analysis of diet. *Oecologia*, 57: 32-37.
336. **Tilman, D. 1982.** *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, New Jersey.



337. **Tingel, C. C. D., McWilliam, A. N., Rafanomezana, S., Rakotondravelo, M. L. & Rakotondraos, H. 2003.** The fauna of savanna grasslands in the locust outbreak area in southwestern Madagascar. Dans *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 520-528. The University of Chicago Press, Chicago.
338. **Tollenaere, C., Brouat, C., Duplantier, J.-M., Rahalison, L., Rahelinirina, S., Pascal, M., Hélène Moné, Mouahid, G., Leirs, H. & Cosson, J. F. 2010.** Phylogeography of the introduced species *Rattus rattus* in the western Indian Ocean, with special emphasis on the colonization history of Madagascar. *Journal of Biogeography*, 37: 398-410.
339. **Torchin, M. E., Lafferty, K. D. & Kuris, A. M. 2002.** Parasites and marine invasions. *Parasitology*, 124: 137-151.
340. **Towns, D. R., Atkinson, I. A. E. & Daugherty, C. H. 2006.** Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? *Biological Invasions*, 8: 863-891.
341. **Uilenberg, G., Hoogstraal, H. & Klein, J.-M. 1979.** Les tiques (Ixodoidae) de Madagascar et leur rôle vecteur. *Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar*, Numéro spécial.
342. **van der Mescht, L., Matthee, S. & Matthee, C. A. 2015.** Comparative phylogeography between two generalist flea species reveal a complex interaction between parasite life history and host vicariance: parasite-host association matters. *BMC Evolutionary Biology*, 15: 1-15.
343. **van Kleunen, M., Dawson, W., Schlaepfer, D., Jeschke, J. M. & Fischer, M. 2010.** Are invaders different? A conceptual framework of comparative approaches for assessing determinants of invasiveness. *Ecology Letters*, 13: 947-958.
344. **Vander Zanden, M. J. & Rasmussen, J. B. 1999.** Primary consumer  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*, 80 (4): 1395-1404.
345. **Vanderklift, M. A. & Ponsard, S. 2003.** Sources of variation in consumer-diet  $\delta^{15}\text{N}$  enrichment: a meta-analysis. *Oecologia*, 136: 169-182.
346. **VanderWerf, E. A. 2001.** Rodent control decreases predation on artificial nests in O'ahu 'elepaio habitat. *Journal of Field Ornithology*, 72: 448-457.
347. **Vågen, T.-G., Walsh, M. G. & Shepherd, K. D. 2006.** Stable isotopes for characterization of trends in soil carbon following deforestation and land use change in the highland of Madagascar. *Geoderma*, 135: 133-139.

348. **Vail, S. G. & Smith, G. 2002.** Vertical movement and posture of blacklegged tick (Acari: Ixodidae) nymphs as a function of temperature and relative humidity in laboratory experiments. *Journal of Medical Entomology*, 39: 842-846.
349. **Violle, C., Nemergut, D. R., Pu, Z. & Jiang, L. 2011.** Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion. *Ecology Letters*, 14: 782-787.
350. **Vorontsova, M. S., Besnard, G., Forest, F., Malakasi, P., Moat, J., Clayton, W. D., Ficinski, P. Savva, G. M., Nanjarisoa, O. P., Razanatsoa, J., Randriatsara, F. O., Kimeu, J. M., Like, W. R. Q. & Kayombo, C. 2016.** Madagascar's grasses and grasslands: anthropogenic or natural? *Proceedings of the Royal Society B*, DOI: 10.1098/rspb.2015.2262.
351. **Walker, A. R., Bouattour, A., Camicas, J.-L., Estrada-Peña, A., Horak, I. G., Latif, A. A., Pegram, R. G. & Preston, P. M. 2003.** *Ticks of domestic animals in Africa: A guide to identification of species*. The University of Edinburgh, Edinburgh.
352. **Watts, C. H. S. & Aslin, H. J. 1981.** *The rodents of Australia*. Angus and Robertson, Sydney.
353. **Webster, M. S., Marra, P. P., Haig, S. M., Bensch, S. & Holmes, R. T. 2002.** Links between worlds: Unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 76-83.
354. **Whisson, D. A., Quinn, J. H. & Collins, K. C. 2007.** Home range and movements of roof rats (*Rattus rattus*) in an old-grown riparian forest, California. *Journal of Mammalogy*, 88: 589-594.
355. **White, F. 1983.** *The vegetation of Africa: A descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/ UNSO vegetation map of Africa*, No. 20. UNESCO, Paris.
356. **Wolff, J. O. 2007.** Social biology of rodents. *Integrative Zoology*, 2: 193-204.
357. **Wood, C. L., Byers, J., Cottingham, K. L., Altman, I., Donahue, M. J. & Blakeslee, M. H. 2007.** Parasites alter community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 9335-9339.
358. **Wright, P. C. 1999.** Lemur traits and Madagascar ecology: coping with an island environment. *Yearbook of Physical Anthropology*, 42: 31-32.
359. **Ylönen, H., Jacob, J., Davies, M. J. & Singleton, G. R. 2002.** Predation risk and habitat selection of Australian house mice *Mus domesticus* during an incipient plague: Desperate behaviour due to food depletion. *Oikos*, 99: 284-289.

- 360. Zhao, L. Y. & Schell, D. M. 2004.** Stable isotope ratios in harbor seal *Phoca vitulina* vibrissae: Effects of growth patterns on ecological records. *Marine Ecology-Progress Series*, 281: 267-273.
- 361. Zohdy, S., Kemp, A., Durden, L., Wright, P. C. & Jernvall, J. 2012.** Mapping the social network: tracking lice in a wild primate (*Microcebus rufus*) population to infer social contacts and vector potential. *BMC Ecology*, 12: 4.
- 362. Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A. & Smith, G. M. 2009.** *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York.

## ANNEXES

**Annexe 1.** Tableau récapitulatif des habitats fréquentés par les espèces de petits mammifères malgaches.

(Source : Soarimalala & Goodman, 2011). + : présence ; (+) : présence peu commune ; - : absence ; FHS : Forêt Humide

Sempervirente ; FTHS : Forêt de Transition entre forêts Humide et Sèche ; FSC : Forêt Sèche Caducifoliée ; BE : Bush Epineux ;

FTSBE : Forêt de Transition entre la forêt Sèche et le Bush Epineux ; FSM : Forêt Sclérophylle de Montagne ; ZH : Zone Humide ;

SA : Savane Anthropogénique ; CR : Champ de culture et Rizières ; V : Ville ; MB : Maison et Bâtiment.

| HABITAT                          | HABITAT NATUREL |      |     |    |       |     |    | HABITAT ANTHROPOGENIQUE |    |   |    |
|----------------------------------|-----------------|------|-----|----|-------|-----|----|-------------------------|----|---|----|
| Taxa                             | FHS             | FTHS | FSC | BE | FTSBE | FSM | ZH | SA                      | CR | V | MB |
| <b>Afrosoricida</b>              |                 |      |     |    |       |     |    |                         |    |   |    |
| <b>Tenrecinae</b>                |                 |      |     |    |       |     |    |                         |    |   |    |
| <i>Echinops telfairi</i>         | -               | -    | +   | +  | -     | -   | -  | +                       | -  | - | -  |
| <i>Hemicentetes nigriceps</i>    | +               | -    | -   | -  | -     | +   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Hemicentetes semispinosus</i> | +               | -    | -   | -  | -     | -   | -  | -                       | +  | + | -  |
| <i>Setifer setosus</i>           | +               | -    | +   | +  | -     | -   | -  | +                       | -  | - | -  |
| <i>Tenrec ecaudatus</i>          | +               | -    | +   | +  | -     | -   | -  | +                       | +  | - | -  |
| <b>Geogalinae</b>                |                 |      |     |    |       |     |    |                         |    |   |    |
| <i>Geogale aurita</i>            | -               | -    | +   | +  | -     | -   | -  | +                       | -  | - | -  |
| <b>Oryzorictinae</b>             |                 |      |     |    |       |     |    |                         |    |   |    |
| <i>Limnogale mergulus</i>        | -               | -    | -   | -  | -     | -   | +  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Microgale brevicaudata</i>    | +               | +    | +   | -  | -     | -   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Microgale cowani</i>          | +               | -    | -   | -  | -     | +   | -  | -                       | +  | - | -  |
| <i>Microgale dobsoni</i>         | +               | -    | -   | -  | -     | +   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Microgale drouhardi</i>       | +               | +    | -   | -  | -     | +   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Microgale dryas</i>           | +               | -    | -   | -  | -     | -   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Microgale fotsifotsy</i>      | +               | +    | -   | -  | -     | +   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Microgale gracilis</i>        | +               | -    | -   | -  | -     | +   | -  | -                       | -  | - | -  |

| HABITAT                           | HABITAT NATUREL |      |     |    |       |     |    | HABITAT ANTHROPOGENIQUE |    |   |    |
|-----------------------------------|-----------------|------|-----|----|-------|-----|----|-------------------------|----|---|----|
| Taxa                              | FHS             | FTHS | FSC | BE | FTSBE | FSM | ZH | SA                      | CR | V | MB |
| <i>Microgale grandidieri</i>      | -               | -    | +   | -  | -     | -   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Microgale gymnorhyncha</i>     | +               | -    | -   | -  | -     | +   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Microgale jenkissae</i>        | -               | -    | -   | -  | +     | -   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Microgale jobihely</i>         | +               | -    | -   | -  | -     | -   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Microgale longicaudata</i>     | +               | -    | -   | -  | -     | +   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Microgale majori</i>           | +               | +    | -   | -  | -     | +   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Microgale monticola</i>        | +               | -    | -   | -  | -     | -   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Microgale nasoloi</i>          | +               | +    | +   | -  | -     | -   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Microgale parvula</i>          | +               | +    | -   | -  | -     | -   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Microgale principula</i>       | +               | -    | -   | -  | -     | -   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Microgale proluxacaudata</i>   | +               | -    | -   | -  | -     | -   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Microgale pusilla</i>          | +               | -    | -   | -  | -     | -   | +  | -                       | +  | - | -  |
| <i>Microgale soricoides</i>       | +               | -    | -   | -  | -     | +   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Microgale taiva</i>            | +               | -    | -   | -  | -     | +   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Microgale talazaci</i>         | +               | -    | -   | -  | -     | -   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Microgale thomasi</i>          | +               | -    | -   | -  | -     | -   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Oryzomys hova</i>              | +               | -    | -   | -  | -     | +   | -  | -                       | +  | - | -  |
| <i>Oryzomys tetradactylus</i>     | -               | -    | -   | -  | -     | +   | +  | -                       | -  | - | -  |
| <b>Soricomorpha</b>               |                 |      |     |    |       |     |    |                         |    |   |    |
| <b>Soricinae</b>                  |                 |      |     |    |       |     |    |                         |    |   |    |
| <i>Suncus etruscus</i> *          | +               | -    | +   | +  | -     | -   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Suncus murinus</i> *           | +               | -    | -   | -  | -     | -   | -  | -                       | -  | - | +  |
| <b>Rodentia</b>                   |                 |      |     |    |       |     |    |                         |    |   |    |
| <b>Nesomyinae</b>                 |                 |      |     |    |       |     |    |                         |    |   |    |
| <i>Brachytarsomys albicauda</i>   | +               | -    | -   | -  | -     | -   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Brachytarsomys villosa</i>     | +               | -    | -   | -  | -     | -   | -  | -                       | -  | - | -  |
| <i>Brachyuromys betsileoensis</i> | +               | -    | -   | -  | -     | +   | -  | -                       | +  | - | -  |

| <b>HABITAT</b>                  | <b>HABITAT NATUREL</b> |             |            |           |              |            |           | <b>HABITAT ANTHROPOGENIQUE</b> |           |          |           |
|---------------------------------|------------------------|-------------|------------|-----------|--------------|------------|-----------|--------------------------------|-----------|----------|-----------|
| <b>Taxa</b>                     | <b>FHS</b>             | <b>FTHS</b> | <b>FSC</b> | <b>BE</b> | <b>FTSBE</b> | <b>FSM</b> | <b>ZH</b> | <b>SA</b>                      | <b>CR</b> | <b>V</b> | <b>MB</b> |
| <i>Brachyuromys ramirohitra</i> | +                      | -           | -          | -         | -            | -          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Eliurus antsingy</i>         | -                      | -           | +          | -         | -            | -          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Eliurus carletoni</i>        | -                      | -           | +          | -         | -            | -          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Eliurus danieli</i>          | -                      | +           | -          | -         | -            | -          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Eliurus ellermani</i>        | +                      | -           | -          | -         | -            | -          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Eliurus grandidieri</i>      | +                      | -           | -          | -         | -            | -          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Eliurus majori</i>           | +                      | -           | -          | -         | -            | +          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Eliurus minor</i>            | +                      | -           | -          | -         | -            | -          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Eliurus myoxinus</i>         | +                      | +           | +          | +         | -            | -          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Eliurus penicillatus</i>     | +                      | -           | -          | -         | -            | -          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Eliurus petteri</i>          | +                      | -           | -          | -         | -            | -          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Elirus tanala</i>            | +                      | +           | -          | -         | -            | +          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Eliurus webbi</i>            | +                      | -           | -          | -         | -            | -          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Gymnuromys roberti</i>       | +                      | -           | -          | -         | -            | -          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Hypogeomys antimena</i>      | -                      | -           | +          | -         | -            | -          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Macrotarsomys bastardi</i>   | -                      | -           | +          | +         | -            | -          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Macrotarsomys ingens</i>     | -                      | -           | +          | -         | -            | -          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Monticolomys koopmani</i>    | +                      | -           | -          | -         | -            | -          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Macrotarsomys petteri</i>    | -                      | -           | +          | -         | -            | -          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Nesomys audeberti</i>        | +                      | -           | -          | -         | -            | -          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Nesomys lambertoni</i>       | -                      | -           | +          | -         | -            | -          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Nesomys rufus</i>            | +                      | +           | -          | -         | -            | -          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Voalavo antsahabensis</i>    | +                      | -           | -          | -         | -            | -          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <i>Voalavo gymnocaudus</i>      | +                      | -           | -          | -         | -            | -          | -         | -                              | -         | -        | -         |
| <b>Muridae</b>                  |                        |             |            |           |              |            |           |                                |           |          |           |
| <b>Murinae</b>                  |                        |             |            |           |              |            |           |                                |           |          |           |
| <i>Mus musculus</i> *           | +                      | +           | +          | +         | -            | +          | -         | -                              | +         | +        | +         |

| <b>HABITAT</b>             | <b>HABITAT NATUREL</b> |             |            |           |              |            |           | <b>HABITAT ANTHROPOGENIQUE</b> |           |          |           |
|----------------------------|------------------------|-------------|------------|-----------|--------------|------------|-----------|--------------------------------|-----------|----------|-----------|
| <b>Taxa</b>                | <b>FHS</b>             | <b>FTHS</b> | <b>FSC</b> | <b>BE</b> | <b>FTSBE</b> | <b>FSM</b> | <b>ZH</b> | <b>SA</b>                      | <b>CR</b> | <b>V</b> | <b>MB</b> |
| <i>Rattus norvegicus</i> * | (+)                    | -           | -          | -         | -            | -          | -         | -                              | +         | +        | +         |
| <i>Rattus rattus</i> *     | +                      | -           | +          | +         | -            | -          | -         | -                              | +         | +        | +         |

**Annexe 2.** Données climatiques de la station météorologique de Moramanga de 1991 à 2000 (Source : Direction Générale de la Météorologie, Ampandrianomby, Antananarivo).

| <b>Mois</b>                      | <b>Janvier</b> | <b>Février</b> | <b>Mars</b> | <b>Avril</b> | <b>Mai</b> | <b>Juin</b> | <b>Juillet</b> | <b>Août</b> | <b>Septembre</b> | <b>Octobre</b> | <b>Novembre</b> | <b>Décembre</b> | <b>Total annuel</b> | <b>Moyenne annuelle</b> |
|----------------------------------|----------------|----------------|-------------|--------------|------------|-------------|----------------|-------------|------------------|----------------|-----------------|-----------------|---------------------|-------------------------|
| <b>Précipitation (mm)</b>        | 225,0          | 214,0          | 167,2       | 36,5         | 42,7       | 34,8        | 54,4           | 29,5        | 46,1             | 8,8            | 75,0            | 256,7           | 1143                | 95,2                    |
| <b>Nombre de jours de pluies</b> | 15             | 12             | 16          | 12           | 10         | 15          | 17             | 10          | 8                | 4              | 9               | 15              | 143                 | 12                      |
| <b>Température maximale (°C)</b> | 29,1           | 28,5           | 28,5        | 27,2         | 25,6       | 23,5        | 21,5           | 19,1        | 25,2             | 28,3           | 29,0            | 32,7            | 309,5               | 25,7                    |
| <b>Température minimale (°C)</b> | 17,1           | 16,6           | 16,3        | 14,6         | 13,2       | 10,8        | 8,9            | 9,6         | 11,6             | 11,5           | 14,0            | 13,7            | 158                 | 13,1                    |
| <b>Température moyenne (°C)</b>  | 23,1           | 22,6           | 22,4        | 20,9         | 19,4       | 17,1        | 15,2           | 14,3        | 18,4             | 19,9           | 21,5            | 18,7            | 234                 | 19,5                    |

**Annexe 3.** Détails sur les emplacements des lignes de pièges standards dans les sites de forêts naturelles à travers les différents types d'habitats.

| <b>Numéro des pièges</b> | <b>Antavibe</b>                      | <b>Avondrona</b>                  | <b>Lakato</b> | <b>Sahandambo</b>                 |
|--------------------------|--------------------------------------|-----------------------------------|---------------|-----------------------------------|
| 1-12                     | Versant                              | Versant                           | Versant       | Versant                           |
| 13 - 24                  | Vallée                               | Vallée (17-24)<br>Versant (13-16) | Crête         | Versant                           |
| 25 - 36                  | Vallée                               | Versant                           | Versant       | Crête (25-37),<br>Versant (28-36) |
| 37 - 48                  | Vallée (37-40)<br>Versant (41-48)    | Versant                           | Versant       | Versant                           |
| 49 - 60                  | Vallée (49-51)<br>Versant (52-60)    | Crête                             | Versant       | Crête (49-52)<br>Versant (53-60)  |
| 61 - 72                  | Crête                                | Versant (65-72)<br>Crête (61-64)  | Versant       | Versant                           |
| 73 - 84                  | Versant                              | Versant                           | Versant       | Versant                           |
| 85 - 96                  | Crête                                | Vallée (94-96)<br>Versant (85-93) | Versant       | Crête                             |
| 97 - 108                 | Crête                                | Versant                           | Vallée        | Versant                           |
| 109-120                  | Versant (115-120)<br>Crête (109-114) | Versant                           | Vallée        | Crête                             |



**Annexe 4.** Détails sur la répartition des lignes de pièges standards dans les sites villages à travers les différents types d’habitats.

