

Diversité des Arthropodes de sous-bois des forêts sèches de Madagascar

Manoa L. FALIARIVOLA^{1,3}, Aristide ANDRIANARIMISA^{1,2},
Marie Jeanne RAHERILALAO^{1,3} & Steven M. GOODMAN^{3,4}

¹ Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Domaine Sciences et Technologies, Université d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101, Madagascar <manoalahatriniaivo@gmail.com>

² Wildlife Conservation Society, BP 8500, Antananarivo 101, Madagascar <aristide@wcs.org>

³ Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar <jraherilalao@gmail.com>

⁴ Field Museum of Natural History, 1400 South DuSable Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605, États-Unis <sgoodman@fieldmuseum.org>

(Accepté le 18.VII.2022 ; publié en ligne le 20.IX.2022)

Résumé. – Les Arthropodes de Madagascar font partie des groupes d'animaux encore mal connus de l'île. L'objectif principal de cette étude est de déterminer et de voir la variation de la diversité de ce groupe dans le sous-bois au niveau de trois différentes localités de basse altitude des forêts sèches de l'ouest de Madagascar. Les trois localités, inventoriées durant la saison sèche de l'année 2017, sont le Parc national d'Ankarafantsika (16°18'S, pluviométrie moyenne annuelle : 867 mm), au nord-ouest ; la forêt du Centre National de Formation, d'Études et de Recherches en Environnement et Forestier (CNFEREF) de Kirindy (20°04'S, pluviométrie moyenne annuelle : 555 mm), au centre-ouest ; et le Parc national de Tsimanampesotse (24°01'S, pluviométrie moyenne annuelle : 334 mm) au sud-ouest. Des pièges Malaise et trous-pièges (*pitfall*) ont été utilisés pour capturer les Arthropodes. Vingt-quatre ordres d'Arthropodes répartis dans 133 familles ont été identifiés. La communauté d'Ankarafantsika est la plus diversifiée, réunissant 19 ordres et 89 familles avec une répartition des individus au sein des différents rangs taxonomiques plus en équilibre. Tsimanampesotse suit avec 18 ordres et 69 familles, et finalement Kirindy CNFEREF ayant 17 ordres et 70 familles. La similarité calculée entre les différentes communautés au niveau famille est assez élevée tandis que celle au niveau ordres reste relativement faible même si une homogénéité entre les différentes localités a été constatée. La composition des Arthropodes des forêts sèches de Madagascar varie en fonction des conditions du milieu telles que les facteurs bioclimatiques et les caractéristiques de la végétation au niveau des différentes localités.

Abstract. – **Diversity of understory arthropods in the dry forests of Madagascar.** The arthropods of Madagascar are among the most poorly known animal groups on the island. The principal objective of this study was to determine the diversity of this group at three different localities in lowland dry forests of western Madagascar. The three sites, all inventoried during the dry season in 2017, include: the Ankarafantsika National Park (16°18'S, annual rainfall: 867 mm) in the northwest; the forest of the Centre National de Formation, d'Études et de Recherches en Environnement et Forestier (CNFEREF) at Kirindy (20°04'S, annual rainfall: 555 mm) in the central west; and the Tsimanampesotse National Park (24°01'S, annual rainfall: 334 mm) in the extreme southwest. Malaise and pit-fall traps were used to capture arthropods and 24 orders belonging to 133 families were identified. The community at Ankarafantsika was the most diverse with 19 orders and 89 families with a more balanced taxonomic representation, while Tsimanampesotse had 18 orders and 69 families and Kirindy CNFEREF had 17 orders and 70 families. Calculated similarity between the different sites at the family level was relatively high, while that at the order level relatively low even given a certain level of homogeneity was noted between the three localities. The composition of arthropods in the dry forests of Madagascar varies according to local conditions, which include bioclimatic factors, and the characteristics of the vegetation at the three localities.

Keywords. – Malagasy dry forest, arthropods, distribution, environmental conditions, vegetation.