| Numéro des<br>pièges | Ambalafary                                                                                                                                                                                                                              |                                                                                                                                                                                                                            | Antanambao                                                                                                                                                       | Antsahatsaka                                                               |                                                                            | Antsirinala                                                                                                                   | Maridaza                                                                                                                 |
|----------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                      | 05 au 09 octobre<br>2013                                                                                                                                                                                                                | 12 au 16 avril 2014                                                                                                                                                                                                        | 25 au 29 janvier<br>2015                                                                                                                                         | 24 au 28 août<br>2013                                                      | 25 au 29 janvier<br>2014                                                   | 13 au 17<br>septembre<br>2013                                                                                                 | 06 au 10 septembre<br>2014 ; 07 au 11<br>janvier 2015                                                                    |
| 1-12                 | Herbacées à proximité d’un champ de jeunes plants d’haricots (1-3).<br><i>Savoka</i> à <i>Lantana camara</i> , <i>Psiadia altissima</i> et <i>Eucalyptus</i> sp. (4-12).<br>Pièges situés à 3 à 10 m du berge de la rivière Sahatandra. | Herbacées et fougères de 1 m de hauteur environ (1-7).<br><i>Savoka</i> à <i>Lantana camara</i> , <i>Psiadia altissima</i> et <i>Eucalyptus</i> sp. (8-12).<br>Pièges situés à 3 à 10 m du berge de la rivière Sahatandra. | <i>Savoka</i> dominé par des fougères, <i>Lantana camara</i> et <i>Clidemia hirta</i> le long d'une plantation d' <i>Eucalyptus</i> de 4m de hauteur en moyenne. | Plantation de bambous de 2 à 4 m de hauteur. Sur un versant.               | Plantation de bambous de 2 à 4 m de hauteur. Sur un versant.               | Savane herbeuse avec des <i>Pinus</i> sp. épars.                                                                              | Savane le long d’un champ d’ananas, d’haricots et de taro. Dans une vallée.                                              |
| 13-24                | <i>Savoka</i> à <i>Lantana camara</i> de 3 m de hauteur en moyenne (13-21).                                                                                                                                                             | <i>Savoka</i> à <i>Psidium cattleyanum</i> de 2 m de hauteur environ avec des fruits mûrs et des <i>Clidemia hirta</i> de 1 m de hauteur environ (13-17).                                                                  | <i>Savoka</i> dominé par <i>Clidemia hirta</i> et des fougères de 1m de hauteur en moyenne le long d'un champ de manioc.                                         | Plantation d’ <i>Eucalyptus</i> sp. de 3 à 5 m de hauteur. Sur un versant. | Plantation d’ <i>Eucalyptus</i> sp. de 3 à 5 m de hauteur. Sur un versant. | Plantation de <i>Pinus</i> sp. et d’ <i>Eucalyptus</i> sp. de 2 à 6 m de hauteur. <i>Erica</i> sp. abondants. Sur un versant. | Plantation d’ <i>Eucalyptus</i> sp. et de <i>Pinus</i> sp. de 4 à 6 m de hauteur. Graminées abondantes. Dans une plaine. |

| Numéro des<br>pièges | Ambalafary                                                                                                                                                                                                                                 |                                                                                                                                                                                                                     | Antanambao                                                                                     | Antsahatsaka                                                                                                                                      |                                                                                                                                                                                                                                   | Antsirinala                                                                                                                          | Maridaza                                                                                                                                        |
|----------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                      | 05 au 09 octobre<br>2013                                                                                                                                                                                                                   | 12 au 16 avril 2014                                                                                                                                                                                                 | 25 au 29 janvier<br>2015                                                                       | 24 au 28 août<br>2013                                                                                                                             | 25 au 29 janvier<br>2014                                                                                                                                                                                                          | 13 au 17<br>septembre<br>2013                                                                                                        | 06 au 10 septembre<br>2014 ; 07 au 11<br>janvier 2015                                                                                           |
|                      | <i>Savoka</i> à <i>Psidium cattleianum</i> et <i>Clidemia hirta</i> (22-24).<br>Pièges situés entre 5 à 20 m du lit de la rivière Sahatandra.                                                                                              | <i>Savoka</i> à <i>Lantana camara</i> de 2 m de hauteur environ (18-24).<br>Pièges situés entre 5 à 20 m du lit de la rivière Sahatandra.                                                                           |                                                                                                |                                                                                                                                                   |                                                                                                                                                                                                                                   |                                                                                                                                      |                                                                                                                                                 |
| 25-36                | <i>Savoka</i> dense à herbacées et graminées de 1,5 m de hauteur environ avec des <i>Psidia altissima</i> , des <i>Clidemia hirta</i> et des cannes à sucre par endroit.<br>Pièges situés à environ 5 m du berge de la rivière Sahatandra. | <i>Savoka</i> dense à herbacées et graminées de 1,5 m de hauteur environ avec des <i>Psidia altissima</i> et des <i>Clidemia hirta</i> par endroit.<br>Pièges situés à environ 5 m le long de la rivière Sahatandra | Graminées et herbacées de 1,3 m de hauteur le long de rizières.                                | <i>Savoka</i> à buissons et arbustes de 1 à 3 m de hauteur. Début de la ligne situé dans une crête (25-35) et se termine dans un versant (32-36). | <i>Savoka</i> à buissons et arbustes de 1 à 3 m de hauteur le long d'une rizières sur brûlis à plants de riz en voie de former des graines. Début de la ligne situé dans une crête (25-35) et se termine dans un versant (32-36). | <i>Savoka</i> à <i>Lantana camara</i> et buissons de 2 m de hauteur en moyenne le long de rizières irriguées à plants de riz coupés. | Plantation de <i>Mimosa</i> sp. de 3 m de hauteur en général, avec des <i>Helichrysum</i> sp. épars. Dans une plaine.                           |
| 37-48                | <i>Savoka</i> à <i>Psiadia altissima</i> de 3 m de hauteur en moyenne et des <i>Clidemia hirta</i> et fougères de 1 m de hauteur environ. Dans une vallée.                                                                                 | <i>Savoka</i> à <i>Psiadia altissima</i> de 3 m de hauteur en moyenne et des <i>Clidemia hirta</i> et fougères de 1 m de hauteur environ. Dans une vallée.                                                          | <i>Tanety</i> dominé par des fougères et <i>Lantana camara</i> de 1,5 m de hauteur en moyenne. | Champ de manioc, banane, canne à sucre et de <i>Eriobotrya japonica</i> Dans une vallée.                                                          | Champ de manioc, banane, canne à sucre et de <i>Eriobotrya japonica</i> . Dans une vallée.                                                                                                                                        | Savane herbeuse avec des <i>Pinus</i> sp. et <i>Eucalyptus</i> sp. épars.                                                            | Plantation de <i>Mimosa</i> sp. de 2 m de hauteur en moyenne (37-44). Savane herbeuse avec des <i>Pinus</i> sp. épars (45-48). Dans une plaine. |

| Numéro des<br>pièges | Ambalafary                                                                                                                                                            |                                                                                                                                            | Antanambao                                                                       | Antsahatsaka                                                                                                                      |                                                                                                                                   | Antsirinala                                                                                | Maridaza                                                                                                                                                   |
|----------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                      | 05 au 09 octobre<br>2013                                                                                                                                              | 12 au 16 avril 2014                                                                                                                        | 25 au 29 janvier<br>2015                                                         | 24 au 28 août<br>2013                                                                                                             | 25 au 29 janvier<br>2014                                                                                                          | 13 au 17<br>septembre<br>2013                                                              | 06 au 10 septembre<br>2014 ; 07 au 11<br>janvier 2015                                                                                                      |
| 49-60                | <i>Savoka</i> à fougères de 1 m de hauteur environ, sur un ancien champ de maïs. Des <i>Psiadia altissima</i> de 2 m de hauteur environ par endroit. Dans une vallée. | <i>Savoka</i> à fougères de 1,5 m de hauteur environ. Des <i>Psiadia altissima</i> de 2 m de hauteur environ par endroit. Dans une vallée. | <i>Savoka</i> à <i>Lantana camara</i> et <i>Clidemia hirta</i> de 2 m de hauteur | <i>Savoka</i> à <i>Erica</i> sp., <i>Psiadia altissima</i> , <i>Helichrysum</i> sp. et <i>Eucalyptus</i> sp. Sur un versant.      | <i>Savoka</i> à <i>Erica</i> sp., <i>Psiadia altissima</i> , <i>Helichrysum</i> sp. et <i>Eucalyptus</i> sp. Sur un versant.      | <i>Savoka</i> à <i>Harungana</i> sp. le long de rizières irriguées à plants de riz coupés. | Plantation de <i>Pinus</i> sp. de 5 m de hauteur en moyenne (49-57).<br>Savane herbeuse avec des pieds de <i>Pinus</i> sp. épars (58-60). Dans une plaine. |
| 61-72                | <i>Savoka</i> à fougères de 1 à 1,5 m de hauteur.                                                                                                                     | <i>Savoka</i> à <i>Lantana camara</i> et fougères de 1,5 m à 2 m de hauteur environ.                                                       | <i>Savoka</i> à <i>Lantana camara</i> de 2 m de hauteur environ.                 | Rizière irriguée à plants de riz coupés.                                                                                          | Rizière irriguée à plants de riz en voie de fructification.                                                                       | Savane herbeuse avec des <i>Pinus</i> sp. et <i>Eucalyptus</i> sp. épars.                  | <i>Savoka</i> à buissons enchevêtrés de 2 m de hauteur en moyenne. Dans une vallée.                                                                        |
| 73-84                | <i>Savoka</i> à buissons de 1 m de hauteur environ sur un ancien champ de maïs. Sur un versant.                                                                       | <i>Savoka</i> à buissons de 1 à 1,5 m de hauteur sur un ancien champ de maïs. Sur un versant.                                              | Bananiers (3 m de hauteur) et songe (1 m de hauteur) le long de rizières.        | <i>Savoka</i> à <i>Helichrysum</i> sp. (73-77) et à <i>Lantana camara</i> (78-84) de 1 à 2 m de hauteur environ. Dans une vallée. | <i>Savoka</i> à <i>Helichrysum</i> sp. (73-77) et à <i>Lantana camara</i> (78-84) de 1 à 2 m de hauteur environ. Dans une vallée. | Savane herbeuse avec des <i>Pinus</i> sp. et <i>Eucalyptus</i> sp. épars.                  | <i>Savoka</i> à <i>Helichrysum</i> sp. et buissons enchevêtrés de 2 m de hauteur en moyenne. Sur un versant.                                               |

| Numéro des<br>pièges | Ambalafary                                                                                                                                                                                            |                                                                                                                                                                                                                                                                                           | Antanambao                                                                               | Antsahatsaka                                                                                                                                          |                                                                                                                                                                       | Antsirinala                                                                                                               | Maridaza                                                                                               |
|----------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                      | 05 au 09 octobre<br>2013                                                                                                                                                                              | 12 au 16 avril 2014                                                                                                                                                                                                                                                                       | 25 au 29 janvier<br>2015                                                                 | 24 au 28 août<br>2013                                                                                                                                 | 25 au 29 janvier<br>2014                                                                                                                                              | 13 au 17<br>septembre<br>2013                                                                                             | 06 au 10 septembre<br>2014 ; 07 au 11<br>janvier 2015                                                  |
| 85-96                | <i>Savoka</i> à <i>Psiadia altissima</i> le long d'une rizièrè sur brûlis (85-90). Sur une crête. Plantation d' <i>Eucalyptus</i> sp. de 1 à 7 m de hauteur le long d'une rizièrè sur brûlis (91-96). | <i>Savoka</i> à herbacées et fougères de 1 m de hauteur environ le long d'une rizièrè sur brûlis avec des graines mûrs (85-90). Sur une crête. Planatation d' <i>Eucalyptus</i> sp. de 1 à 7 m de hauteur le long d'une rizièrè sur brûlis avec des graines mûrs (91-96). Sur un versant. | <i>Savoka</i> à buissons de 2,5 m de hauteur le long d'une ancienne rizièrè.             | Rizières irriguées à plants de riz coupés. Pièges placés à 1 à 2 m directe des rizières, près d'un <i>Savoka</i> à <i>Lantana camara</i> et buissons. | Rizières irriguées à plants en voie de former des graines. Pièges placés à 1 à 2 m directe des rizières, près d'un <i>Savoka</i> à <i>Lantana camara</i> et buissons. | Plantation de citronnelle ( <i>Cymbopogon citratus</i> ) et buissons à <i>Erica</i> sp. sur un versant.                   | Savane herbeuse avec des des <i>Helicrysum</i> sp. et <i>Psiadia altissima</i> éparés. Sur un versant. |
|                      | Plants de riz sans graines. Sur un versant.                                                                                                                                                           |                                                                                                                                                                                                                                                                                           |                                                                                          |                                                                                                                                                       |                                                                                                                                                                       |                                                                                                                           |                                                                                                        |
| 97-108               | Plantation d' <i>Eucalyptus</i> de 1 à 3 m de hauteur environ. Sur un versant.                                                                                                                        | Plantation d' <i>Eucalyptus</i> de 1 à 3 m de hauteur environ. Sur un versant.                                                                                                                                                                                                            | <i>Savoka</i> à herbacées et <i>Harungana</i> sp. de 1 m de hauteur environ.             | Plantation de manioc, de bananiers et de brèdes.                                                                                                      | Plantation de maïs avec des épis.                                                                                                                                     | Plantation de citronnelle ( <i>Cymbopogon citratus</i> ) et de romarin ( <i>Rosmarinus officinalis</i> ). Sur un versant. | Rizièrè irriguée à plants de riz coupés, le long d'un ruisseau permanent.                              |
| 109-120              | <i>Savoka</i> à <i>Clidemia hirta</i> et fougères de 1,5 m de hauteur en moyenne formant des touffes denses continues. Des <i>Psiadia altissima</i> et des <i>Helichrysum</i>                         | <i>Savoka</i> à <i>Clidemia hirta</i> et fougères de 1,5 m de hauteur en moyenne formant des touffes denses continues. Des <i>Psiadia altissima</i> et des <i>Helichrysum</i> sp.                                                                                                         | <i>Savoka</i> à <i>Helichrysum</i> sp. et <i>Harungana</i> sp. de 2m de hauteur environ. | Rizièrè irriguée à plants de riz coupés. Le long d'un ruisseau permanent.                                                                             | Rizièrè irriguée à plants de riz en voie de former des graines. Le long d'un ruisseau permanent.                                                                      | Buisson à <i>Erica</i> sp. de 1 à 1,5 m de hauteur environ.                                                               | Rizièrè irriguée à plants de riz coupés.                                                               |

| Numéro des<br>pièges | Ambalafary                          |                                 | Antanambao               | Antsahatsaka          |                          | Antsirinala                   | Maridaza                                              |
|----------------------|-------------------------------------|---------------------------------|--------------------------|-----------------------|--------------------------|-------------------------------|-------------------------------------------------------|
|                      | 05 au 09 octobre<br>2013            | 12 au 16 avril 2014             | 25 au 29 janvier<br>2015 | 24 au 28 août<br>2013 | 25 au 29 janvier<br>2014 | 13 au 17<br>septembre<br>2013 | 06 au 10 septembre<br>2014 ; 07 au 11<br>janvier 2015 |
|                      | sp. par endroit. Sur<br>un versant. | par endroit. Sur un<br>versant. |                          |                       |                          |                               |                                                       |

**Annexe 5.** Détails sur la répartition des lignes de pièges standards dans les sites forêts naturelles-villages, à travers les différents types d’habitats. \* : Forêt Dense Humide Sempervirente de Moyenne Altitude.

| Numéro des pièges | Besakay                                                                                                                                                             |                                                                                                                              | Sahavarina                                                                 |                                                                         |
|-------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------|
|                   | 12 au 16 janvier 2014                                                                                                                                               | 21 au 25 août 2014                                                                                                           | 7 au 11 mars 2014                                                          | 17 au 21 juillet 2014                                                   |
| 1-12              | FDHS* de moyenne altitude dégradée, sur un versant.                                                                                                                 | FDHS* de moyenne altitude dégradée, sur un versant.                                                                          | Buisson à <i>Erica</i> sp. de 2 m de hauteur en moyenne. Sur une crête.    | Buisson à <i>Erica</i> sp. de 2 m de hauteur en moyenne. Sur une crête. |
| 13-24             | <i>Savoka</i> à <i>Clidemia hirta</i> et fougères de 1 m de hauteur en général, à proximité d’un champ de manioc.                                                   | <i>Savoka</i> à <i>Clidemia hirta</i> et fougères de 1 m de hauteur en général, à proximité d’un champ de manioc.            | Rizièrre à plants de riz en voie de former des graines, sol couvert d'eau. | Rizièrre à plants de riz coupes, sol boueux.                            |
| 25-36             | <i>Savoka</i> à <i>Lantana camara</i> et herbacées à proximité d’un champ de manioc. Sur un versant.                                                                | <i>Savoka</i> à herbacées, fougères de 1 m de hauteur environ et <i>Psiadia altissima</i> de 2 m de hauteur. Sur un versant. | Rizièrre à plants de riz en voie de fructification, sol couvert d'eau.     | Rizièrre à plants de riz coupés, sol boueux.                            |
| 37-48             | Plantation de manioc de 1 m de hauteur en moyenne, à la périphérie se trouve un <i>savoka</i> à <i>Psidia altissima</i> et <i>Clidemia hirta</i> . Dans un versant. | <i>Savoka</i> à herbacées (1 m de hauteur environ) et <i>Psiadia altissima</i> (2 m de hauteur environ). Dans un versant.    | Rizièrre à plants de riz en voie de former des graines, sol couvert d'eau. | Rizièrre à plants de riz coupes, sol boueux.                            |
| 49-60             | <i>Savoka</i> à <i>Lantana camara</i> et fougères de 2,5 m de hauteur en moyenne. Sur un versant.                                                                   | <i>Savoka</i> à <i>Lantana camara</i> et fougères de 2,5 m de hauteur en moyenne. Sur un versant.                            | Rizièrre à plants de riz en voie de former des graines, sol couvert d'eau. | Rizièrre à plants de riz coupes, sol boueux.                            |

| Numéro des pièges | Besakay                                                                                                                                                                                   |                                                                                                                                                                                           | Sahavarina                                                                |                                                        |
|-------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------|
|                   | 12 au 16 janvier 2014                                                                                                                                                                     | 21 au 25 août 2014                                                                                                                                                                        | 7 au 11 mars 2014                                                         | 17 au 21 juillet 2014                                  |
| 61-72             | <i>Savoka</i> à <i>Lantana camara</i> (2 m de hauteur en moyenne) et <i>Clidemia hirta</i> (de 1 m de hauteur en moyenne). Sur un versant.                                                | <i>Savoka</i> à <i>Lantana camara</i> (2,5 m de hauteur en moyenne) et <i>Clidemia hirta</i> (de 1,5 m de hauteur en moyenne). Sur un versant.                                            | FDHS* de moyenne altitude et dégradée. Sur un versant.                    | FDHS* de moyenne altitude et dégradée. Sur un versant. |
| 73-84             | Champ de manioc de 1,5 m de hauteur en moyenne entouré par un <i>savoka</i> à <i>Lantana camara</i> , <i>Psiadia altissima</i> et fougères de 1 à 2 m de hauteur environ. Sur un versant. | Champ de manioc de 1,5 m de hauteur en moyenne entouré par un <i>savoka</i> à <i>Lantana camara</i> , <i>Psiadia altissima</i> et fougères de 1 à 2 m de hauteur environ. Sur un versant. | Rizière à plants de riz en voie de former des graines, sol couvert d'eau. | Rizière à plants de riz coupés, sol boueux.            |
| 85-96             | FDHS* de moyenne altitude et dégradée, sur un versant.                                                                                                                                    | FDHS* de moyenne altitude et dégradée, sur un versant.                                                                                                                                    | Rizière à plants de riz en voie de former des graines, sol couvert d'eau. | Rizière à plants de riz coupés, sol boueux.            |
| 97-108            | FDHS* de moyenne altitude et perturbée, sur un versant.                                                                                                                                   | FDHS* de moyenne altitude et perturbée, sur un versant.                                                                                                                                   | Rizière à plants de riz en voie de fructification, sol couvert d'eau.     | Rizière à plants de riz coupés, sol boueux.            |
| 109-120           | <i>Savoka</i> à <i>Lantana camara</i> de 2 à 2,5 m de hauteur, des fougères et <i>Clidemia hirta</i> abondants. Dans une vallée.                                                          | <i>Savoka</i> à <i>Lantana camara</i> de 2 à 2,5 m de hauteur, des fougères et <i>Clidemia hirta</i> abondants. Dans une vallée.                                                          | FDHS* de moyenne altitude et dégradée. Sur un versant.                    | FDHS* de moyenne altitude et dégradée. Sur un versant. |

**Annexe 6.** Critères de détermination des classes d'âges basés sur les caractères des organes reproducteurs.

| Classe d'âge       | Paramètres observés          |                           |                    |                            |                                       |
|--------------------|------------------------------|---------------------------|--------------------|----------------------------|---------------------------------------|
|                    | Mâle                         |                           | Femelle            |                            |                                       |
|                    | Position des testicules*     | Maturité de l'épididyme** | Ouverture du vagin | Développement des mamelles | Embryons ou cicatrices placentaires** |
| <b>Adultes</b>     | Scrotale                     | Contourné                 | Perforée           | Larges ou lactées          | Présents                              |
| <b>Sub-adultes</b> | Scrotale                     | Non contourné             | Perforée           | Petits                     | Absents                               |
|                    | Entre scrotale et abdominale | Non contourné             |                    |                            |                                       |
| <b>Juveniles</b>   | Abdominale                   | Non contourné             | Perforée           | Petits ou absents          | Absents                               |

\* : principalement pour les rongeurs.

\*\* : observation faite pour les spécimens de référence collectés.



**Annexe 7.** Variation saisonnière de la richesse et de la composition spécifique dans les huit sites échantillonnées pendant la saison sèche (S) et la saison humide (H), \* : espèce introduite.

| TYPE DE SITE                            | FORET    |          |           |           |          |          | VILLAGE    |          |              |          |          |          | FORET-VILLAGE |          |            |          |
|-----------------------------------------|----------|----------|-----------|-----------|----------|----------|------------|----------|--------------|----------|----------|----------|---------------|----------|------------|----------|
| SITES                                   | Antavibe |          | Avondrona |           | Lakato   |          | Ambalafary |          | Antsahatsaka |          | Maridaza |          | Besakay       |          | Sahavarina |          |
| Période de capture                      | S        | H        | S         | H         | S        | H        | S          | H        | S            | H        | S        | H        | S             | H        | S          | H        |
| <b>Afrosoricida</b>                     |          |          |           |           |          |          |            |          |              |          |          |          |               |          |            |          |
| <i>Hemicentetes semispinosus</i>        | -        | -        | 1         | 1         | 1        | 1        | 1          | 1        | -            | 1        | -        | -        | 1             | -        | -          | -        |
| <i>Microgale cowani</i>                 | -        | -        | 1         | 1         | -        | -        | -          | -        | -            | -        | -        | -        | -             | 1        | -          | 1        |
| <i>Microgale dobsoni</i>                | -        | -        | -         | 1         | 1        | 1        | -          | -        | -            | -        | -        | -        | 1             | -        | -          | -        |
| <i>Microgale drouhardi</i>              | -        | -        | 1         | 1         | -        | -        | -          | -        | -            | -        | -        | -        | -             | -        | -          | -        |
| <i>Microgale gymnorhyncha</i>           | -        | -        | -         | -         | -        | -        | -          | -        | -            | -        | -        | -        | 1             | -        | -          | -        |
| <i>Microgale majori</i>                 | -        | -        | -         | 1         | 1        | 1        | 1          | 1        | 1            | -        | -        | -        | 1             | -        | -          | -        |
| <i>Microgale parvula</i>                | -        | -        | -         | -         | 1        | -        | -          | -        | -            | -        | -        | -        | -             | -        | -          | -        |
| <i>Microgale pusilla</i>                | -        | -        | -         | 1         | -        | -        | -          | 1        | 1            | 1        | -        | -        | 1             | 1        | -          | 1        |
| <i>Microgale talazaci</i>               | -        | -        | 1         | 1         | -        | 1        | -          | -        | -            | -        | -        | -        | -             | -        | -          | -        |
| <i>Microgale thomasi</i>                | -        | -        | -         | 1         | -        | -        | -          | -        | -            | -        | -        | -        | 1             | -        | -          | -        |
| <i>Oryzorictes hova</i>                 | -        | 1        | -         | 1         | 1        | -        | -          | -        | -            | 1        | -        | -        | -             | 1        | 1          | 1        |
| <i>Setifer setosus</i>                  | 1        | 1        | -         | 1         | -        | 1        | -          | -        | -            | 1        | -        | -        | 1             | -        | -          | -        |
| <i>Tenrec ecaudatus</i>                 | -        | -        | -         | -         | -        | 1        | -          | -        | -            | -        | -        | 1        | -             | -        | -          | -        |
| <b>Nombre d'espèces d'Afrosoricida</b>  | <b>1</b> | <b>2</b> | <b>4</b>  | <b>10</b> | <b>5</b> | <b>6</b> | <b>2</b>   | <b>3</b> | <b>2</b>     | <b>4</b> | <b>0</b> | <b>1</b> | <b>7</b>      | <b>3</b> | <b>1</b>   | <b>3</b> |
| <b>Soricomorpha</b>                     |          |          |           |           |          |          |            |          |              |          |          |          |               |          |            |          |
| <i>Suncus etruscus</i> *                | -        | -        | -         | -         | -        | -        | -          | -        | -            | 1        | -        | 1        | -             | -        | -          | -        |
| <i>Suncus murinus</i> *                 | -        | 1        | -         | 1         | 1        | 1        | 1          | 1        | 1            | 1        | 1        | -        | 1             | 1        | 1          | 1        |
| <b>Nombre d'espèces de Soricomorpha</b> | <b>0</b> | <b>1</b> | <b>0</b>  | <b>1</b>  | <b>1</b> | <b>1</b> | <b>1</b>   | <b>1</b> | <b>1</b>     | <b>2</b> | <b>1</b> | <b>1</b> | <b>1</b>      | <b>1</b> | <b>1</b>   | <b>1</b> |
| <b>Nesomyidae</b>                       |          |          |           |           |          |          |            |          |              |          |          |          |               |          |            |          |
| <i>Brachyuromys betsileoensis</i>       | -        | -        | -         | -         | -        | -        | -          | -        | -            | -        | -        | -        | -             | -        | -          | -        |
| <i>Eliurus tanala</i>                   | -        | -        | 1         | -         | 1        | 1        | -          | -        | -            | -        | -        | -        | 1             | 1        | 1          | -        |
| <i>Eliurus majori</i>                   | -        | -        | 1         | -         | -        | -        | -          | -        | -            | -        | -        | -        | 1             | -        | -          | -        |
| <i>Eliurus minor</i>                    | 1        | -        | -         | -         | 1        | 1        | -          | -        | -            | -        | -        | -        | -             | -        | -          | -        |
| <i>Eliurus webbi</i>                    | 1        | 1        | -         | -         | -        | -        | -          | -        | -            | -        | -        | -        | -             | 1        | -          | -        |
| <i>Gymnuromys roberti</i>               | -        | -        | -         | -         | 1        | -        | -          | -        | -            | -        | -        | -        | -             | -        | -          | -        |
| <i>Nesomys rufus</i>                    | -        | -        | -         | -         | 1        | 1        | -          | -        | -            | -        | -        | -        | -             | -        | -          | -        |

| TYPE DE SITE                            | FORET    |   |           |    |        |    | VILLAGE    |   |              |   |          |   | FORET-VILLAGE |   |            |   |
|-----------------------------------------|----------|---|-----------|----|--------|----|------------|---|--------------|---|----------|---|---------------|---|------------|---|
| SITES                                   | Antavibe |   | Avondrona |    | Lakato |    | Ambalafary |   | Antsahatsaka |   | Maridaza |   | Besakay       |   | Sahavarina |   |
| Période de capture                      | S        | H | S         | H  | S      | H  | S          | H | S            | H | S        | H | S             | H | S          | H |
| Nombre d'espèces de Rodentia endémiques | 2        | 1 | 2         | 0  | 4      | 3  | 0          | 0 | 0            | 0 | 0        | 0 | 1             | 2 | 1          | 0 |
| <i>Mus musculus</i> *                   | -        | - | -         | -  | -      | -  | 1          | - | 1            | 1 | 1        | 1 | 1             | 1 |            | 1 |
| <i>Rattus norvegicus</i> *              | -        | - | -         | -  | 1      | -  | 1          | - | 1            | 1 | 1        | 1 | 1             |   |            | 1 |
| <i>Rattus rattus</i> *                  | 1        | 1 | 1         | 1  | 1      | 1  | 1          | 1 | 1            | 1 | 1        | 1 | 1             | 1 | 1          | 1 |
| Nombre d'espèces de Rodentia introduits | 1        | 1 | 1         | 1  | 2      | 1  | 3          | 1 | 3            | 3 | 3        | 3 | 3             | 2 | 1          | 3 |
| Nombre total d'espèces                  | 4        | 5 | 7         | 12 | 12     | 11 | 6          | 5 | 6            | 9 | 4        | 5 | 12            | 8 | 4          | 7 |

**Annexe 8.** Résumé des captures par les trous-pièges dans les 11 sites visités.

| TYPE DE SITE                      | FORET           |                 |                 |                  |                  |                 |                 | VILLAGE         |                 |                 |                  |                 |                  |                  | FORET-VILLAGE   |                  |                 |                  |                 |                  |
|-----------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|-----------------|------------------|------------------|-----------------|------------------|-----------------|------------------|-----------------|------------------|
| Période de capture                | Antavibe        |                 | Avondrona       |                  | Lakato           |                 | Sahandambo      | Antanambao      | Ambalafary      |                 | Antsahatsaka     |                 | Antsirinala      | Maridaza         |                 | Besakay          |                 |                  | Sahavarina      |                  |
|                                   | 26-30 sep. 2014 | 12-16 fév. 2015 | 21-25 fév. 2014 | 02-06 août. 2014 | 01-05 août. 2013 | 21-25 mar. 2014 | 14-18 déc. 2014 | 25-29 jan. 2015 | 05-09 oct. 2013 | 12-16 avr. 2014 | 25-29 août. 2013 | 25-29 jan. 2014 | 13-17 sept. 2013 | 06-10 sept. 2014 | 07-11 jan. 2015 | 05-09 juil. 2013 | 12-16 jan. 2014 | 21-25 août. 2014 | 07-11 mar. 2014 | 17-21 juil. 2014 |
| Nombre de nuits-trous-pièges      | 165             | 165             | 165             | 165              | 198              | 165             | 165             | 165             | 165             | 165             | 198              | 165             | 165              | 165              | 165             | 165              | 153             | 165              | 165             | 165              |
| Afrosoricida                      |                 |                 |                 |                  |                  |                 |                 |                 |                 |                 |                  |                 |                  |                  |                 |                  |                 |                  |                 |                  |
| Hemicentetes semispinosus         | -               | -               | 3               | 4                | 1                | 1               | 4               | -               | 3               | 9               | -                | 1               | -                | -                | -               | -                | 4               | -                | -               | -                |
| Microgale cowani                  | -               | -               | 1               | 3                | -                | -               | 6               | -               | -               | -               | -                | -               | -                | -                | -               | 1                | -               | 2                | -               | -                |
| Microgale dobsoni                 | -               | -               | -               | -                | 9                | 3               | -               | -               | -               | -               | -                | -               | -                | -                | -               | -                | 7               | -                | -               | -                |
| Microgale drouhardi               | -               | -               | 4               | 3                | -                | -               | -               | -               | -               | -               | -                | -               | -                | -                | -               | -                | -               | -                | -               | -                |
| Microgale gymnorhyncha            | -               | -               | -               | -                | -                | -               | -               | -               | -               | -               | -                | -               | -                | -                | -               | -                | 2               | -                | -               | -                |
| Microgale majori                  | -               | -               | 3               | -                | 1                | 3               | 3               | 1               | 2               | 1               | 2                | -               | -                | -                | -               | -                | 1               | -                | -               | -                |
| Microgale parvula                 | -               | -               | -               | -                | 1                | -               | -               | -               | -               | -               | -                | -               | -                | -                | -               | -                | -               | -                | -               | -                |
| Microgale pusilla                 | -               | -               | 1               | -                | -                | -               | -               | 3               | -               | 1               | 1                | 3               | -                | -                | -               | -                | 3               | 1                | 2               |                  |
| Microgale talazaci                | -               | -               | 9               | 10               | -                | 6               | -               | -               | -               | -               | -                | -               | -                | -                | -               | 3                | -               | -                | -               | -                |
| Microgale thomasi                 | -               | -               | 1               | 2                | -                | -               | 1               | -               | -               | -               | -                | -               | -                | -                | -               | -                | 1               | -                | -               | -                |
| Oryzorictes hova                  | -               | 1               | 1               | -                | 3                | -               | 2               | -               | -               | -               | -                | 1               | -                | -                | -               | -                | -               | 1                | 1               | 1                |
| Setifer setosus                   | 5               | 4               | 1               | -                | -                | 1               | -               | -               | -               | -               | -                | 1               | -                | -                | -               | -                | 2               | -                | -               | -                |
| Tenrec ecaudatus                  | -               | -               | -               | -                | -                | 1               | -               | -               | -               | -               | -                | -               | -                | -                | -               | -                | -               | -                | -               | -                |
| Nombre d'individus d'Afrosoricida | 5               | 5               | 24              | 22               | 15               | 15              | 16              | 4               | 5               | 11              | 3                | 6               | 0                | 0                | 0               | 4                | 20              | 4                | 3               | 1                |
| Abondance relative d'Afrosoricida | 3,03            | 3,03            | 14,55           | 13,33            | 7,58             | 9,09            | 9,69            | 2,42            | 3,03            | 6,67            | 1,52             | 3,64            | 0                | 0                | 0               | 2,42             | 13,07           | 2,42             | 1,82            | 0,61             |
|                                   |                 |                 |                 |                  |                  |                 |                 |                 |                 |                 |                  |                 |                  |                  |                 |                  |                 |                  |                 |                  |

| TYPE DE SITE                                           | FORET           |                 |                 |                  |                  |                 |                 | VILLAGE         |                 |                 |                  |                 |                  |                  | FORET-VILLAGE   |                  |                 |                  |                 |                  |
|--------------------------------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|-----------------|------------------|------------------|-----------------|------------------|-----------------|------------------|-----------------|------------------|
| Période de capture                                     | Antavibe        |                 | Avondrona       |                  | Lakato           |                 | Sahandambo      | Antanambao      | Ambalafary      |                 | Antsahatsaka     |                 | Antsirinala      | Maridaza         |                 | Besakay          |                 |                  | Sahavarina      |                  |
|                                                        | 26-30 sep. 2014 | 12-16 fév. 2015 | 21-25 fév. 2014 | 02-06 août. 2014 | 01-05 août. 2013 | 21-25 mar. 2014 | 14-18 déc. 2014 | 25-29 jan. 2015 | 05-09 oct. 2013 | 12-16 avr. 2014 | 25-29 août. 2013 | 25-29 jan. 2014 | 13-17 sept. 2013 | 06-10 sept. 2014 | 07-11 jan. 2015 | 05-09 juil. 2013 | 12-16 jan. 2014 | 21-25 août. 2014 | 07-11 mar. 2014 | 17-21 juil. 2014 |
| Soricomorpha                                           |                 |                 |                 |                  |                  |                 |                 |                 |                 |                 |                  |                 |                  |                  |                 |                  |                 |                  |                 |                  |
| <i>Suncus etruscus</i> *                               | -               | -               | -               | -                | -                | -               | -               | 2               | -               | -               | -                | 2               | 2                | -                | 10              | -                | -               | -                | -               | -                |
| <i>Suncus murinus</i> *                                |                 | 3               | 1               | -                | 1                | 5               | 1               | 6               |                 | 1               | -                | -               | -                | 3                | -               | -                | 1               | 1                | 3               | 1                |
| Nombre d'individus de Soricomorpha                     | 0               | 3               | 1               | 0                | 1                | 5               | 1               | 8               | 0               | 1               | 0                | 2               | 2                | 3                | 10              | 0                | 1               | 1                | 3               | 1                |
| Abondance relative de Soricomorpha                     | 0               | 1,82            | 0,61            | 0                | 0,51             | 3,03            | 0,61            | 4,85            | 0               | 0,61            | 0                | 1,21            | 1,01             | 1,82             | 6,06            | 0                | 0,65            | 0,61             | 1,82            | 0,61             |
| Rodentia                                               |                 |                 |                 |                  |                  |                 |                 |                 |                 |                 |                  |                 |                  |                  |                 |                  |                 |                  |                 |                  |
| Nesomyidae                                             |                 |                 |                 |                  |                  |                 |                 |                 |                 |                 |                  |                 |                  |                  |                 |                  |                 |                  |                 |                  |
| <i>Eliurus minor</i>                                   | -               | -               | -               | -                | -                | 2               | -               | -               | -               | -               | -                | -               | -                | -                | -               | -                | -               | -                | -               | -                |
| Muridae                                                |                 |                 |                 |                  |                  |                 |                 |                 |                 |                 |                  |                 |                  |                  |                 |                  |                 |                  |                 |                  |
| <i>Mus musculus</i> *                                  | -               | -               | -               | -                | -                | 1               | -               | 2               | -               | 1               | -                | -               | -                | -                | 1               |                  | 3               | 1                | -               | -                |
| <i>Rattus rattus</i> *                                 | -               | -               | -               | -                | -                | -               | -               | 1               | -               | -               | -                | -               | -                | -                | -               | -                | -               | -                | -               | -                |
| Nombre d'individus de Rodentia                         | 0               | 0               | 0               | 0                | 0                | 3               | 0               | 3               | 0               | 1               | 0                | 0               | 0                | 0                | 1               | 0                | 3               | 1                | 0               | 0                |
| Abondance relative de Rodentia                         | 0               | 0               | 0               | 0                | 0                | 1,82            | 0               | 1,82            | 0               | 0,61            | 0                | 0               | 0                | 0                | 0,61            | 0                | 1,96            | 0,61             | 0               | 0                |
| Nombre total de petits mammifères endémiques           | 5               | 5               | 24              | 22               | 15               | 17              | 16              | 4               | 5               | 11              | 3                | 6               | 0                | 0                | 0               | 4                | 20              | 4                | 3               | 1                |
| Abondance relative de petits mammifères endémiques (%) | 3,03            | 3,03            | 14,55           | 13,33            | 7,58             | 10,30           | 9,69            | 2,42            | 3,03            | 6,67            | 1,52             | 3,64            | 0                | 0                | 0               | 2,42             | 13,07           | 2,42             | 1,82            | 0,61             |

| TYPE DE SITE                                           | FORET           |                 |                 |                  |                  |                 |                 | VILLAGE         |                 |                 |                  |                 |                  |                  | FORET-VILLAGE   |                  |                 |                  |                 |                  |
|--------------------------------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|-----------------|------------------|------------------|-----------------|------------------|-----------------|------------------|-----------------|------------------|
| Période de capture                                     | Antavibe        |                 | Avondrona       |                  | Lakato           |                 | Sahandambo      | Antanambao      | Ambalafary      |                 | Antsahatsaka     |                 | Antsirinala      | Maridaza         |                 | Besakay          |                 |                  | Sahavarina      |                  |
|                                                        | 26-30 sep. 2014 | 12-16 fév. 2015 | 21-25 fév. 2014 | 02-06 août. 2014 | 01-05 août. 2013 | 21-25 mar. 2014 | 14-18 déc. 2014 | 25-29 jan. 2015 | 05-09 oct. 2013 | 12-16 avr. 2014 | 25-29 août. 2013 | 25-29 jan. 2014 | 13-17 sept. 2013 | 06-10 sept. 2014 | 07-11 jan. 2015 | 05-09 juil. 2013 | 12-16 jan. 2014 | 21-25 août. 2014 | 07-11 mar. 2014 | 17-21 juil. 2014 |
| Nombre total de petits mammifères introduits           | 0               | 3               | 1               | 0                | 1                | 6               | 1               | 10              | 0               | 2               | 0                | 2               | 2                | 3                | 11              | 0                | 4               | 2                | 3               | 1                |
| Abondance relative de petits mammifères introduits (%) | 0               | 1,82            | 0,61            | 0                | 0,51             | 3,64            | 0,61            | 6,06            | 0               | 1,21            | 0                | 1,21            | 1,01             | 1,82             | 6,67            | 0                | 2,61            | 1,21             | 1,82            | 0,61             |
| Nombre total de petits mammifères                      | 5               | 8               | 25              | 22               | 16               | 23              | 17              | 15              | 5               | 13              | 3                | 8               | 2                | 3                | 11              | 4                | 24              | 6                | 6               | 2                |
| Abondance relative de petits mammifères (%)            | 3,03            | 4,85            | 15,15           | 13,33            | 8,08             | 13,94           | 10,30           | 9,09            | 3,03            | 7,88            | 1,52             | 4,85            | 1,01             | 1,82             | 6,67            | 2,42             | 15,69           | 3,64             | 3,64            | 1,21             |