Les Arthropodes, notamment les Insectes, constituent un chaînon essentiel dans les réseaux trophiques de plusieurs vertébrés. Il existe toujours dans toutes les grandes classes animales, au moins une famille, un genre ou une espèce qui est insectivore, que ce soit de manière stricte, passagère ou occasionnelle. Par exemple, à Madagascar, plusieurs espèces de petits

mammifères consomment des insectes (SOARIMALALA & GOODMAN, 2011) comme *Tenrec ecaudatus* Schreber, 1777, qui se nourrit des larves de la famille des Scarabaeidae (SOARIMALALA & GOODMAN, 2003); de nombreuses espèces d'oiseaux sont insectivores (RAHERILALAO & GOODMAN, 2011; SAFFORD & HAWKINS, 2013), tel que *Xenopirostris damii* Schlegel, 1865, qui se nourrit d'Orthoptera (MIZUTA *et al.*, 2001; SAFFORD & HAWKINS, 2013); la plupart des espèces de chauve-souris sont également insectivores (GOODMAN, 2011); chez les reptiles, toute une famille, les Gekkonidae, adopte largement ce régime alimentaire (BAUER, 2003); cela se retrouve également chez les lémurienens comme le cas de *Microcebus rufus* Geoffroy, 1834, quand la nourriture de base de cette espèce n'est pas suffisante (ATSALIS, 1999), et même chez les carnivores (GOODMAN, 2012) comme *Galidictis fasciata grandidieri* Wozencraft, 1986 (ANDRIATSIMIETRY *et al.*, 2009). De ce fait, les Arthropodes étant présents dans la quasi-totalité des chaînes trophiques, l'étude de leur distribution peut aider à comprendre celles des autres espèces qui s'en servent comme nourriture.

Une majorité de la diversité des grands groupes du monde vivant, incluant les Arthropodes, se concentre dans les régions tropicales (HAWKINS, 2001). En règle générale, la distribution des Arthropodes répond à différentes caractéristiques du milieu telles que la distribution de la végétation et les conditions climatiques, aussi bien dans les zones tropicales (RODGERS & KITCHING, 2011; ASHTON *et al.*, 2015), les zones subtropicales (BELHADID *et al.*, 2013), que dans les zones tempérées, comme au Canada (DANKS, 1993). L'étude de l'influence du changement climatique sur la diversité, en se penchant sur le cas des Fourmis (JENKINS *et al.*, 2011), a montré que le modèle de distribution de ce groupe suit celui des autres faunes et flores terrestres, du moins en richesse taxonomique, en ayant une forte concentration, aussi bien en diversité qu'en abondance, dans les régions tropicales humides, et en diminuant vers les régions froides et sèches subarctiques. Selon cet auteur, le climat est parmi les principales causes de ce modèle de distribution. Il a aussi montré que les régions biogéographiques dans l'hémisphère Sud sont plus diverses, que ce soit dans l'Ancien ou dans le Nouveau Monde. Le schéma de distribution de la diversité biologique observée à grande échelle pourrait également s'observer dans une échelle plus petite. Cependant, une autre étude faite sur les Hymenoptera a montré une augmentation de la diversité des tropiques vers le pôle (KOUKI *et al.*, 1994). En se basant sur ses travaux antérieurs dans l'Ancien Monde avec ses collaborateurs (PLATNIK & SHADAB, 1978, 1979; PLATNICK & FORSTER, 1989, 1990), travaux principalement axés sur les araignées, PLATNICK (1991) a également conclu que les zones tempérées de l'hémisphère Sud abritent également une richesse spécifique similaire à celle des zones tropicales. La diminution de la diversité vers les zones tempérées ne se rencontre pas dans l'hémisphère Sud; inversement, elle augmente.

Les variables environnementales distribuées le long du gradient latitudinal déterminent l'abondance de la diversité biologique (GASTON, 2000). En effet, le type et la structure de l'habitat affectent la fluctuation des Arthropodes et des autres groupes du monde vivant dans un endroit donné (CUSHMAN & MCGARIGAL, 2004) car ils déterminent les conditions éco-physiologiques et climatiques du milieu, qui à leur tour influent sur la nature et la quantité des ressources disponibles (PARMESAN, 2006). Dans les différents micro-habitats existants, les variations des caractéristiques, telles que la pénétration du rayonnement solaire, la densité du recouvrement foliaire, l'humidité ou la chaleur, conditionnent la présence d'une espèce d'arthropode donnée dans ces habitats. En fonction de cela, certains Arthropodes vivent exclusivement ou majoritairement au sol, dans les fourrés, dans le sous-bois, dans la canopée, etc., selon leurs besoins (ZAGATTI, 2011).