**Annexe 9.** Résumé des captures par les pièges standards dans les 11 sites visités. \* : espèce introduite.

| TYPE DE SITE                       | FORET           |                 |                 |                  |                  |                 |                 | VILLAGE         |                 |                 |                  |                 |                 |                 |                 | FORET-VILLAGE |                 |                  |                |                 |     |
|------------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|---------------|-----------------|------------------|----------------|-----------------|-----|
| Période de capture                 | Antavibe        |                 | Avondrona       |                  | Lakato           |                 | Sahandambo      | Ambalafary      |                 | Antanambao      | Antsahatsaka     |                 | Antsirinala     | Maridaza        |                 | Besakay       |                 |                  | Sahavarina     |                 |     |
|                                    | 26-30 sep. 2014 | 12-16 fév. 2015 | 21-25 fév. 2014 | 02-06 août. 2014 | 01-05 août. 2013 | 21-25 mar. 2014 | 14-18 déc. 2014 | 05-09 oct. 2013 | 12-16 avr. 2014 | 25-29 jan. 2015 | 25-29 août. 2013 | 25-29 jan. 2014 | 13-17 sep. 2013 | 06-10 sep. 2014 | 07-11 jan. 2015 | 5-9 jul. 2013 | 12-16 jan. 2014 | 21-25 août. 2014 | 07-11 mar 2014 | 14-21 jul. 2014 |     |
| Nombre de nuits-pièges             | 600             | 600             | 595             | 600              | 720              | 600             | 600             | 600             | 600             | 600             | 703              | 600             | 600             | 600             | 600             | 532           | 550             | 594              | 596            | 590             | 583 |
| Taxon                              |                 |                 |                 |                  |                  |                 |                 |                 |                 |                 |                  |                 |                 |                 |                 |               |                 |                  |                |                 |     |
| Afrosoricida                       |                 |                 |                 |                  |                  |                 |                 |                 |                 |                 |                  |                 |                 |                 |                 |               |                 |                  |                |                 |     |
| Hemicentetes semispinosus          | -               | -               | -               | -                | -                | 1               | -               | -               | -               | -               | -                | -               | -               | -               | -               | -             | -               | -                | -              | -               |     |
| Microgale cowani                   | -               | -               | -               | -                | -                | -               | -               | -               | -               | -               | -                | -               | -               | -               | -               | -             | -               | -                | 1              |                 |     |
| Microgale dobsoni                  | -               | -               | -               | -                | -                | -               | -               | -               | -               | -               | -                | -               | -               | -               | -               | -             | -               | -                | -              | -               |     |
| Microgale talazaci                 | -               | -               | 4               | -                | -                | 3               |                 | -               | -               | -               | -                | -               | -               | -               | -               | -             | -               | -                | -              | -               |     |
| Tenrec ecaudatus                   | -               | -               | -               | -                | -                | -               | 2               | -               | -               | -               | -                | -               | -               | -               | 1               | -             | -               | -                | -              | -               |     |
| Nombre d'individus d'Afrosoricida  | 0               | 0               | 4               | 0                | 0                | 4               | 5               | 0               | 0               | 0               | 0                | 0               | 0               | 0               | 1               | 0             | 0               | 0                | 1              | 0               |     |
| Abondance relative d'Afrosoricida  | 0               | 0               | 0,67            | 0                | 0                | 0,67            | 0,83            | 0               | 0               | 0               | 0                | 0               | 0               | 0               | 0,19            | 0             | 0               | 0                | 0,17           | 0               |     |
| Soricomorpha                       |                 |                 |                 |                  |                  |                 |                 |                 |                 |                 |                  |                 |                 |                 |                 |               |                 |                  |                |                 |     |
| Suncus murinus*                    | -               | 1               | -               | -                | 1                | -               | -               | 3               | 1               | 2               | 5                | 6               | 1               | -               | -               | -             | 2               | -                | -              | -               |     |
| Nombre d'individus de Soricomorpha | 0               | 1               | 0               | 0                | 1                | 0               | 0               | 3               | 1               | 2               | 5                | 6               | 1               | 0               | 0               | 0             | 2               | 0                | 0              | 0               |     |

| TYPE DE SITE                       | FORET           |                 |                 |                  |                  |                 |                 | VILLAGE         |                 |                 |                  |                 |                 |                 |                 | FORET-VILLAGE |                 |                  |                |                 |
|------------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|---------------|-----------------|------------------|----------------|-----------------|
| Période de capture                 | Antavibe        |                 | Avondrona       |                  | Lakato           |                 | Sahandambo      | Ambalafary      |                 | Antanambao      | Antsahatsaka     |                 | Antsirinala     | Maridaza        |                 | Besakay       |                 |                  | Sahavarina     |                 |
|                                    | 26-30 sep. 2014 | 12-16 fév. 2015 | 21-25 fév. 2014 | 02-06 août. 2014 | 01-05 août. 2013 | 21-25 mar. 2014 | 14-18 déc. 2014 | 05-09 oct. 2013 | 12-16 avr. 2014 | 25-29 jan. 2015 | 25-29 août. 2013 | 25-29 jan. 2014 | 13-17 sep. 2013 | 06-10 sep. 2014 | 07-11 jan. 2015 | 5-9 jul. 2013 | 12-16 jan. 2014 | 21-25 août. 2014 | 07-11 mar 2014 | 14-21 jul. 2014 |
| Nombre de nuits-pièges             | 600             | 600             | 595             | 600              | 720              | 600             | 600             | 600             | 600             | 600             | 703              | 600             | 600             | 600             | 532             | 550           | 594             | 596              | 590            | 583             |
| Abondance relative de Soricomorpha | 0               | 0,17            | 0               | 0                | 0,14             | 0               | 0               | 0,50            | 0,17            | 0,33            | 0,71             | 1,00            | 0,14            | 0               | 0               | 0             | 0,34            | 0                | 0              | 0               |
| <b>Rodentia</b>                    |                 |                 |                 |                  |                  |                 |                 |                 |                 |                 |                  |                 |                 |                 |                 |               |                 |                  |                |                 |
| <b>Nesomyidae</b>                  |                 |                 |                 |                  |                  |                 |                 |                 |                 |                 |                  |                 |                 |                 |                 |               |                 |                  |                |                 |
| <i>Brachyuromys bestileoensis</i>  | -               | -               | -               | -                | -                | -               | -               | -               | -               | -               | -                | -               | 1               | -               | -               | -             | -               | -                | -              | -               |
| <i>Eliurus minor</i>               | 1               | -               | -               | -                | 1                | -               | -               | -               | -               | -               | -                | -               | -               | -               | -               | -             | -               | -                | -              | -               |
| <i>Eliurus tanala</i>              | -               | -               | -               | 3                | 11               | 1               | 1               | -               | -               | -               | -                | -               | -               | -               | -               | 4             | 1               | 2                | -              | 4               |
| <i>Eliurus majori</i>              | -               | -               | -               | 1                | -                | -               | -               | -               | -               | -               | -                | -               | -               | -               | -               | -             | -               | 3                | -              | -               |
| <i>Eliurus webbi</i>               | 1               | 1               | -               | -                | -                | -               | -               | -               | -               | -               | -                | -               | -               | -               | -               | -             | -               | 1                | -              | -               |
| <i>Gymnuromys roberti</i>          | -               | -               | -               | -                | 1                | -               | -               | -               | -               | -               | -                | -               | -               | -               | -               | 1             | -               | -                | -              | -               |
| <i>Nesomys rufus</i>               | -               | -               | -               | -                | 2                | 2               | 1               | -               | -               | -               | -                | -               | -               | -               | -               | 1             | -               | -                | -              | -               |
| <b>Muridae</b>                     |                 |                 |                 |                  |                  |                 |                 |                 |                 |                 |                  |                 |                 |                 |                 |               |                 |                  |                |                 |
| <i>Mus musculus*</i>               | -               | -               | -               | -                | -                | -               | -               | 3               |                 | 10              | 20               | 7               | 17              | 8               | 1               |               | 6               | 1                | 2              |                 |
| <i>Rattus norvegicus*</i>          | -               | -               | -               | -                | 1                | -               | -               | 2               |                 | 1               | 7                | 4               | 1               | 6               | 3               | -             | 1               | -                | 2              | -               |
| <i>Rattus rattus*</i>              | 60              | 15              | 11              | 70               | 130              | 28              | 47              | 172             | 74              | 80              | 165              | 56              | 38              | 91              | 51              | 229           | 83              | 145              | 27             | 116             |
| Nombre d'individus de Rodentia     | 62              | 16              | 11              | 74               | 146              | 31              | 49              | 177             | 74              | 91              | 192              | 67              | 57              | 105             | 55              | 235           | 91              | 152              | 31             | 120             |

| TYPE DE SITE                                           | FORET           |                 |                 |                  |                  |                 |                 | VILLAGE         |                 |                 |                  |                 |                 |                 |                 | FORET-VILLAGE |                 |                  |                |                 |
|--------------------------------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|---------------|-----------------|------------------|----------------|-----------------|
| Période de capture                                     | Antavibe        |                 | Avondrona       |                  | Lakato           |                 | Sahandambo      | Ambalafary      |                 | Antanambao      | Antsahatsaka     |                 | Antsirinala     | Maridaza        |                 | Besakay       |                 |                  | Sahavarina     |                 |
|                                                        | 26-30 sep. 2014 | 12-16 fév. 2015 | 21-25 fév. 2014 | 02-06 août. 2014 | 01-05 août. 2013 | 21-25 mar. 2014 | 14-18 déc. 2014 | 05-09 oct. 2013 | 12-16 avr. 2014 | 25-29 jan. 2015 | 25-29 août. 2013 | 25-29 jan. 2014 | 13-17 sep. 2013 | 06-10 sep. 2014 | 07-11 jan. 2015 | 5-9 jul. 2013 | 12-16 jan. 2014 | 21-25 août. 2014 | 07-11 mar 2014 | 14-21 jul. 2014 |
| Nombre de nuits-pièges                                 | 600             | 600             | 595             | 600              | 720              | 600             | 600             | 600             | 600             | 600             | 703              | 600             | 600             | 600             | 532             | 550           | 594             | 596              | 590            | 583             |
| Abondance relative de Rodentia                         | 10,33           | 2,67            | 1,85            | 12,33            | 20,28            | 5,17            | 8,17            | 29,50           | 12,33           | 15,17           | 27,31            | 11,17           | 7,92            | 17,50           | 10,34           | 42,73         | 15,32           | 25,50            | 5,25           | 20,58           |
| Nombre total de petits mammifères endémiques           | 2               | 1               | 4               | 4                | 15               | 7               | 7               | 0               | 0               | 0               | 0                | 0               | 1               | 0               | 1               | 6             | 1               | 6                | 1              | 4               |
| Abondance relative de petits mammifères endémiques (%) | 0,33            | 0,17            | 0,67            | 0,67             | 2,08             | 1,17            | 1,17            | 0               | 0               | 0               | 0                | 0               | 0,14            | 0               | 0,19            | 1,09          | 0,17            | 1,01             | 0,17           | 0,69            |
| Nombre total de petits mammifères introduits           | 60              | 16              | 11              | 70               | 132              | 28              | 47              | 180             | 75              | 93              | 197              | 73              | 57              | 105             | 55              | 229           | 92              | 146              | 31             | 116             |
| Abondance relative de petits mammifères introduits (%) | 10,00           | 2,67            | 1,85            | 11,67            | 18,33            | 4,67            | 7,83            | 30,00           | 12,50           | 15,50           | 28,02            | 12,17           | 7,92            | 17,50           | 10,34           | 41,64         | 15,49           | 24,50            | 5,25           | 19,90           |
| Nombre total de petits mammifères                      | 62              | 17              | 15              | 74               | 147              | 35              | 54              | 180             | 75              | 93              | 197              | 73              | 58              | 105             | 56              | 235           | 93              | 152              | 32             | 120             |



| TYPE DE SITE                                | FORET           |                 |                 |                  |                  |                 |                 | VILLAGE         |                 |                 |                  |                 |                 |                 |                 | FORET-VILLAGE |                 |                  |                |                 |
|---------------------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|---------------|-----------------|------------------|----------------|-----------------|
| Période de capture                          | Antavibe        |                 | Avondrona       |                  | Lakato           |                 | Sahandambo      | Ambalafary      |                 | Antanambao      | Antsahatsaka     |                 | Antsirinala     | Maridaza        |                 | Besakay       |                 |                  | Sahavarina     |                 |
|                                             | 26-30 sep. 2014 | 12-16 fév. 2015 | 21-25 fév. 2014 | 02-06 août. 2014 | 01-05 août. 2013 | 21-25 mar. 2014 | 14-18 déc. 2014 | 05-09 oct. 2013 | 12-16 avr. 2014 | 25-29 jan. 2015 | 25-29 août. 2013 | 25-29 jan. 2014 | 13-17 sep. 2013 | 06-10 sep. 2014 | 07-11 jan. 2015 | 5-9 jul. 2013 | 12-16 jan. 2014 | 21-25 août. 2014 | 07-11 mar 2014 | 14-21 jul. 2014 |
| Nombre de nuits-pièges                      | 600             | 600             | 595             | 600              | 720              | 600             | 600             | 600             | 600             | 600             | 703              | 600             | 600             | 600             | 532             | 550           | 594             | 596              | 590            | 583             |
| Abondance relative de petits mammifères (%) | 10,33           | 2,83            | 2,52            | 12,33            | 20,42            | 5,83            | 9,00            | 30,00           | 12,50           | 15,50           | 28,02            | 12,17           | 8,06            | 17,50           | 10,53           | 42,73         | 15,66           | 25,50            | 5,42           | 20,58           |

**Annexe 10.** Classe d'âge des individus de toutes les espèces recensées

**Annexe 10.1.** Répartition du nombre des individus des espèces recensées par classe d'âge dans la forêt d'Antavibe. \* : espèce introduite.

| Taxon                                | Saison sèche |            |           | Saison humide |            |          |
|--------------------------------------|--------------|------------|-----------|---------------|------------|----------|
|                                      | Juvénile     | Sub-adulte | Adulte    | Juvénile      | Sub-adulte | Adulte   |
| <b>Afrosoricida</b>                  |              |            |           |               |            |          |
| <i>Oryzorictes hova</i>              | -            | -          | -         | -             | -          | 1        |
| <i>Setifer setosus</i>               | -            | 5          | -         | -             | -          | 4        |
| <b>Total des Afrosoricida</b>        | <b>0</b>     | <b>5</b>   | <b>0</b>  | <b>0</b>      | <b>0</b>   | <b>5</b> |
| <b>Soricomorpha</b>                  |              |            |           |               |            |          |
| <i>Suncus murinus</i> *              | -            | -          | -         | 1             | -          | 3        |
| <b>Total des Soricomorpha</b>        | <b>0</b>     | <b>0</b>   | <b>0</b>  | <b>1</b>      | <b>0</b>   | <b>3</b> |
| <b>Rodentia</b>                      |              |            |           |               |            |          |
| <i>Eliurus webbi</i>                 | 1            | -          | -         | 1             | -          | -        |
| <i>Eliurus minor</i>                 | -            | -          | 1         | -             | -          | -        |
| <i>Rattus rattus</i> *               | -            | 26         | 26        | 4             | 4          | 7        |
| <b>Total des Rodentia endémiques</b> | <b>1</b>     | <b>0</b>   | <b>0</b>  | <b>1</b>      | <b>0</b>   | <b>0</b> |
| <b>Total des Rodentia introduits</b> | <b>0</b>     | <b>26</b>  | <b>26</b> | <b>4</b>      | <b>4</b>   | <b>7</b> |

**Annexe 10.2.** Répartition du nombre des individus des espèces recensées par classe d'âge dans la forêt d'Avondrona. \* : espèce introduite.

| Taxon                                | Saison sèche |            |           | Saison humide |            |           |
|--------------------------------------|--------------|------------|-----------|---------------|------------|-----------|
|                                      | Juvénile     | Sub-adulte | Adulte    | Juvénile      | Sub-adulte | Adulte    |
| <b>Afrosoricida</b>                  |              |            |           |               |            |           |
| <i>Hemicentetes semispinosus</i>     | -            | -          | 4         | -             | -          | 4         |
| <i>Microgale cowani</i>              | -            | 1          | -         | 1             | -          | 1         |
| <i>Microgale drouhardi</i>           | 1            | -          | 2         | 4             | -          | 3         |
| <i>Microgale majori</i>              | -            | -          | -         | 1             | -          | -         |
| <i>Microgale pusilla</i>             | -            | -          | -         | 1             | -          | -         |
| <i>Microgale talazaci</i>            | -            | 3          | 7         | 4             | 7          | 8         |
| <i>Microgale thomasi</i>             | -            | -          | -         | -             | -          | 1         |
| <i>Oryzorictes hova</i>              | -            | -          | -         | -             | -          | 1         |
| <i>Setifer setosus</i>               | -            | -          | -         | -             | 1          | -         |
| <b>Total des Afrosoricida</b>        | <b>1</b>     | <b>4</b>   | <b>13</b> | <b>11</b>     | <b>8</b>   | <b>18</b> |
| <b>Soricomorpha</b>                  |              |            |           |               |            |           |
| <i>Suncus murinus</i> *              | -            | -          | -         | -             | -          | 1         |
| <b>Total des Soricomorpha</b>        | <b>0</b>     | <b>0</b>   | <b>0</b>  | <b>0</b>      | <b>0</b>   | <b>1</b>  |
| <b>Rodentia</b>                      |              |            |           |               |            |           |
| <i>Eliurus majori</i>                | 1            | -          | -         | -             | -          | -         |
| <i>Eliurus tanala</i>                | 1            | 1          | 1         | -             | -          | -         |
| <i>Rattus rattus</i> *               | 27           | 30         | 12        | 2             | 3          | 6         |
| <b>Total des Rodentia endémiques</b> | <b>2</b>     | <b>1</b>   | <b>1</b>  | <b>0</b>      | <b>0</b>   | <b>0</b>  |
| <b>Total des Rodentia introduits</b> | <b>27</b>    | <b>3-</b>  | <b>12</b> | <b>2</b>      | <b>3</b>   | <b>6</b>  |

**Annexe 10.3.** Répartition du nombre des individus des espèces recensées par classe d'âge dans la forêt de Lakato. \* : espèce introduite.

| Taxon                                | Saison sèche |            |          | Saison humide |            |           |
|--------------------------------------|--------------|------------|----------|---------------|------------|-----------|
|                                      | Juvénile     | Sub-adulte | Adulte   | Juvénile      | Sub-adulte | Adulte    |
| <b>Afrosoricida</b>                  |              |            |          |               |            |           |
| <i>Hemicentetes semispinosus</i>     | -            | -          | 1        | 1             | -          | 1         |
| <i>Microgale dobsoni</i>             | 5            | 1          | 1        | 3             | -          | 1         |
| <i>Microgale majori</i>              | 1            | -          | -        | 2             | -          | 1         |
| <i>Microgale parvula</i>             | 1            | -          | -        | -             | -          | -         |
| <i>Microgale talazaci</i>            | -            | -          | -        | 2             | 3          | 3         |
| <i>Oryzorictes hova</i>              | -            | -          | 2        | -             | -          | -         |
| <i>Setifer setosus</i>               | -            | -          | -        | -             | 2          | -         |
| <i>Tenrec ecaudatus</i>              | -            | -          | -        | 1             | -          | -         |
| <b>Total des Afrosoricida</b>        | <b>7</b>     | <b>1</b>   | <b>4</b> | <b>9</b>      | <b>5</b>   | <b>6</b>  |
| <i>Soricomorpha</i>                  |              |            |          |               |            |           |
| <i>Suncus murinus</i> *              | 2            | -          | -        | 3             | -          | 2         |
| <b>Total des Soricomorpha</b>        | <b>2</b>     | <b>0</b>   | <b>0</b> | <b>3</b>      | <b>0</b>   | <b>2</b>  |
| <b>Rodentia</b>                      |              |            |          |               |            |           |
| <i>Eliurus minor</i>                 | -            | -          | 1        | 2             | -          | -         |
| <i>Eliurus tanala</i>                | 1            | 5          | -        | 1             | -          | -         |
| <i>Gymnuromys roberti</i>            | 1            | -          | -        | -             | -          | -         |
| <i>Nesomys rufus</i>                 | -            | -          | 2        | 1             | 1          | -         |
| <i>Mus musculus</i> *                | -            | -          | -        | -             | -          | 1         |
| <i>Rattus norvegicus</i> *           | -            | 1          | -        | -             | -          | -         |
| <i>Rattus rattus</i> *               | 14           | 34         | 5        | 9             | 6          | 13        |
| <b>Total des Rodentia endémiques</b> | <b>2</b>     | <b>5</b>   | <b>3</b> | <b>4</b>      | <b>1</b>   | <b>0</b>  |
| <b>Total des Rodentia introduits</b> | <b>14</b>    | <b>35</b>  | <b>5</b> | <b>9</b>      | <b>6</b>   | <b>14</b> |

**Annexe 10.4.** Répartition du nombre des individus des espèces recensées par classe d'âge dans la forêt de Sahandambo uniquement pendant la saison humide. \* : espèce introduite.

| <b>Taxon</b>                         | <b>Juvénile</b> | <b>Sub-adulte</b> | <b>Adulte</b> |
|--------------------------------------|-----------------|-------------------|---------------|
| <b>Afrosoricida</b>                  |                 |                   |               |
| <i>Hemicentetes semispinosus</i>     | -               | -                 | 4             |
| <i>Microgale cowani</i>              | -               | 1                 | 4             |
| <i>Microgale dobsoni</i>             | -               | 1                 | 2             |
| <i>Microgale majori</i>              | -               | -                 | 3             |
| <i>Microgale talazaci</i>            | -               | -                 | 2             |
| <i>Microgale thomasi</i>             | -               | -                 | 1             |
| <i>Oryzorictes hova</i>              | -               | -                 | 2             |
| <i>Tenrec ecaudatus</i>              | -               | -                 | 2             |
| <b>Total des Afrosoricida</b>        | <b>0</b>        | <b>2</b>          | <b>20</b>     |
| <b>Soricomorpha</b>                  |                 |                   |               |
| <i>Suncus murinus</i> *              | 1               | -                 | -             |
| <b>Total des Soricomorpha</b>        | <b>1</b>        | <b>0</b>          | <b>0</b>      |
| <i>Eliurus tanala</i>                | 1               | 1                 | -             |
| <i>Nesomys rufus</i>                 | -               | 1                 | -             |
| <i>Rattus rattus</i>                 | 5               | 8                 | 32            |
| <b>Total des Rodentia endémiques</b> | <b>1</b>        | <b>2</b>          | <b>0</b>      |
| <b>Total des Rodentia introduits</b> | <b>5</b>        | <b>8</b>          | <b>32</b>     |

**Annexe 10.5.** Répartition du nombre des individus des espèces recensées par classe d'âge dans le village d'Ambalafary. \* : espèce introduite.

| Taxon                                | Saison sèche |            |           | Saison humide |            |           |
|--------------------------------------|--------------|------------|-----------|---------------|------------|-----------|
|                                      | Juvénile     | Sub-adulte | Adulte    | Juvénile      | Sub-adulte | Adulte    |
| <b>Afrosoricida</b>                  |              |            |           |               |            |           |
| <i>Hemicentetes semispinosus</i>     | 1            | -          | 2         | -             | -          | 9         |
| <i>Microgale majori</i>              | 2            | -          | -         | -             | -          | 1         |
| <i>Microgale pusilla</i>             | -            | -          | -         | -             | -          | 1         |
| <b>Total des Afrosoricida</b>        | <b>3</b>     | <b>0</b>   | <b>2</b>  | <b>0</b>      | <b>0</b>   | <b>11</b> |
| <b>Soricomorpha</b>                  |              |            |           |               |            |           |
| <i>Suncus murinus</i> *              | -            | -          | 3         | 1             | -          | 2         |
| <b>Total des Soricomorpha</b>        | <b>-</b>     | <b>-</b>   | <b>3</b>  | <b>1</b>      | <b>-</b>   | <b>2</b>  |
| <b>Rodentia</b>                      |              |            |           |               |            |           |
| <i>Mus musculus</i> *                | 2            | -          | 1         | -             | 2          | -         |
| <i>Rattus norvegicus</i> *           | 1            | 1          | -         | -             | -          | -         |
| <i>Rattus rattus</i> *               | 73           | 39         | 39        | 20            | 15         | 35        |
| <b>Total des Rodentia introduits</b> | <b>76</b>    | <b>40</b>  | <b>40</b> | <b>20</b>     | <b>17</b>  | <b>35</b> |

**Annexe 10.6.** Répartition du nombre des individus des espèces recensées par classe d'âge dans le village d'Antanambao uniquement pendant la saison humide. \* : espèce introduite.

| <b>Taxon</b>                         | <b>Juvénile</b> | <b>Sub-adulte</b> | <b>Adulte</b> |
|--------------------------------------|-----------------|-------------------|---------------|
| <b>Afrosoricida</b>                  |                 |                   |               |
| <i>Microgale majori</i>              | 2               | -                 | -             |
| <i>Microgale pusilla</i>             | 1               | 1                 | -             |
| <b>Total des Afrosoricida</b>        | <b>3</b>        | <b>1</b>          | <b>0</b>      |
| <b>Soricomorpha</b>                  |                 |                   |               |
| <i>Suncus etruscus</i> *             | 2               | -                 | -             |
| <i>Suncus murinus</i> *              | 6               | 2                 | 2             |
| <b>Total des Soricomorpha</b>        | <b>8</b>        | <b>2</b>          | <b>2</b>      |
| <b>Rodentia</b>                      |                 |                   |               |
| <i>Mus musculus</i> *                | 2               | 2                 | 8             |
| <i>Rattus norvegicus</i> *           | -               | -                 | 2             |
| <i>Rattus rattus</i> *               | 6               | 25                | 52            |
| <b>Total des Rodentia introduits</b> | <b>8</b>        | <b>27</b>         | <b>62</b>     |

**Annexe 10.7.** Répartition du nombre des individus des espèces recensées par classe d'âge dans le village d'Antsahatsaka. \* : espèce introduite.

| Taxon                                | Saison sèche |            |           | Saison humide |            |           |
|--------------------------------------|--------------|------------|-----------|---------------|------------|-----------|
|                                      | Juvénile     | Sub-adulte | Adulte    | Juvénile      | Sub-adulte | Adulte    |
| <b>Afrosoricida</b>                  |              |            |           |               |            |           |
| <i>Hemicentetes semispinosus</i>     | -            | -          | -         | -             | -          | 1         |
| <i>Microgale majori</i>              | 1            | -          | 1         | -             | -          | -         |
| <i>Microgale pusilla</i>             | 1            | -          | -         | 2             | -          | 1         |
| <i>Oryzorictes hova</i>              | -            | -          | -         | -             | -          | 1         |
| <i>Setifer setosus</i>               | -            | -          | -         | -             | -          | 1         |
| <b>Total des Afrosoricida</b>        | <b>2</b>     | <b>0</b>   | <b>1</b>  | <b>2</b>      | <b>0</b>   | <b>4</b>  |
| <b>Soricomorpha</b>                  |              |            |           |               |            |           |
| <i>Suncus etruscus</i> *             | -            | -          | -         | -             | 1          | 1         |
| <i>Suncus murinus</i> *              | 1            | 4          | -         | -             | -          | 6         |
| <b>Total des Soricomorpha</b>        | <b>1</b>     | <b>4</b>   | <b>0</b>  | <b>0</b>      | <b>1</b>   | <b>7</b>  |
| <b>Rodentia</b>                      |              |            |           |               |            |           |
| <i>Mus musculus</i> *                | 3            | 4          | -         | 3             | -          | 4         |
| <i>Rattus norvegicus</i> *           | -            | 3          | 3         | -             | -          | 4         |
| <i>Rattus rattus</i> *               | 33           | 42         | 16        | 2             | 4          | 32        |
| <b>Total des Rodentia introduits</b> | <b>36</b>    | <b>49</b>  | <b>19</b> | <b>5</b>      | <b>4</b>   | <b>40</b> |



**Annexe 10.8.** Répartition du nombre des individus des espèces recensées par classe d'âge dans le village d'Antsirinala. \* : espèce introduite.

| <b>Taxon</b>                         | <b>Juvénile</b> | <b>Sub-adulte</b> | <b>Adulte</b> |
|--------------------------------------|-----------------|-------------------|---------------|
| <b>Soricomorpha</b>                  |                 |                   |               |
| <i>Suncus etruscus</i> *             | -               | -                 | 2             |
| <i>Suncus murinus</i> *              | -               | -                 | 1             |
| <b>Total des Soricomorpha</b>        | <b>0</b>        | <b>0</b>          | <b>3</b>      |
| <b>Rodentia</b>                      |                 |                   |               |
| <i>Brachyuromys betsileoensis</i>    | 1               | -                 | -             |
| <i>Mus musculus</i> *                | 2               | 11                | 1             |
| <i>Rattus norvegicus</i> *           | -               | 1                 | -             |
| <i>Rattus rattus</i> *               | 8               | 18                | 11            |
| <b>Total des Rodentia endémiques</b> | <b>1</b>        | <b>0</b>          | <b>0</b>      |
| <b>Total des Rodentia introduits</b> | <b>10</b>       | <b>30</b>         | <b>12</b>     |

**Annexe 10.9.** Répartition du nombre des individus des espèces recensées par classe d'âge dans le village de Maridaza. \* : espèce introduite.

| Taxon                                | Saison sèche |            |           | Saison humide |            |           |
|--------------------------------------|--------------|------------|-----------|---------------|------------|-----------|
|                                      | Juvénile     | Sub-adulte | Adulte    | Juvénile      | Sub-adulte | Adulte    |
| <b>Afrosoricida</b>                  |              |            |           |               |            |           |
| <i>Tenrec ecaudatus</i>              | -            | -          | -         | -             | -          | 1         |
| <b>Total des Afrosoricida</b>        | <b>0</b>     | <b>0</b>   | <b>0</b>  | <b>0</b>      | <b>0</b>   | <b>1</b>  |
| <b>Soricomorpha</b>                  |              |            |           |               |            |           |
| <i>Suncus etruscus</i> *             | 1            | -          | 2         | 7             | 1          | 2         |
| <b>Total des Soricomorpha</b>        | <b>1</b>     | <b>0</b>   | <b>2</b>  | <b>7</b>      | <b>1</b>   | <b>2</b>  |
| <b>Rodentia</b>                      |              |            |           |               |            |           |
| <i>Mus musculus</i> *                | 2            | 7          | 1         | 1             | 1          | -         |
| <i>Rattus norvegicus</i> *           | 2            | 4          | -         | -             | 1          | 1         |
| <i>Rattus rattus</i> *               | 8            | 41         | 41        | -             | 9          | 42        |
| <b>Total des Rodentia introduits</b> | <b>12</b>    | <b>52</b>  | <b>42</b> | <b>1</b>      | <b>11</b>  | <b>43</b> |

**Annexe 10.10.** Répartition du nombre des individus des espèces recensées par classe d'âge dans le site de Besakay (forêt-village). \* : espèce introduite.

| Taxon                                | Saison sèche |            |           | Saison humide |            |           |
|--------------------------------------|--------------|------------|-----------|---------------|------------|-----------|
|                                      | Juvénile     | Sub-adulte | Adulte    | Juvénile      | Sub-adulte | Adulte    |
| <b>Afrosoricida</b>                  |              |            |           |               |            |           |
| <i>Hemicentetes semispinosus</i>     | -            | -          | -         | -             | 1          | 3         |
| <i>Microgale cowani</i>              | 2            | -          | -         | -             | -          | -         |
| <i>Microgale dobsoni</i>             | -            | -          | -         | 3             | -          | 2         |
| <i>Microgale gymnorhyncha</i>        | -            | -          | -         | 1             | -          | -         |
| <i>Microgale majori</i>              | -            | -          | -         | 2             | -          | -         |
| <i>Microgale pusilla</i>             | 1            | -          | -         | 3             | -          | -         |
| <i>Microgale talazaci</i>            | -            | -          | -         | -             | 1          | 1         |
| <i>Microgale thomasi</i>             | -            | -          | -         | -             | -          | 1         |
| <i>Oryzorictes hova</i>              | 1            | -          | -         | -             | -          | -         |
| <i>Setifer setosus</i>               | -            | -          | -         | 1             | -          | 1         |
| <b>Total des Afrosoricida</b>        | <b>4</b>     | <b>0</b>   | <b>0</b>  | <b>10</b>     | <b>2</b>   | <b>8</b>  |
| <b>Soricomorpha</b>                  |              |            |           |               |            |           |
| <i>Suncus murinus</i> *              | -            | 1          | -         | 2             | -          | 1         |
| <b>Total des Soricomorpha</b>        | <b>0</b>     | <b>1</b>   | <b>0</b>  | <b>2</b>      | <b>0</b>   | <b>1</b>  |
| <b>Rodentia</b>                      |              |            |           |               |            |           |
| <i>Eliurus majori</i>                | 1            | 2          | -         | -             | -          | -         |
| <i>Eliurus tanala</i>                | -            | 2          | -         | -             | 1          | -         |
| <i>Eliurus webbi</i>                 | -            | 1          | -         | -             | -          | -         |
| <i>Mus musculus</i> *                | 5            | 1          | -         | 2             | 5          | 2         |
| <i>Rattus norvegicus</i> *           | -            | -          | -         | -             | 1          | -         |
| <i>Rattus rattus</i> *               | 41           | 69         | 35        | 2             | 24         | 55        |
| <b>Total des Rodentia endémiques</b> | <b>1</b>     | <b>5</b>   | <b>0</b>  | <b>0</b>      | <b>1</b>   | <b>0</b>  |
| <b>Total des Rodentia introduits</b> | <b>46</b>    | <b>70</b>  | <b>35</b> | <b>4</b>      | <b>30</b>  | <b>57</b> |

**Annexe 10.11.** Répartition du nombre des individus des espèces recensées par classe d'âge dans le site de Sahavarina (forêt-village). \* : espèce introduite.

| Taxon                                | Saison sèche |            |           | Saison humide |            |           |
|--------------------------------------|--------------|------------|-----------|---------------|------------|-----------|
|                                      | Juvénile     | Sub-adulte | Adulte    | Juvénile      | Sub-adulte | Adulte    |
| <b>Afrosoricida</b>                  |              |            |           |               |            |           |
| <i>Microgale cowani</i>              | -            | -          | -         | 2             | -          | -         |
| <i>Microgale dobsoni</i>             | -            | 1          | -         | -             | -          | -         |
| <i>Microgale pusilla</i>             | -            | -          | -         | 1             | -          | -         |
| <i>Oryzorictes hova</i>              | -            | -          | 1         | -             | -          | 1         |
| <b>Total des Afrosoricida</b>        | <b>0</b>     | <b>1</b>   | <b>1</b>  | <b>3</b>      | <b>0</b>   | <b>1</b>  |
| <b>Soricomorpha</b>                  |              |            |           |               |            |           |
| <i>Suncus murinus</i> *              | -            | -          | 1         | 2             | -          | 1         |
| <b>Total des Soricomorpha</b>        | <b>0</b>     | <b>0</b>   | <b>1</b>  | <b>2</b>      | <b>0</b>   | <b>1</b>  |
| <b>Rodentia</b>                      |              |            |           |               |            |           |
| <i>Eliurus tanala</i>                | 1            | 2          | 1         | -             | -          | -         |
| <i>Mus musculus</i> *                | 11           | 8          | 5         | -             | 1          | 1         |
| <i>Rattus norvegicus</i> *           | -            | -          | -         | -             | 1          | 1         |
| <i>Rattus rattus</i> *               | 53           | 40         | 20        | 5             | 2          | 20        |
| <b>Total des Rodentia endémiques</b> | <b>1</b>     | <b>2</b>   | <b>1</b>  | <b>0</b>      | <b>0</b>   | <b>0</b>  |
| <b>Total des Rodentia introduits</b> | <b>64</b>    | <b>48</b>  | <b>25</b> | <b>5</b>      | <b>4</b>   | <b>22</b> |

**Annexe 11.** Récapitulation du sex-ratio des petits mammifères capturés dans les sites forêts. M : mâle ; F : femelle ; SR : sex-ratio ; \* : espèce introduite.

| Site                             | Antavibe     |    |     |               |   |     | Avondrona    |    |     |               |   |     | Lakato       |    |     |               |    |     | Sahandambo    |    |     |
|----------------------------------|--------------|----|-----|---------------|---|-----|--------------|----|-----|---------------|---|-----|--------------|----|-----|---------------|----|-----|---------------|----|-----|
| Saison                           | Saison sèche |    |     | Saison humide |   |     | Saison sèche |    |     | Saison humide |   |     | Saison sèche |    |     | Saison humide |    |     | Saison humide |    |     |
| Taxa                             | M            | F  | SR  | M             | F | SR  | M            | F  | SR  | M             | F | SR  | M            | F  | SR  | M             | F  | SR  | M             | F  | SR  |
| <b>Afrosoricida</b>              |              |    |     |               |   |     |              |    |     |               |   |     |              |    |     |               |    |     |               |    |     |
| <i>Hemicentetes semispinosus</i> | -            | -  | -   | -             | - | -   | 4            | -  | -   | 4             | - | -   | 1            | -  | -   | 1             | -  | -   | 2             | 2  | 1,0 |
| <i>Microgale cowani</i>          | -            | -  | -   | -             | - | -   | -            | 1  | -   | 1             |   | -   | -            | -  | -   | -             | -  | -   | 3             | 1  | 3,0 |
| <i>Microgale dobsoni</i>         | -            | -  | -   | -             | - | -   | -            | -  | -   | -             | - | -   | 1            | 1  | 1,0 | 1             | -  | -   | 2             | 1  | 2,0 |
| <i>Microgale drouhardi</i>       | -            | -  | -   | -             | - | -   | 2            | -  | -   | 3             | - | -   | -            | -  | -   | -             | -  | -   | -             | -  | -   |
| <i>Microgale majori</i>          | -            | -  | -   | -             | - | -   | -            | -  | -   | -             | - | -   | -            | -  | -   | 1             | -  | -   | 2             | 1  | 2,0 |
| <i>Microgale talazaci</i>        | -            | -  | -   | -             | - | -   | 7            | 3  | 2,3 | 8             | 7 | 1,1 | -            | -  | -   | 3             | 3  | 1,0 | -             | 2  | -   |
| <i>Microgale thomasi</i>         | -            | -  | -   | -             | - | -   | 1            | -  | -   | 1             | - | -   | -            | -  | -   | -             | -  | -   | 1             | -  | -   |
| <i>Oryzorictes hova</i>          | -            | -  | -   | 1             | - | -   | -            | -  | -   | 1             | - | -   | 2            | -  | -   | -             | -  | -   | 2             | -  | -   |
| <i>Setifer setosus</i>           | 5            | -  | 5,0 | 3             | 1 | 3,0 | -            | -  | -   | -             | 1 | -   | -            | -  | -   | -             | 2  | -   | -             | -  | -   |
| <i>Tenrec ecaudatus</i>          | -            | -  | -   | -             | - | -   | -            | -  | -   | -             | - | -   | -            | -  | -   | -             | -  | -   | -             | 2  | -   |
| <b>Soricomorpha</b>              |              |    |     |               |   |     |              |    |     |               |   |     |              |    |     |               |    |     |               |    |     |
| <i>Suncus murinus*</i>           | -            | -  | -   | 2             | 1 | 2,0 | -            | -  | -   | 1             | - | -   | -            | -  | -   | 2             | -  | -   | -             | -  | -   |
| <b>Nesomyidae</b>                |              |    |     |               |   |     |              |    |     |               |   |     |              |    |     |               |    |     |               |    |     |
| <i>Eliurus minor</i>             | -            | 1  | -   | -             | - | -   | -            | -  | -   | -             | - | -   | 1            | -  | -   | -             | -  | -   | -             | -  | -   |
| <i>Eliurus tanala</i>            | -            | -  | -   | -             | - | -   | 1            | 2  | 0,5 | -             | - | -   | 3            | 2  | 1,5 | -             | -  | -   | -             | 1  | -   |
| <i>Nesomys rufus</i>             | -            | -  | -   | -             | - | -   | -            | -  | -   | -             | - | -   | -            | 1  | -   | 1             | 1  | 1,0 | -             | 1  | -   |
| <b>Muridae</b>                   |              |    |     |               |   |     |              |    |     |               |   |     |              |    |     |               |    |     |               |    |     |
| <i>Mus musculus*</i>             | -            | -  | -   | -             | - | -   | -            | -  | -   | -             | - | -   | 1            | -  | -   | -             | -  | -   | -             | -  | -   |
| <i>Rattus norvegicus*</i>        | -            | -  | -   | -             | - | -   | -            | -  | -   | -             | - | -   | -            | -  | -   | -             | -  | -   | -             | -  | -   |
| <i>Rattus rattus*</i>            | 27           | 25 | 1,1 | 7             | 4 | 1,8 | 21           | 21 | 1,0 | 6             | 5 | 1,2 | 21           | 18 | 1,1 | 8             | 13 | 0,6 | 24            | 16 | 1,5 |