Les caractéristiques des forêts sèches de Madagascar, qui s'étalent dans la partie occidentale de l'île, changent suivant un gradient latitudinal nord-sud, partiellement la conséquence d'un degré d'aridification augmentant dans ce même sens (DONQUE, 1975 ; GOODMAN *et al.*, 2008). Le climat joue un rôle important dans ce phénomène. Régulé et redirigé par le relief, le vent influence le climat : la pluviométrie de la partie occidentale de l'île est la plus faible et diminue du nord au sud (fig. 1). Il en va de même avec la température, bien que dans le sud celle-ci connaisse encore des pics extrêmes au milieu de la journée. Les formations végétales varient d'une forêt dense sèche au nord vers un fourré sec épineux au sud (WELLS, 2008 ; GAUTIER *et al.*, 2018). À cause du relief naturel formant des barrières de dispersion, ces formations sont également subdivisées en plusieurs centres d'endémisme (GOODMAN *et al.*, 2008).

À part les travaux antérieurs sur les Arthropodes de Madagascar qui se sont majoritairement focalisés sur la description taxonomique, l'ouvrage de PAULIAN (1961) sur la zoogéographie de Madagascar et des îles voisines met en relief l'évolution des espèces et leurs relations avec leurs milieux et explique l'affiliation et la distribution de la faune malgache, incluant celles des Arthropodes. Toutefois, la diversité et l'écologie des Arthropodes de Madagascar restent mal connues. L'objectif de cette étude est ainsi de déterminer la diversité des différentes communautés d'Arthropodes vivant dans les forêts sèches de Madagascar. Les apports de cette étude seront utiles aux recherches sur la distribution, les variations saisonnières ou spatiales, le régime alimentaire ou la dynamique des populations etc. des différents groupes d'animaux qui partagent ou croisent les mêmes chaînes trophiques que celles des Arthropodes des forêts sèches de Madagascar. L'hypothèse nulle à vérifier est que la diversité des communautés d'Arthropodes est homogène au niveau des différentes localités échantillonnées.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les échantillonnages ont été effectués dans trois zones d'étude durant leur saison sèche respective (fig. 2). En se basant sur la saisonnalité du climat de ces zones étudiées, les données obtenues sont comparables même si les dates d'échantillonnages ne sont pas les mêmes. Les aires protégées suivantes ont été choisies :

- Parc national d'Ankarafantsika, au nord-ouest (limite est-ouest : $16^{\circ}16'55,56''\text{S}$ $46^{\circ}34'25,14''\text{E}$ et $16^{\circ}10'27,55''\text{S}$ $47^{\circ}16'9,01''\text{E}$);
- zone forestière du Centre National de Formation, d'Etudes et de Recherches en Environnement et Forestier (CNFEREF) de Kirindy (inclus dans le Paysage Harmonieux Protégé de Menabe Antimena) au centre-ouest (limite nord-sud : $20^{\circ}15'53,60''\text{S}$ $44^{\circ}37'20,96''\text{E}$ et $19^{\circ}38'42,18''\text{S}$ $44^{\circ}26'53,38''\text{E}$);

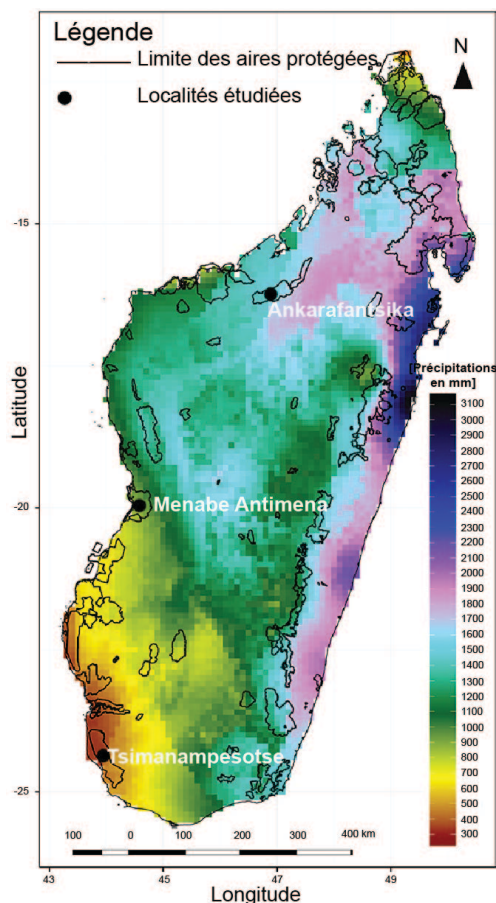


Fig. 1. – Localisation des trois zones d'études et précipitations annuelles à Madagascar entre 1985 et 2014 (modifié à partir de RAKOTONDRAFARA *et al.*, 2018).