**Annexe 12.** Récapitulation du sex-ratio des petits mammifères capturés dans les sites villages. M : mâle ; F : femelle ; SR : sex-ratio ;  
\* : espèce introduite.

| Site                             | Ambalafary   |    |     |               |    |     | Antanambao    |    |     | Antsahatsaka |    |     |               |    |     | Antsirinala  |    |     | Maridaza     |    |     |               |    |     |
|----------------------------------|--------------|----|-----|---------------|----|-----|---------------|----|-----|--------------|----|-----|---------------|----|-----|--------------|----|-----|--------------|----|-----|---------------|----|-----|
| Saison                           | Saison sèche |    |     | Saison humide |    |     | Saison humide |    |     | Saison sèche |    |     | Saison humide |    |     | Saison sèche |    |     | Saison sèche |    |     | Saison humide |    |     |
| Taxa                             | M            | F  | SR  | M             | F  | SR  | M             | F  | SR  | M            | F  | SR  | M             | F  | SR  | M            | F  | SR  | M            | F  | SR  | M             | F  | SR  |
| <b>Afrosoricida</b>              |              |    |     |               |    |     |               |    |     |              |    |     |               |    |     |              |    |     |              |    |     |               |    |     |
| <i>Hemicentetes semispinosus</i> | 2            | -  | -   | 5             | 4  | 1,2 | -             | -  | -   | -            | -  | -   | 1             | -  | -   | -            | -  | -   | -            | -  | -   | -             | -  | -   |
| <i>Microgale majori</i>          | -            | -  | -   | 1             | -  | -   | -             | -  | -   | 1            | -  | -   | -             | -  | -   | -            | -  | -   | -            | -  | -   | -             | -  | -   |
| <i>Microgale pusilla</i>         | -            | -  | -   | 1             | -  | -   | -             | 1  | -   | -            | -  | -   | 1             | -  | -   | -            | -  | -   | -            | -  | -   | -             | -  | -   |
| <i>Oryzorictes hova</i>          | -            | -  | -   | -             | -  | -   | -             | -  | -   | -            | -  | -   | 1             | -  | -   | -            | -  | -   | -            | -  | -   | -             | -  | -   |
| <i>Setifer setosus</i>           | -            | -  | -   | -             | -  | -   | -             | -  | -   | -            | -  | -   | 1             | -  | -   | -            | -  | -   | -            | -  | -   | -             | -  | -   |
| <i>Tenrec ecaudatus</i>          | -            | -  | -   | -             | -  | -   | -             | -  | -   | -            | -  | -   | -             | -  | -   | -            | -  | -   | -            | -  | -   | 1             | -  | -   |
| <b>Soricomorpha</b>              |              |    |     |               |    |     |               |    |     |              |    |     |               |    |     |              |    |     |              |    |     |               |    |     |
| <i>Suncus etruscus</i> *         | -            | -  | -   | -             | -  | -   | -             | -  | -   | -            | -  | -   | -             | 2  | -   | 2            | -  | -   | 2            | -  | -   | 1             | 2  | 0,5 |
| <i>Suncus murinus</i> *          | -            | 1  | -   | 2             | -  | -   | 1             | 3  | 0,3 | 1            | 3  | 0,3 | 4             | 2  | 2,0 | 1            | -  | -   | -            | -  | -   | -             | -  | -   |
| <b>Muridae</b>                   |              |    |     |               |    |     |               |    |     |              |    |     |               |    |     |              |    |     |              |    |     |               |    |     |
| <i>Mus musculus</i> *            | 1            | -  | -   | 1             | 1  | -   | 7             | 3  | 2,3 | 3            | 1  | 3,0 | 4             | -  | -   | 8            | 4  | 2,0 | 4            | 4  | 1,0 | 1             | -  | -   |
| <i>Rattus norvegicus</i> *       | -            | 1  | -   | -             | -  | -   | -             | 1  |     | 4            | 3  | 1,3 | 4             | -  | -   | -            | 1  |     | 3            | 1  | 3,0 | 3             | -  | -   |
| <i>Rattus rattus</i> *           | 42           | 72 | 0,5 | 31            | 22 | 1,4 | 48            | 29 | 1,6 | 28           | 30 | 0,9 | 34            | 18 | 1,8 | 10           | 19 | 0,5 | 43           | 39 | 1,1 | 33            | 18 | 1,8 |

**Annexe 13.** Récapitulation du sex-ratio des petits mammifères capturés dans les sites forêts-villages. M : mâle ; F : femelle ; SR : sex-ratio ; \* : espèce introduite.

| Site                             | Besakay      |    |     |               |    |     | Sahavarina   |    |     |               |   |     |
|----------------------------------|--------------|----|-----|---------------|----|-----|--------------|----|-----|---------------|---|-----|
| Saison                           | Saison sèche |    |     | Saison humide |    |     | Saison sèche |    |     | Saison humide |   |     |
| Taxa                             | M            | F  | SR  | M             | F  | SR  | M            | F  | SR  | M             | F | SR  |
| <b>Afrosoricida</b>              |              |    |     |               |    |     |              |    |     |               |   |     |
| <i>Hemicentetes semispinosus</i> | -            | -  | -   | 3             | 1  | 3,0 | -            | -  | -   | -             | - | -   |
| <i>Microgale dobsoni</i>         | -            | -  | -   | 2             | -  | -   | -            | 1  | -   | -             | - | -   |
| <i>Microgale thomasi</i>         | -            | -  | -   | 1             | -  | -   | -            | -  | -   | -             | - | -   |
| <i>Microgale talazaci</i>        | -            | -  | -   | -             | 2  | -   | -            | -  | -   | -             | - | -   |
| <i>Oryzorictes hova</i>          | -            | -  | -   | -             | -  | -   | 1            | -  | -   | 1             | - | -   |
| <i>Setifer setosus</i>           | -            | -  | -   | -             | 1  | -   | -            | -  | -   | -             | - | -   |
| <b>Soricomorpha</b>              |              |    |     |               |    |     |              |    |     |               |   |     |
| <i>Suncus murinus</i> *          | -            | 1  | -   | -             | 1  | -   | 1            | -  | -   | 1             | - | -   |
| <b>Nesomyidae</b>                |              |    |     |               |    |     |              |    |     |               |   |     |
| <i>Eliurus majori</i>            | 1            | 1  | 1,0 | -             | -  | -   | -            | -  | -   | -             | - | -   |
| <i>Eliurus tanala</i>            | 2            | -  | -   | -             | 1  | -   | 1            | 2  | 0,5 | -             | - | -   |
| <i>Eliurus webbi</i>             | -            | 1  | -   | -             | -  | -   | -            | -  | -   | -             | - | -   |
| <b>Muridae</b>                   |              |    |     |               |    |     |              |    |     |               |   |     |
| <i>Mus musculus</i> *            | 1            | -  | -   | 3             | 4  | 0,7 | 6            | 7  | 0,8 | 1             | 1 | 1,0 |
| <i>Rattus norvegicus</i> *       | -            | -  | -   | -             | -  | -   | -            | -  | -   | 1             | 1 | 1,0 |
| <i>Rattus rattus</i> *           | 43           | 61 | 0,7 | 50            | 30 | 1,6 | 17           | 43 | 0,3 | 16            | 6 | 2,6 |

**Annexe 14.** Indices de similarité de Jaccard de quatre sites forestiers (Antavibe, Avondrona, Lakato et Sahandambo) et de deux sites combinant forêt-village (Besakay et Sahavarina) échantillonnés lors de la présente étude.

| <b>Sites</b>                   | <b>Antavibe<br/>(900 m)</b> | <b>Avondrona<br/>(975 m)</b> | <b>Lakato<br/>(1010 m)</b> | <b>Sahandambo<br/>(1070 m)</b> | <b>Besakay<br/>(985 m)</b> | <b>Sahavarina<br/>(925 m)</b> |
|--------------------------------|-----------------------------|------------------------------|----------------------------|--------------------------------|----------------------------|-------------------------------|
| <b>Antavibe<br/>(900 m)</b>    | 1,00                        | -                            | -                          | -                              | -                          | -                             |
| <b>Avondrona<br/>(975 m)</b>   | 0,28                        | 1,00                         | -                          | -                              | -                          | -                             |
| <b>Lakato<br/>(1010 m)</b>     | 0,29                        | 0,40                         | 1,00                       | -                              | -                          | -                             |
| <b>Sahandambo<br/>(1070 m)</b> | 0,23                        | 0,46                         | 0,44                       | 1,00                           | -                          | -                             |
| <b>Besakay<br/>(985 m)</b>     | 0,26                        | 0,57                         | 0,61                       | 0,47                           | 1,00                       | -                             |
| <b>Sahavarina<br/>(925 m)</b>  | 0,30                        | 0,53                         | 0,42                       | 0,31                           | 0,52                       | 1,00                          |



**Annexe 15.** Indices de similarité de Jaccard de six sites de la présente étude et cinq sites de moyennes altitudes du centre-est et des hauts plateaux du centre et du centre-sud de Madagascar.

Source des données : Ambatovy (Soarimalala & Raheriarisena, 2010) ; Torotorofotsy (spécimens du Département de Biologie Animale, Université d’Antananarivo) ; Maromiza (Vahatra, Non publié) ; Ranomafana (Soarimalala *et al.*, 2001) ; Anjozorobe-Angavo (Soarimalala *et al.*, 2007).

| Sites                                      | Antavibe<br>(900 m) | Avondrona<br>(975 m) | Lakato<br>(1010 m) | Sahandambo<br>(1070 m) | Besakay<br>(985 m) | Sahavarina<br>(925 m) | Ambatovy<br>(1025 m) | Torotorof-<br>otsy<br>(980 m) | Maromiza<br>(980 m) | Anjozorobe<br>-Angavo<br>(1205 m) | Ranoma-<br>fana<br>(1025 m) |
|--------------------------------------------|---------------------|----------------------|--------------------|------------------------|--------------------|-----------------------|----------------------|-------------------------------|---------------------|-----------------------------------|-----------------------------|
| <b>Antavibe<br/>(900 m)</b>                | 1,00                | -                    | -                  | -                      | -                  | -                     | -                    | -                             | -                   | -                                 | -                           |
| <b>Avondrona<br/>(975 m)</b>               | 0,17                | 1,00                 | -                  | -                      | -                  | -                     | -                    | -                             | -                   | -                                 | -                           |
| <b>Lakato<br/>(1010 m)</b>                 | 0,23                | 0,38                 | 1,00               | -                      | -                  | -                     | -                    | -                             | -                   | -                                 | -                           |
| <b>Sahandambo<br/>(1070 m)</b>             | 0,09                | 0,38                 | 0,43               | 1,00                   | -                  | -                     | -                    | -                             | -                   | -                                 | -                           |
| <b>Besakay<br/>(985 m)</b>                 | 0,20                | 0,60                 | 0,53               | 0,47                   | 1,00               | -                     | -                    | -                             | -                   | -                                 | -                           |
| <b>Sahavarina<br/>(925 m)</b>              | 0,22                | 0,55                 | 0,27               | 0,25                   | 0,40               | 1,00                  | -                    | -                             | -                   | -                                 | -                           |
| <b>Ambatovy<br/>(1025 m)</b>               | 0,19                | 0,41                 | 0,57               | 0,38                   | 0,52               | 0,22                  | 1,00                 | -                             | -                   | -                                 | -                           |
| <b>Torotorofotsy<br/>(980 m)</b>           | 0,18                | 0,53                 | 0,40               | 0,33                   | 0,50               | 0,28                  | 0,61                 | 1,00                          | -                   | -                                 | -                           |
| <b>Maromiza<br/>(980 m)</b>                | 0,11                | 0,24                 | 0,40               | 0,26                   | 0,30               | 0,15                  | 0,48                 | 0,39                          | 1,00                | -                                 | -                           |
| <b>Anjozorobe-<br/>Angavo<br/>(1205 m)</b> | 0,17                | 0,32                 | 0,40               | 0,29                   | 0,48               | 0,25                  | 0,63                 | 0,44                          | 0,56                | 1,00                              | -                           |
| <b>Ranomafana<br/>(1025 m)</b>             | 0,17                | 0,42                 | 0,50               | 0,33                   | 0,52               | 0,29                  | 0,73                 | 0,54                          | 0,43                | 0,57                              | 1,00                        |

**Annexe 16.** Femelles gestantes et présentant des cicatrices placentaires. H/S : effectifs fournis respectivement pour la saison humide et la saison sèche.

**Annexe 16.1.** Cas des forêts.

| Site                      | Besakay | Avondrona | Lakato | Sahavarina | Sahandambo | Antavibe |
|---------------------------|---------|-----------|--------|------------|------------|----------|
| Saison                    | H/S     | H/S       | H/S    | H/S        | H/S        | H/S      |
| Femelle gestante          | 0/0     | 1/0       | 3/0    | 0/0        | 6/0        | 1/0      |
| Femelle post-reproductive | 0/3     | 3/1       | 3/3    | 0/5        | 3/0        | 1/2      |

**Annexe 16.2.** Cas des villages.

| Site                      | Besakay | Antsahatsaka | Sahavarina | Ambalafary | Maridaza | Antanambao | Antsirinala |
|---------------------------|---------|--------------|------------|------------|----------|------------|-------------|
| Saison                    | H/S     | H/S          | H/S        | H/S        | H/S      | H/S        | H/S         |
| Femelle gestante          | 3/1     | 5/0          | 2/0        | 11/0       | 7/0      | 3/0        | 0/0         |
| Femelle post-reproductive | 4/8     | 4/6          | 2/7        | 5/14       | 6/0      | 2/0        | 0/3         |

**Annexe 17.** Liste des espèces de tiques connues à Madagascar et leurs petits mammifères hôtes. A : hôte pour les tiques adultes ; I : hôte pour les tiques immatures ; <sup>1</sup> : association entre tique et petit mammifère hôte peu commune ou accidentelle ; \* : espèce introduite. (Source : Uilenberg *et al.*, 1979 ; Klompen, 2003 ; Apanaskevich *et al.*, 2013).

| Taxa                          | Soricomopha | Suncus murinus* | Afrosoricida | Echinops telfairi | Geogale aurita | Hemicentetes nigriceps | Hemicentetes semispinosus | Microgale cowani | Microgale dobsoni | Microgale drouhardi | Microgale gracilis | Microgale monticola | Microgale parvula | Microgale soricoides | Microgale taiva | Microgale talazaci | Microgale talazaci (spécimen en zoo) | Oryzictes hova | Setifer setosus | Tenrec ecaudatus | Rodentia | Rattus rattus* | Brachyuromys betsileoensis | Eliurus majori | Eliurus tanala | Gymnuromys roberti | Hypogeomys antimena | Macroarsomys bastardi | Nesomys audeberti | Nesomys rufus |
|-------------------------------|-------------|-----------------|--------------|-------------------|----------------|------------------------|---------------------------|------------------|-------------------|---------------------|--------------------|---------------------|-------------------|----------------------|-----------------|--------------------|--------------------------------------|----------------|-----------------|------------------|----------|----------------|----------------------------|----------------|----------------|--------------------|---------------------|-----------------------|-------------------|---------------|
| <b>Argasidae</b>              |             |                 |              |                   |                |                        |                           |                  |                   |                     |                    |                     |                   |                      |                 |                    |                                      |                |                 |                  |          |                |                            |                |                |                    |                     |                       |                   |               |
| <i>Argas</i> sp.              |             |                 |              | L                 | L              |                        |                           |                  |                   |                     |                    |                     |                   |                      |                 |                    |                                      |                |                 |                  |          |                |                            |                |                |                    |                     |                       |                   |               |
| <i>Argas echinops</i>         |             |                 |              |                   |                |                        |                           |                  |                   |                     |                    |                     |                   |                      |                 |                    |                                      |                |                 |                  |          |                |                            |                |                |                    |                     |                       |                   |               |
| <i>Argas hoogstraali</i>      |             |                 |              |                   |                |                        |                           |                  |                   |                     |                    |                     |                   |                      |                 |                    |                                      |                |                 |                  |          |                |                            |                |                |                    | AI                  |                       |                   |               |
| <i>Ornithodoros grenieri</i>  |             |                 |              |                   |                |                        |                           |                  |                   |                     |                    |                     |                   |                      |                 |                    |                                      |                |                 |                  |          |                |                            |                |                |                    |                     |                       |                   |               |
| <i>Ornithodoros porcinus*</i> |             |                 |              |                   |                |                        |                           |                  |                   |                     |                    |                     |                   |                      |                 |                    |                                      |                |                 |                  |          |                |                            |                |                |                    |                     |                       |                   |               |
| <i>Otobius megnini*</i>       |             |                 |              |                   |                |                        |                           |                  |                   |                     |                    |                     |                   |                      |                 |                    |                                      |                |                 |                  |          |                |                            |                |                |                    |                     |                       |                   |               |
| <i>Carios vespertilionis</i>  |             |                 |              |                   |                |                        |                           |                  |                   |                     |                    |                     |                   |                      |                 |                    |                                      |                |                 |                  |          |                |                            |                |                |                    |                     |                       |                   |               |
| <i>Carios salahi</i>          |             |                 |              |                   |                |                        |                           |                  |                   |                     |                    |                     |                   |                      |                 |                    |                                      |                |                 |                  |          |                |                            |                |                |                    |                     |                       |                   |               |
| <b>Ixodidae</b>               |             |                 |              |                   |                |                        |                           |                  |                   |                     |                    |                     |                   |                      |                 |                    |                                      |                |                 |                  |          |                |                            |                |                |                    |                     |                       |                   |               |
| <i>Ixodes lunatus</i>         |             | A               |              |                   |                |                        | A                         | I                |                   |                     |                    |                     |                   |                      |                 |                    |                                      |                |                 | AI               |          |                |                            |                |                |                    |                     |                       | A                 |               |
| <i>Ixodes albignaci</i>       |             |                 |              |                   |                |                        |                           | A                |                   | AI                  | AI                 | AI                  |                   |                      | AI              | AI                 | AI                                   | AI             | AI              |                  |          | A              |                            | A              | A              |                    |                     |                       |                   | A             |
| <i>Ixodes colasbelcouri</i>   |             |                 |              |                   |                |                        |                           |                  | I                 |                     |                    |                     |                   |                      |                 |                    | I                                    |                |                 | A                |          | AI             | A                          |                |                | A                  |                     |                       |                   | A             |
| <i>Ixodes lemuris</i>         |             |                 |              |                   |                |                        |                           |                  |                   |                     |                    |                     |                   |                      |                 |                    |                                      |                |                 |                  |          | A              |                            |                |                |                    |                     |                       |                   |               |
| <i>Ixodes</i>                 |             |                 |              |                   |                |                        |                           |                  | A                 |                     |                    |                     | A                 | A                    |                 |                    |                                      |                |                 |                  |          |                |                            |                |                |                    |                     |                       |                   |               |