– Parc national de Tsimanampesotse, au sud-ouest (limite nord-sud : 23°55'20,64"S 43°49'1,70"E et 24°55'2,96"S 44°09'8,75"E) (fig. 2).

Dans chaque aire protégée, deux sites ont été échantillonnés en 2017 et chacun de ces sites comprend deux stations de captures. Durant trois années consécutives (2015-2017), la moyenne de la pluviométrie annuelle dans les trois zones d'études était de : 1007 mm (868 mm en 2017) pour Ankarafantsika, 555 mm (305 mm en 2017) pour Kirindy CNFEREF et de 334 mm (201 mm en 2017) pour Tsimanampesotse. Sauf indication contraire, les données météorologiques telles que la température et la pluviométrie mentionnées dans cette étude proviennent d'une consultation auprès des archives de la Direction Générale de la Météorologie d'Ampanhidromby, à Antananarivo.

Description des sites et périodes d'études. – Le Parc national d'Ankarafantsika, qui se trouve sur la partie nord-ouest de Madagascar (fig. 1), appartient au domaine phytogéographique de l'Ouest selon la classification de FARAMALALA (1995). Le climat dominant est de type sec (caractéristique de la partie nord-ouest de Madagascar), mais récemment la saison des pluies a tendance à commencer et à finir plus tôt que la normale saisonnière (GOODMAN *et al.*, 2018). Le premier site de cette localité, échantillonné du 12.V.2017 au 22.V.2017, se trouve dans la zone surplombant la partie est du lac Ravelobe. Les captures dans ce site ont été faites au niveau de deux stations situées autour des coordonnées géographiques 16°18,456'S 46°49,52'E, à 140 m d'altitude. La formation végétale est une forêt dense sèche (GAUTIER *et al.*, 2018), caractérisée par des grands arbres de 15 à 25 cm de diamètre, d'une canopée

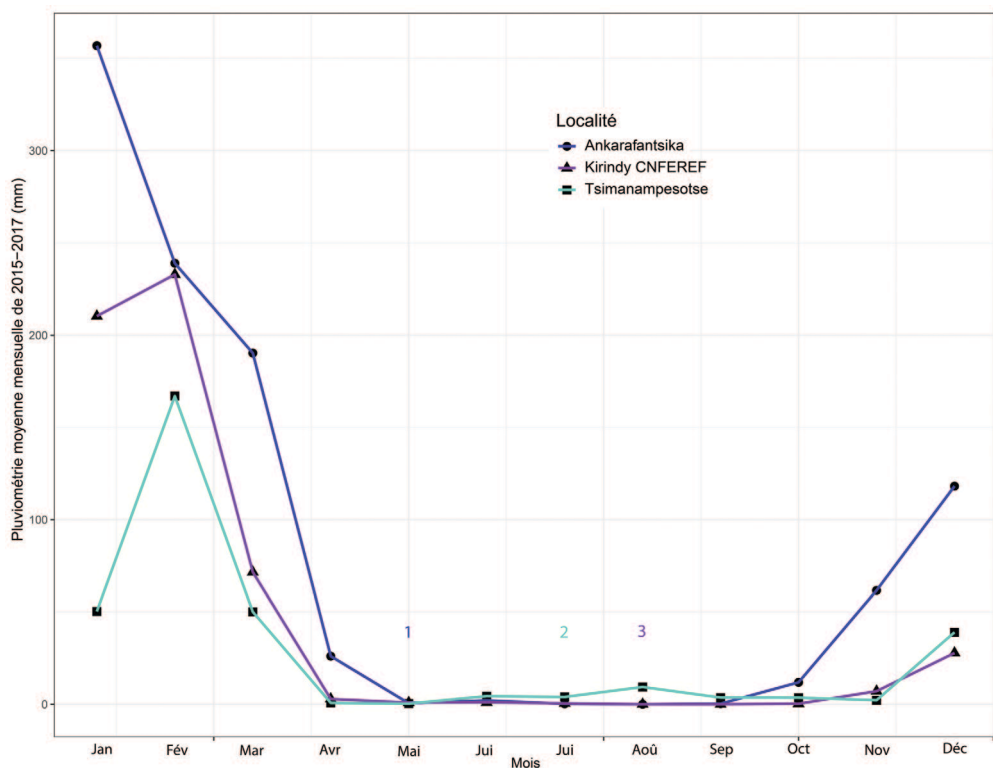


Fig. 2. – Variation moyenne mensuelle de la pluviométrie entre 2015 et 2017 dans les trois zones étudiées et périodes d'échantillonnage (20 jours, avec 1 = début des échantillonnages à Ankarafantsika, 2 = début des échantillonnages à Tsimanampesotse, 3 = début des échantillonnages à Kirindy CNFEREF).