| Taxa                                       | <b>Soricomorphs</b> | <i>Suncus murinus</i> * | <b>Afrosoricida</b> | <i>Echinops telfairi</i> | <i>Geogale aurita</i> | <i>Hemicentetes nigriceps</i> | <i>Hemicentetes semispinosus</i> | <i>Microgale cowani</i> | <i>Microgale dobsoni</i> | <i>Microgale drouhardi</i> | <i>Microgale gracilis</i> | <i>Microgale monticola</i> | <i>Microgale parvula</i> | <i>Microgale soricoides</i> | <i>Microgale taiva</i> | <i>Microgale talazaci</i> | <i>Microgale talazaci</i> (spécimen en zoo) | <i>Oryzomys hova</i> | <i>Setifer setosus</i> | <i>Tenrec ecaudatus</i> | <b>Rodentia</b> | <i>Rattus rattus</i> * | <i>Brachyuromys betsileoensis</i> | <i>Eliurus majori</i> | <i>Eliurus tanala</i> | <i>Gymnuromys roberti</i> | <i>Hypogeomys antimena</i> | <i>Macrotarsomys bastardi</i> | <i>Nesomys audeberti</i> | <i>Nesomys rufus</i> |
|--------------------------------------------|---------------------|-------------------------|---------------------|--------------------------|-----------------------|-------------------------------|----------------------------------|-------------------------|--------------------------|----------------------------|---------------------------|----------------------------|--------------------------|-----------------------------|------------------------|---------------------------|---------------------------------------------|----------------------|------------------------|-------------------------|-----------------|------------------------|-----------------------------------|-----------------------|-----------------------|---------------------------|----------------------------|-------------------------------|--------------------------|----------------------|
| <i>microgalei</i>                          |                     |                         |                     |                          |                       |                               |                                  |                         |                          |                            |                           |                            |                          |                             |                        |                           |                                             |                      |                        |                         |                 |                        |                                   |                       |                       |                           |                            |                               |                          |                      |
| <i>Ixodes nesomys</i>                      |                     |                         |                     |                          |                       |                               |                                  |                         |                          |                            |                           |                            |                          |                             |                        |                           |                                             |                      |                        |                         |                 |                        |                                   |                       |                       |                           |                            |                               |                          | A                    |
| <i>Ixodes randrianasoloi</i>               |                     |                         |                     |                          |                       |                               |                                  |                         |                          |                            |                           |                            |                          |                             |                        |                           | A                                           |                      |                        |                         |                 | A                      |                                   |                       |                       |                           |                            |                               |                          |                      |
| <i>Ixodes (Afrixodes) sp.</i>              |                     |                         |                     |                          |                       |                               |                                  | I                       | I                        |                            | I                         |                            |                          |                             |                        | I                         |                                             |                      |                        |                         |                 |                        |                                   |                       |                       |                           |                            |                               |                          |                      |
| <i>Ixodes domerguei</i>                    |                     |                         |                     |                          |                       |                               |                                  |                         |                          |                            |                           |                            |                          |                             |                        |                           |                                             |                      |                        |                         |                 |                        |                                   |                       |                       |                           |                            |                               |                          |                      |
| <i>Haemaphysalis theilerae</i>             |                     |                         |                     |                          |                       |                               |                                  |                         |                          |                            |                           |                            |                          |                             |                        |                           |                                             | A                    | AI                     |                         |                 |                        |                                   |                       |                       |                           |                            |                               |                          |                      |
| <i>Haemaphysalis madagascariensis</i>      |                     |                         |                     |                          |                       |                               |                                  |                         |                          |                            |                           |                            |                          |                             |                        |                           |                                             |                      |                        |                         |                 |                        |                                   |                       |                       |                           |                            |                               |                          |                      |
| <i>Haemaphysalis simplex</i>               |                     |                         |                     | AI                       |                       |                               |                                  |                         |                          |                            |                           |                            |                          |                             |                        |                           | I                                           |                      | AI                     | AI                      |                 | I                      |                                   |                       |                       |                           |                            |                               |                          | A                    |
| <i>Haemaphysalis simplicima</i>            |                     |                         |                     | AI                       |                       |                               |                                  |                         |                          |                            |                           |                            |                          |                             |                        |                           |                                             |                      | AI                     |                         |                 |                        |                                   |                       |                       |                           |                            |                               |                          |                      |
| <i>Haemaphysalis (Ornithophysalis) sp.</i> |                     |                         |                     | I                        |                       |                               | AI                               |                         |                          |                            |                           |                            |                          |                             |                        |                           |                                             |                      |                        |                         |                 |                        |                                   |                       |                       |                           |                            |                               |                          |                      |
| <i>Haemaphysalis elongata</i>              |                     |                         |                     | A <sup>1</sup>           |                       |                               | A                                |                         |                          |                            |                           |                            |                          |                             |                        |                           | I                                           |                      | AI                     | AI <sup>1</sup>         |                 |                        |                                   |                       |                       |                           |                            |                               |                          |                      |
| <i>Haemaphysalis subelongata</i>           |                     |                         |                     | A <sup>1</sup>           |                       |                               | A                                |                         |                          |                            |                           |                            |                          |                             |                        |                           |                                             |                      |                        | AI                      |                 | I                      |                                   |                       |                       |                           |                            | I                             |                          |                      |
| <i>Haemaphysalis tiptoni</i>               |                     |                         |                     |                          |                       | A                             |                                  |                         |                          |                            |                           |                            |                          |                             |                        |                           |                                             |                      | I                      | AI                      |                 |                        |                                   |                       |                       |                           |                            |                               |                          |                      |
| <i>Haemaphysalis lemuri</i>                |                     |                         |                     |                          |                       |                               |                                  |                         |                          |                            |                           |                            |                          |                             |                        |                           |                                             |                      |                        |                         |                 |                        |                                   |                       |                       |                           |                            |                               |                          |                      |
| <i>Haemaphysalis eupleres</i>              |                     |                         |                     |                          |                       |                               |                                  |                         |                          |                            |                           |                            |                          |                             |                        |                           |                                             |                      |                        |                         |                 |                        |                                   |                       |                       |                           |                            |                               |                          |                      |

| Taxa                                  | <b>Soricomopra</b> | <i>Suncus murinus*</i> | <b>Afrosoricida</b> | <i>Echinops telfairi</i> | <i>Geogale aurita</i> | <i>Hemicentetes nigriceps</i> | <i>Hemicentetes semispinosus</i> | <i>Microgale cowani</i> | <i>Microgale dobsoni</i> | <i>Microgale drouhardi</i> | <i>Microgale gracilis</i> | <i>Microgale monticola</i> | <i>Microgale parvula</i> | <i>Microgale soricoides</i> | <i>Microgale taiva</i> | <i>Microgale talazaci</i> | <i>Microgale talazaci</i> (spécimen en zoo) | <i>Oryzorictes hova</i> | <i>Setifer setosus</i> | <i>Tenrec ecaudatus</i> | <b>Rodentia</b> | <i>Rattus rattus*</i> | <i>Brachyuromys betsileoensis</i> | <i>Eliurus majori</i> | <i>Eliurus tanala</i> | <i>Gymnuromys roberti</i> | <i>Hypogeomys antimena</i> | <i>Macrotarsomys bastardi</i> | <i>Nesomys audeberti</i> | <i>Nesomys rufus</i> |
|---------------------------------------|--------------------|------------------------|---------------------|--------------------------|-----------------------|-------------------------------|----------------------------------|-------------------------|--------------------------|----------------------------|---------------------------|----------------------------|--------------------------|-----------------------------|------------------------|---------------------------|---------------------------------------------|-------------------------|------------------------|-------------------------|-----------------|-----------------------|-----------------------------------|-----------------------|-----------------------|---------------------------|----------------------------|-------------------------------|--------------------------|----------------------|
| <i>Haemaphysalis fossae</i>           |                    |                        |                     |                          |                       |                               | I                                |                         |                          |                            |                           |                            |                          |                             |                        |                           |                                             |                         |                        |                         |                 |                       |                                   |                       |                       |                           |                            |                               |                          |                      |
| <i>Haemaphysalis obtusa</i>           |                    | I                      |                     |                          |                       |                               |                                  |                         |                          |                            |                           |                            |                          |                             |                        |                           | I                                           |                         |                        |                         |                 | I                     |                                   |                       |                       |                           |                            |                               |                          | I                    |
| <i>Haemaphysalis (Rhipistoma) sp.</i> |                    |                        |                     |                          |                       |                               |                                  |                         |                          |                            |                           |                            |                          |                             |                        | I                         |                                             | I                       | I                      |                         |                 | I                     |                                   |                       |                       |                           |                            |                               |                          |                      |
| <i>Haemaphysalis anoplos</i>          |                    |                        |                     |                          |                       |                               |                                  |                         |                          |                            |                           |                            |                          |                             |                        |                           |                                             |                         |                        |                         |                 |                       |                                   |                       |                       |                           |                            |                               |                          | A                    |
| <i>Amblyomma chabaudi</i>             |                    |                        |                     |                          |                       |                               |                                  |                         |                          |                            |                           |                            |                          |                             |                        |                           |                                             |                         |                        |                         |                 |                       |                                   |                       |                       |                           |                            |                               |                          |                      |
| <i>Amblyomma variegatum*</i>          |                    |                        |                     |                          |                       |                               |                                  |                         |                          |                            |                           |                            |                          |                             |                        |                           |                                             |                         | I                      |                         |                 |                       |                                   |                       |                       |                           |                            |                               |                          |                      |
| <i>Rhipicephalus sanguineus*</i>      |                    |                        |                     |                          |                       |                               |                                  |                         |                          |                            |                           |                            |                          |                             |                        |                           |                                             |                         |                        |                         |                 |                       |                                   |                       |                       |                           |                            |                               |                          |                      |
| <i>Boophilus microplus*</i>           |                    |                        |                     |                          |                       |                               |                                  |                         |                          |                            |                           |                            |                          |                             |                        |                           |                                             |                         |                        |                         |                 |                       |                                   |                       |                       |                           |                            |                               |                          |                      |

**Annexe 18.** Indices de parasitisme des espèces de petits mammifères capturées à travers les différents sites et périodes d'études. I.

capturés : Individus capturés ; I. parasités : Individus parasités ; P (%) : Prévalence ; IP : Intensité Parasitaire ; AP : Abondance

Parasitaire ; \* : sspèce introduite ; S : saison sèche ; H : saison humide.

| FORET             |  |   | TYPE DE SITE | Période de capture |              |              |                                  |                            |                          |                         |                           |                        |                         |              |                        |            |                       |                      |                      |         |                      |                           |                       |    |    |
|-------------------|--|---|--------------|--------------------|--------------|--------------|----------------------------------|----------------------------|--------------------------|-------------------------|---------------------------|------------------------|-------------------------|--------------|------------------------|------------|-----------------------|----------------------|----------------------|---------|----------------------|---------------------------|-----------------------|----|----|
| Avondrona         |  |   | Antavibe     | S                  | I. capturés  | Afrosoricida | <i>Hemicentetes semispinosus</i> | <i>Microgale drouhardi</i> | <i>Microgale dobsoni</i> | <i>Microgale majori</i> | <i>Microgale talazaci</i> | <i>Setifer setosus</i> | <i>Tenrec ecaudatus</i> | Soricomorpha | <i>Suncus murinus*</i> | Nesomyidae | <i>Eliurus tanala</i> | <i>Eliurus minor</i> | <i>Eliurus webbi</i> | Muridae | <i>Mus musculus*</i> | <i>Rattus norvegicus*</i> | <i>Rattus rattus*</i> |    |    |
|                   |  |   |              |                    | I. parasités |              | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | 5                      | -                       |              | -                      |            | -                     | -                    | 1                    | 1       |                      | -                         | -                     | 60 |    |
| Tiques collectées |  | - | -            |                    | -            | -            | -                                | 32                         | -                        |                         | -                         |                        | -                       |              | -                      | 1          | -                     |                      | -                    | -       | 23                   |                           |                       |    |    |
| P (%)             |  | - | -            |                    | -            | -            | -                                | 80                         | -                        |                         | -                         |                        | -                       |              | -                      | 100        | -                     |                      | -                    | -       | 59                   |                           |                       |    |    |
| IP                |  | - | -            |                    | -            | -            | -                                | 8,0                        | -                        |                         | -                         |                        | -                       |              | -                      | 2,0        | -                     |                      | -                    | -       | 38                   |                           |                       |    |    |
| AP                |  | - | -            |                    | -            | -            | -                                | 6,4                        | -                        |                         | -                         |                        | -                       |              | -                      | 2,0        | -                     |                      | -                    | -       | 2,5                  |                           |                       |    |    |
| S                 |  |   | H            | I. capturés        |              | 4            | 4                                | 1                          | 1                        | 17                      | 1                         | -                      |                         | 1            | -                      | -          | -                     | -                    | -                    |         | -                    | -                         | 11                    |    |    |
|                   |  |   |              | I. parasités       |              | 4            | 1                                | -                          | -                        | 9                       | 1                         | -                      |                         | -            | -                      | -          | -                     | -                    | -                    | -       | -                    |                           | -                     | -  | -  |
|                   |  |   |              | Tiques collectées  |              | 20           | 2                                | -                          | -                        | 17                      | 1                         | -                      |                         | -            | -                      | -          | -                     | -                    | -                    | -       | -                    |                           | -                     | -  | -  |
|                   |  |   |              | P (%)              |              | 100          | 25                               | -                          | -                        | 53                      | 100                       | -                      |                         | -            | -                      | -          | -                     | -                    | -                    | -       | -                    |                           | -                     | -  | -  |
|                   |  |   |              | IP                 |              | 5,0          | 2,0                              | -                          | -                        | 1,8                     | 1,0                       | -                      |                         | -            | -                      | -          | -                     | -                    | -                    | -       | -                    |                           | -                     | -  | -  |
|                   |  |   |              | AP                 |              | 5,0          | 0,5                              | -                          | -                        | 1,0                     | 1,0                       | -                      |                         | -            | -                      | -          | -                     | -                    | -                    | -       | -                    |                           | -                     | -  | -  |
|                   |  |   | S            | I. capturés        |              | 4            | 3                                | -                          | -                        | 10                      | -                         | -                      |                         | -            | -                      |            | -                     | -                    | 4                    |         |                      |                           | -                     | -  | 70 |
|                   |  |   |              | I. parasités       |              | 3            | -                                | -                          | -                        | 4                       | -                         | -                      |                         | -            | -                      |            | -                     | -                    | -                    | -       | -                    |                           | -                     | -  | 24 |
|                   |  |   |              | Tiques collectées  |              | 43           | -                                | -                          | -                        | 20                      | -                         | -                      |                         | -            | -                      |            | -                     | -                    | -                    | -       | -                    |                           | -                     | -  | 53 |
|                   |  |   |              | P (%)              |              | 75           | -                                | -                          | -                        | 40                      | -                         | -                      |                         | -            |                        | -          | -                     | -                    | -                    | -       | -                    |                           | -                     | -  | 34 |

| TYPE DE SITE         |            | Période de capture |                   |             |       |   |     |   |     |     |       |  |   |  |      |   |   |  |   |   |      |
|----------------------|------------|--------------------|-------------------|-------------|-------|---|-----|---|-----|-----|-------|--|---|--|------|---|---|--|---|---|------|
| A<br>for<br>bal<br>S | Lakato     | S                  | IP                |             | 14,3  | - | -   | - | 5,0 | -   | -     |  | - |  | -    | - | - |  | - | - | 2,2  |
|                      |            |                    | AP                |             | 10,7  | - | -   | - | 2,0 | -   | -     |  | - |  | -    | - | - |  | - | - | 0,7  |
|                      |            |                    | I. capturés       |             | 1     | - | -   | - | -   | -   | -     |  | 2 |  | 11   | 1 | - |  | - | 1 | 130  |
|                      |            |                    | I. parasités      |             | -     | - | -   | - | -   | -   | -     |  | - |  | -    | - | - |  | - | - | 4    |
|                      |            |                    | Tiques collectées |             | -     | - | -   | - | -   | -   | -     |  | - |  | -    | - | - |  | - | - | 32   |
|                      |            |                    | P (%)             |             | -     | - | -   | - | -   | -   | -     |  | - |  | -    | - | - |  | - | - | 3,0  |
|                      |            | H                  | IP                |             | -     | - | -   | - | -   | -   | -     |  | - |  | -    | - | - |  | - | - | 8,0  |
|                      |            |                    | AP                |             | -     | - | -   | - | -   | -   | -     |  | - |  | -    | - | - |  | - | - | 0,2  |
|                      |            |                    | I. capturés       |             | 2     | - | 4   | - | 9   | 2   | 1     |  | 5 |  | 1    | 2 |   |  | 1 | - | 28   |
|                      |            |                    | I. parasités      |             | 2     | - | 1   | - | 3   | 2   | 1     |  | - |  | 1    | - | - |  | - | - | -    |
|                      |            |                    | Tiques collectées |             | 12    | - | 3   | - | 4   | 9   | 2     |  | - |  | 17   | - | - |  | - | - | -    |
|                      |            |                    | P (%)             |             | 100   | - | 25  | - | 33  | 100 | 100   |  | - |  | 100  | - | - |  | - | - | -    |
|                      | Sahandambo | H                  | IP                |             | 6,0   | - | 3,0 | - | 1,3 | 4,5 | 2,0   |  | - |  | 17,0 | - | - |  | - | - | -    |
|                      |            |                    | AP                |             | 6,0   | - | 0,7 | - | 0,4 | 9,0 | 2,0   |  | - |  | 17,0 | - | - |  | - | - | -    |
|                      |            |                    | I. capturés       |             | 4     | - | 3   | - | 2   | -   | 2     |  | 1 |  | 2    | - | - |  | - | - | 47   |
|                      |            |                    | I. parasités      |             | 4     | - | 1   | - | -   | -   | 2     |  | - |  | 2    | - | - |  | - | - | 1    |
|                      |            |                    | Tiques collectées |             | 134   | - | 2   | - | -   | -   | 729   |  | - |  | 18   | - | - |  | - | - | 1    |
|                      |            |                    | P (%)             |             | 100   | - | 33  | - | -   | -   | 100   |  | - |  | 100  | - | - |  | - | - | 2    |
|                      | S          | S                  | IP                |             | 33,50 | - | 2,0 | - | -   | -   | 364,5 |  | - |  | 9,0  | - | - |  | - | - | 1,0  |
|                      |            |                    | AP                |             | 33,5  | - | 0,6 | - | -   | -   | 364,5 |  | - |  | 9,0  | - | - |  | - | - | 0,02 |
|                      | A          | S                  | S                 | I. capturés |       | 3 | -   | - | -   | -   | -     |  | 3 |  |      | - | - |  | 3 | 2 | 172  |

| TYPE DE SITE      |              | Période de capture |                   |   |     |   |   |   |   |      |   |   |   |   |   |   |    |    |    |     |      |    |
|-------------------|--------------|--------------------|-------------------|---|-----|---|---|---|---|------|---|---|---|---|---|---|----|----|----|-----|------|----|
|                   |              |                    |                   |   |     |   |   |   |   |      |   |   |   |   |   |   |    |    |    |     |      |    |
|                   |              |                    |                   |   |     |   |   |   |   |      |   |   |   |   |   |   |    |    |    |     |      |    |
|                   |              |                    | I. parasites      |   | -   | - | - | - | - | -    | - | - | - | - | - | - | -  | -  | -  | -   | 1    | 17 |
|                   |              |                    | Tiques collectées |   | -   | - | - | - | - | -    | - | - | - | - | - | - | -  | -  | -  | -   | 2    | 39 |
|                   |              |                    | P (%)             |   | -   | - | - | - | - | -    | - | - | - | - | - | - | -  | -  | -  | -   | 50   | 10 |
|                   | Antsahatsaka | H                  | IP                |   | -   | - | - | - | - | -    | - | - | - | - | - | - | -  | -  | -  | 2,0 | 2,2  |    |
|                   |              |                    | AP                |   | -   | - | - | - | - | -    | - | - | - | - | - | - | -  | -  | -  | 1,0 | 0,2  |    |
|                   |              |                    | I. capturés       |   | 1   | - | - | - | - | 1    | - | - | 6 | - | - | - | -  | -  | 7  | 4   | 56   |    |
|                   |              |                    | I. parasites      |   | 1   | - | - | - | - | 1    | - | - | - | - | - | - | -  | -  | -  | -   | 1    |    |
|                   |              |                    | Tiques collectées |   | 9   | - | - | - | - | 15   | - | - | - | - | - | - | -  | -  | -  | -   | 1    |    |
|                   | Antsirinala  | S                  | P (%)             |   | 100 | - | - | - | - | 100  | - | - | - | - | - | - | -  | -  | -  | -   | 2    |    |
|                   |              |                    | IP                |   | 9,0 | - | - | - | - | 15,0 | - | - | - | - | - | - | -  | -  | -  | -   | 1,0  |    |
|                   |              |                    | AP                |   | 9,0 | - | - | - | - | 15,0 | - | - | - | - | - | - | -  | -  | -  | -   | 0,02 |    |
|                   |              |                    | I. capturés       |   | -   | - | - | - | - | -    | - | - | 1 | - | - | - | -  | -  | 17 | 1   | 38   |    |
|                   |              |                    | I. parasites      |   | -   | - | - | - | - | -    | - | - | - | - | - | - | -  | -  | -  | -   | 3    |    |
|                   | Maridaza     | S                  | Tiques collectées |   | -   | - | - | - | - | -    | - | - | - | - | - | - | -  | -  | -  | -   | 5    |    |
|                   |              |                    | P (%)             |   | -   | - | - | - | - | -    | - | - | - | - | - | - | -  | -  | -  | -   | 8    |    |
|                   |              |                    | IP                |   | -   | - | - | - | - | -    | - | - | - | - | - | - | -  | -  | -  | -   | 1,6  |    |
|                   |              |                    | AP                |   | -   | - | - | - | - | -    | - | - | - | - | - | - | -  | -  | -  | -   | 0,1  |    |
|                   |              |                    | I. capturés       |   | -   | - | - | - | - | -    | - | - | 3 | - | - | - | -  | -  | 8  | 6   | 91   |    |
|                   |              |                    | I. parasites      |   | -   | - | - | - | - | -    | - | - | - | - | - | - | -  | 1  | 4  | 16  |      |    |
| Tiques collectées |              |                    |                   | - | -   | - | - | - | - | -    | - | - | - | - | - | - | 3  | 10 | 63 |     |      |    |
| P (%)             |              |                    |                   | - | -   | - | - | - | - | -    | - | - | - | - | - | - | 13 | 67 | 18 |     |      |    |



| TYPE DE SITE | Période de capture |   |                   | Afrosoricida | <i>Hemicentetes semispinosus</i> | <i>Microgale drouhardi</i> | <i>Microgale dobsoni</i> | <i>Microgale majori</i> | <i>Microgale talazaci</i> | <i>Setifer setosus</i> | <i>Tenrec ecaudatus</i> | Soricomorpha | <i>Suncus murinus*</i> | Nesomyidae | <i>Eliurus tanala</i> | <i>Eliurus minor</i> | <i>Eliurus webbi</i> | Muridae | <i>Mus musculus*</i> | <i>Rattus norvegicus*</i> | <i>Rattus rattus*</i> |
|--------------|--------------------|---|-------------------|--------------|----------------------------------|----------------------------|--------------------------|-------------------------|---------------------------|------------------------|-------------------------|--------------|------------------------|------------|-----------------------|----------------------|----------------------|---------|----------------------|---------------------------|-----------------------|
| FORETVILLAGE |                    |   | IP                |              | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | -                       |              | -                      |            | -                     | -                    | -                    |         | 3,0                  | 2,5                       | 3,9                   |
|              |                    |   | AP                |              | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | -                       |              | -                      |            | -                     | -                    | -                    |         | 0,3                  | 1,6                       | 0,6                   |
|              |                    | H | I. capturés       |              | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | 1                       |              | -                      |            | -                     | -                    | -                    |         | 2                    | 3                         | 51                    |
|              |                    |   | I. parasites      |              | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | 1                       |              | -                      |            | -                     | -                    | -                    |         | -                    | -                         | -                     |
|              |                    |   | Tiques collectées |              | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | 1                       |              | -                      |            | -                     | -                    | -                    |         | -                    | -                         | -                     |
|              |                    |   | P (%)             |              | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | 100                     |              | -                      |            | -                     | -                    | -                    |         | -                    | -                         | -                     |
|              |                    |   | IP                |              | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | 1,0                     |              | -                      |            | -                     | -                    | -                    |         | -                    | -                         | -                     |
|              |                    |   | AP                |              | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | 1,0                     |              | -                      |            | -                     | -                    | -                    |         | -                    | -                         | -                     |
|              | Besakay            | S | I. capturés       |              | -                                | -                          | -                        | -                       | 3                         | -                      | -                       |              | -                      |            | 4                     | -                    | -                    |         | -                    | -                         | 229                   |
|              |                    |   | I. parasites      |              | -                                | -                          | -                        | -                       | 1                         | -                      | -                       |              | -                      |            | 1                     | -                    | -                    |         | -                    | -                         | 2                     |
|              |                    |   | Tiques collectées |              | -                                | -                          | -                        | -                       | 3                         | -                      | -                       |              | -                      |            | 1                     | -                    | -                    |         | -                    | -                         | 2                     |
|              |                    |   | P (%)             |              | -                                | -                          | -                        | -                       | 33                        | -                      | -                       |              | -                      |            | 25                    | -                    | -                    |         | -                    | -                         | -                     |
|              |                    |   | IP                |              | -                                | -                          | -                        | -                       | 3,0                       | -                      | -                       |              | -                      |            | 1,0                   | -                    | -                    |         | -                    | -                         | -                     |
|              |                    |   | AP                |              | -                                | -                          | -                        | -                       | 1,0                       | -                      | -                       |              | -                      |            | 0,2                   | -                    | -                    |         | -                    | -                         | -                     |
|              |                    | H | I. capturés       |              | 4                                | -                          | -                        | 2                       | -                         | 2                      | -                       |              | 3                      |            | 1                     | -                    | -                    |         | 9                    | 1                         | 83                    |
|              |                    |   | I. parasites      |              | 1                                | -                          | -                        | 1                       | -                         | -                      | -                       |              | -                      |            | -                     | -                    | -                    |         | -                    | 1                         | -                     |
|              |                    |   | Tiques collectées |              | 2                                | -                          | -                        | 1                       | -                         | -                      | -                       |              | -                      |            | -                     | -                    | -                    |         | -                    | 2                         | -                     |
|              |                    |   | P (%)             |              | 25                               | -                          | -                        | 50                      | -                         | -                      | -                       |              | -                      |            | -                     | -                    | -                    |         | -                    | 1                         | -                     |
|              |                    |   | IP                |              | 2,0                              | -                          | -                        | 1,0                     | -                         | -                      | -                       |              | -                      |            | -                     | -                    | -                    |         | -                    | 2,0                       | -                     |
|              |                    |   | AP                |              | 0,5                              | -                          | -                        | 0,5                     | -                         | -                      | -                       |              | -                      |            | -                     | -                    | -                    |         | -                    | 2,0                       | -                     |
|              | S                  |   | I. capturés       |              | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | -                       |              | 1                      |            | 4                     | -                    | 2                    |         | 2                    | -                         | 145                   |

| TYPE DE SITE |   | Période de capture |  |   |              |                                  |                            |                          |                         |                           |                        |                         |              |                        |            |                       |                      |                      |         |                      |                           |                       |      |
|--------------|---|--------------------|--|---|--------------|----------------------------------|----------------------------|--------------------------|-------------------------|---------------------------|------------------------|-------------------------|--------------|------------------------|------------|-----------------------|----------------------|----------------------|---------|----------------------|---------------------------|-----------------------|------|
|              |   |                    |  |   | Afrosoricida | <i>Hemicentetes semispinosus</i> | <i>Microgale drouhardi</i> | <i>Microgale dobsoni</i> | <i>Microgale majori</i> | <i>Microgale talazaci</i> | <i>Setifer setosus</i> | <i>Tenrec ecaudatus</i> | Soricomorpha | <i>Suncus murinus*</i> | Nesomyidae | <i>Eliurus tanala</i> | <i>Eliurus minor</i> | <i>Eliurus webbi</i> | Muridae | <i>Mus musculus*</i> | <i>Rattus norvegicus*</i> | <i>Rattus rattus*</i> |      |
| Sahavarina   | S | I. parasités       |  | - | -            | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | -                       | -            | -                      |            | 3                     | -                    | 1                    |         | -                    | -                         | 29                    |      |
|              |   | Tiques collectées  |  | - | -            | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | -                       | -            | -                      | -          |                       | 10                   | -                    | 18      |                      | -                         | -                     | 64   |
|              |   | P (%)              |  | - | -            | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | -                       | -            | -                      | -          |                       | 75                   | -                    | 50      |                      | -                         | -                     | 20   |
|              |   | IP                 |  | - | -            | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | -                       | -            | -                      | -          |                       | 3,3                  | -                    | 18,0    |                      | -                         | -                     | 2,2  |
|              |   | AP                 |  | - | -            | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | -                       | -            | -                      | -          |                       | 2,5                  | -                    | 9       |                      | -                         | -                     | 0,4  |
|              |   | I. capturés        |  | - | -            | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | -                       | -            | 1                      |            |                       | 4                    | -                    | -       |                      | -                         | -                     | 116  |
|              |   | I. parasités       |  | - | -            | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | -                       | -            | 1                      |            |                       | 1                    | -                    | -       |                      | -                         | -                     | 4    |
|              |   | Tiques collectées  |  | - | -            | -                                | -                          | -                        | -                       | -                         | -                      | -                       | -            | 1                      |            |                       | 1                    | -                    | -       |                      | -                         | -                     | 6    |
|              |   | P (%)              |  | - | -            | -                                | 100                        | -                        | -                       | -                         | -                      | -                       | -            | 100                    |            |                       | 25                   | -                    | -       |                      | -                         | -                     | 3    |
|              |   | IP                 |  | - | -            | -                                | 4,0                        | -                        | -                       | -                         | -                      | -                       | -            | 1,0                    |            |                       | 1,0                  | -                    | -       |                      | -                         | -                     | 1,5  |
|              |   | AP                 |  | - | -            | -                                | 4                          | -                        | -                       | -                         | -                      | -                       | -            | 1                      |            |                       | 0,2                  | -                    | -       |                      | -                         | -                     | 0,05 |
|              |   |                    |  |   |              |                                  |                            |                          |                         |                           |                        |                         |              |                        |            |                       |                      |                      |         |                      |                           |                       |      |

**Annexe 19.** Effectifs des tiques collectées sur les petits mammifères dans les sites visités.

**Annexe 19.1.** Effectifs des tiques collectées sur les petits mammifères dans les sites forestiers selon le stade de développement et la saison.

| Site         | Saison | Larve      | Nymphe     | Adulte     | Total       |
|--------------|--------|------------|------------|------------|-------------|
| Antavibe     | Sèche  | 27         | 64         | 2          | <b>93</b>   |
|              | Humide | 0          | 0          | 0          | <b>0</b>    |
| Lakato       | Sèche  | 4          | 28         | 0          | <b>32</b>   |
|              | Humide | 7          | 4          | 36         | <b>47</b>   |
| Avondrona    | Sèche  | 44         | 57         | 15         | <b>116</b>  |
|              | Humide | 1          | 15         | 24         | <b>40</b>   |
| Sahandambo   | Humide | 39         | 661        | 184        | <b>884</b>  |
| <b>Total</b> |        | <b>122</b> | <b>829</b> | <b>261</b> | <b>1212</b> |

**Annexe 19.2.** Effectifs des tiques collectées sur les petits mammifères dans les sites villages selon le stade de développement et la saison.

| Site         | Saison | Larve     | Nymphe    | Adulte    | Total      |
|--------------|--------|-----------|-----------|-----------|------------|
| Ambalafary   | Sèche  | 0         | 41        | 0         | <b>41</b>  |
|              | Humide | 0         | 0         | 0         | <b>0</b>   |
| Antsahatsaka | Sèche  | 0         | 0         | 1         | <b>1</b>   |
|              | Humide | 0         | 4         | 20        | <b>24</b>  |
| Antsirinala  | Sèche  | 0         | 5         | 0         | <b>5</b>   |
| Maridaza     | Sèche  | 56        | 17        | 0         | <b>73</b>  |
|              | Humide | 0         | 1         | 0         | <b>1</b>   |
| <b>Total</b> |        | <b>56</b> | <b>68</b> | <b>21</b> | <b>145</b> |

**Annexe 19.3.** Effectifs des tiques collectées sur les petits mammifères dans les sites forêts naturelles-villages selon le stade de développement et la saison.

| Site         | Saison | Larve     | Nymphe    | Adulte   | Total      |
|--------------|--------|-----------|-----------|----------|------------|
| Besakay      | Sèche  | 4         | 0         | 1        | <b>5</b>   |
|              | Sèche  | 15        | 77        | 1        | <b>93</b>  |
|              | Humide | 0         | 0         | 3        | <b>3</b>   |
| Sahavarina   | Sèche  | 1         | 10        | 0        | <b>11</b>  |
|              | Humide | 0         | 1         | 0        | <b>1</b>   |
| <b>Total</b> |        | <b>20</b> | <b>88</b> | <b>5</b> | <b>113</b> |

**Annexe 20.** Effectifs des tiques récoltées sur le corps des petits mammifères hôtes à travers l'ensemble des sites visités.

| <b>Emplacement</b> | <b>Cou</b> | <b>Dos</b> | <b>Oreille</b> | <b>Patte<br/>antérieure</b> | <b>Patte<br/>postérieure</b> | <b>Queue</b> | <b>Tête</b> | <b>Ventre</b> | <b>Total</b> |
|--------------------|------------|------------|----------------|-----------------------------|------------------------------|--------------|-------------|---------------|--------------|
| Adulte             | 4          | 146        | 1              | 6                           | 15                           | 0            | 28          | 72            | <b>272</b>   |
| Nymphe             | 2          | 231        | 223            | 6                           | 281                          | 66           | 17          | 166           | <b>992</b>   |
| Larve              | 0          | 6          | 84             | 1                           | 68                           | 13           | 2           | 16            | <b>190</b>   |

## GLOSSAIRE

**Anthropogénique** : effets, processus ou matériels générés par les activités de l'homme.

**Congénère** : qui est du même genre.

**Culture sur brûlis (tavy)** : forme d'agriculture temporaire utilisant le feu comme moyen de création de champs dans les pays tropicaux souvent en basse altitude.

**Dispersion** : dissémination des individus d'une espèce, souvent à la suite d'un événement majeur de reproduction. Les organismes peuvent se disperser comme les graines, les œufs, les larves ou en tant qu'adultes.

**Diversité** : terme utilisé pour désigner le nombre des taxa donnés.

**Ectoparasite** : parasite qui vit à la surface externe d'un organisme hôte.

**Endémique** : organisme natif d'une région particulière et inconnu nulle part ailleurs.

**Exotique (introduite)** : espèce non originaire d'une région.

**Habitat** : endroit et conditions dans lesquels vit un organisme.

**Juvenile** : n'ayant plus les caractères d'un jeune, mais pas encore ceux d'un sub-adulte.

**Larve** : premier stade de développement d'un individu après l'éclosion de l'œuf chez les animaux à développement indirect.

**Microhabitat** : combinaison spécifique des éléments d'un habitat au niveau de l'endroit occupé par un organisme.

**Monophylétique** : groupe d'espèces incluant un ancêtre commun et tous ses descendants.

**Nymphe** : stade immature semblable à l'adulte chez les arthropodes.

**Sub-adulte** : qui n'est plus juvenile, mais pas encore physiquement adulte.

**Sympatrie** : deux ou plusieurs organismes qui coexistent dans un même endroit.

**Synanthropique** : espèce animale vivant à proximité de l'homme.

**Taxon** : ensemble d'organismes contenus dans un niveau hiérarchique (ou catégorie ou rang) d'une classification.

**Ubiquiste** : espèce animale ou végétale pouvant s'adapter à tous les habitats.

**Zoonose** : maladies et infections dont les agents se transmettent naturellement des animaux à l'homme et vice-versa.

# TITRE : ETUDE ECO-BIOLOGIQUE DES PETITS MAMMIFERES DU DISTRICT DE MORAMANGA ET DE LEURS TIQUES (ORDRE DES IXODIDA) DANS LES HABITATS FORESTIERS ET ANTHROPOGENIQUES

## RESUME

Cette étude a été entreprise afin d'évaluer l'écologie et la biologie des communautés de petits mammifères non volants et de leurs tiques (Ordre des Ixodida) dans les habitats forestiers (04 sites), anthropogéniques (05 sites) et les combinaisons de ces deux habitats (02 sites) dans le District de Moramanga, Centre-est de Madagascar, à travers trois approches : l'évaluation de la diversité des petits mammifères, l'étude de la niche trophique de *Rattus* spp. par les analyses des isotopes stables et enfin l'étude éco-biologique des tiques chez ces petits mammifères. Les échantillonnages ont été menés à partir du mois de juillet 2013 à février 2015. Au total, 25 espèces de petits mammifères ont été répertoriées. Outre les espèces introduites, dans les forêts 18 espèces (12 Afrosoricida et 06 Nesomyidae) ont été répertoriées contre 07 sept espèces (06 Afrosoricida et 01 Nesomyidae) dans les villages. C'est pour la première fois que *Microgale majori* a été recensée à plusieurs reprises dans un habitat non forestier. Les analyses par les isotopes stables ont révélé que *Rattus rattus* occupe une niche trophique large dans les habitats forestiers et anthropogéniques. Cette niche est plus étendue par rapport à celle de son congénère *Rattus norvegicus*. Les discordances des signatures isotopiques entre les habitats ont montré des signes indirects de déplacements des individus de *Rattus rattus* entre les différents habitats étudiés. Ces observations confèrent à cette espèce envahissante un rôle potentiel en tant que compétiteur et transmetteur de maladies et de parasites envers les espèces de petits mammifères endémiques. En outre, neuf espèces de tiques adultes et neuf morpho-espèces non adultes ont été recensées sur 14 espèces de micromammifères hôtes. Parmi ces espèces de tiques, *Ixodes* aff. *albignaci* sp. 1, *Ixodes* aff. *albignaci* sp. 2 et *Ixodes* sp. sont sûrement des formes nouvelles pour la science. La plupart des tiques ont été trouvées sur les Afrosoricida dans les forêts. Seules *Haemaphysalis elongata* et *Ixodes lunatus* sont présentes dans les villages. Les morpho-espèces aux stades pré-adultes des tiques sont les formes partagées entre *Rattus rattus* et les espèces endémiques. En termes de conservation, cette étude apporte de nouvelles bases de données et approches sur l'exploitation des habitats par les communautés micromammiliennes, sur leurs tiques et l'écologie de *Rattus* spp. dans les habitats forestiers et villageois.

**Mots clés :** petits mammifères, Moramanga, forêt naturelle, village, habitat anthropogénique, *Rattus*, isotope stable, tique, Madagascar.

## ABSTRACT

This study was carried out to assess the ecology and biology of small mammals communities and their ticks (Order: Ixodida) within forests (04 sites), anthropogenic habitats (05 sites) and combination of those two types of habitat (02 sites) in the Moramanga District, central eastern Madagascar. Three approaches were used: inventories of small mammals, stable isotope analysis to study trophic niche differentiation among *Rattus* spp. and assessment of ticks on captured small mammals. Samplings were carried out from July 2013 to February 2015. In total, 25 small mammals species were recorded. Excluding introduced species, 10 species (12 Afrosoricida and 06 Nesomyidae) were captured in forest habitat whereas 07 species (06 Afrosoricida and 01 Nesomyidae) were trapped in anthropogenic habitats. It was first record of *Microgale majori*, with many cases, in non-forested sites near villages. Stable isotope analysis revealed a large and flexible trophic niche in *Rattus rattus* among habitats, which is larger than that of *Rattus norvegicus*. Habitat isotopic signature discordances showed indirect signs of migration of *Rattus rattus* between forest and villages. Those findings attribute to this species a potential role as competitor, predator and vector of diseases and parasites to endemic species. Besides, nine species of adult and nine non-adult morpho-species of ticks were recorded on 14 small mammal hosts. Among these hosts, eight species belong to the endemic taxon Afrosoricida and one species belongs to the endemic Sub-family of Nesomyinae. Among sampled ticks, *Ixodes* aff. *albignaci* sp. 1, *Ixodes* aff. *albignaci* sp. 2 and *Ixodes* sp. constitute probably new species for science. Most of tick species were found on Afrosoricida in forests, among which *Haemaphysalis elongata* and *Ixodes lunatus* occur in villages. Only non-adult morpho-species are shared between *Rattus rattus* and endemic species. In conservation aspects, this study provides new data and approaches basis on small mammals habitats use and their ticks and ecology of *Rattus* spp. in forest and anthropogenic habitats.

**Key words:** small mammals, Moramanga, natural forest, village, anthropogenic habitat, *Rattus*, stable isotope, tick, Madagascar.

**Directeur de thèse :** Professeur Achille Philippe  
Raselimanana

**Co-directeur de thèse :** Docteur H.D.R. Steven  
Michael Goodman

## Impétrant

**Nom et prénoms :** Toky Maheriniaina Randriamoria

**Adresse :** Lot II N 40 AB, Analamahitsy, TANA 101

**Tél :** +261 33 11 74 845

**e-mail :** tokilaci@yahoo.fr