largement ouverte au cours de l'étude, variant de 8 à 10 m de haut avec des émergents de 10 à 15 m. Il existe des fourrés par endroits et le niveau inférieur du sous-bois est plutôt clair. Quoiqu'existant, la séparation entre les strates de la forêt n'est pas évidente. Le second site, échantillonné du 28.V.2017 au 7.VI.2017, se trouve dans la partie est du Jardin botanique A, les stations de capture se situant aux alentours des coordonnées géographiques 16°18'58,4"S 46°48'58,5"E, à 117 m d'altitude. La forêt est de même type que celui du premier site. Les grands arbres n'existent que par endroits, la hauteur de la canopée varie de 5 à 6 m avec des émergents pouvant atteindre 15 m. Le site est marqué par l'abondance des lianes épineuses, augmentant ainsi la densité du recouvrement de la strate inférieure.

La forêt de Kirindy CNFEREF se trouve dans la partie centre-ouest de Madagascar (fig. 1), dans le domaine phytogéographique de l'Ouest (FARAMALALA, 1995). Incluse dans le Paysage Harmonieux Protégé de Menabe Antimena, son climat est sous l'effet de deux types : le climat sec de la partie ouest de Madagascar influençant la zone nord, et le climat subaride du sud-ouest affectant la zone sud (GOODMAN *et al.*, 2018). Kirindy CNFEREF est subdivisée en plusieurs blocs numérotés de façon alphanumérique. Le premier site, prospecté du 24.VIII.2017 au 3.IX.2017, se trouve dans la partie nord du bloc CS7 dont les stations échantillonnées sont localisées autour des coordonnées géographiques 20°04'11,6"S 44°40'34,3"E, à 91 m d'altitude. La formation végétale est une forêt dense sèche (GAUTIER *et al.*, 2018). Elle est marquée par la présence de grands arbres et de gros tronc morts, une canopée ouverte d'une hauteur variant de 8 à 12 m et des émergents atteignant les 18 m. Lors de la descente sur le terrain, la défeuillaison était à un stade déjà avancé, donnant une litière bien fournie. Le second site échantillonné du 8.IX.2017 au 18.IX.2017, se trouve dans le bloc CS5, l'épicentre des échantillonnages se trouve aux coordonnées géographiques 20°04'09,2"S 44°39'19,7"E, à une altitude de 56 m. La forêt est caractérisée par des grands arbres variant de 15 à 30 cm de diamètre, une canopée quasi ouverte au cours de l'étude, d'une hauteur allant de 5 à 8 m avec des émergents atteignant 15 ou 20 m (*Adansonia spp.*). La défeuillaison était aussi à un stade avancé, fournissant une litière abondante.

Le Parc national de Tsimanampesotse se trouve dans la partie sud-ouest de Madagascar (fig. 1), il appartient au domaine phytogéographique du Sud (FARAMALALA, 1995). Le climat dominant est de type subaride. Durant les 30 dernières années, il y a eu un retard du début et une fin précoce de la saison de pluies par rapport à la normale (GOODMAN *et al.*, 2018). Les stations de collectes du premier site, échantillonnées du 1.VII.2017 au 11.VII.2017, se trouvent dans la forêt littorale bordant le lac, autour des coordonnées géographiques 24°01'46,1"S 43°44'38,2"E, à 14 m d'altitude. La formation végétale est caractérisée par du fourré sec épineux (GAUTIER *et al.*, 2018). La végétation éparse se développant sur sable roux se compose de plantes courtes et robustes, avec des diamètres variant de 10 à 20 cm, à l'exception des pieds d'*Adansonia spp.* et de *Delonix spp.* qui sont de plus grands calibres. La canopée est très ouverte, d'une hauteur variant de 5 à 7 m, et les émergents sont quasi-inexistants. Les feuilles des arbres étaient presque tombées au cours de l'étude mais la litière restait inexistante sur une très grande partie de la zone étudiée. Le second site, échantillonné du 16.VII.2017 au 26.VII.2017, est localisé aux coordonnées géographiques 24°01'29,4"S 43°44'19,2"E, à 16 m d'altitude. La formation végétale est la même que dans le premier site, la hauteur de la canopée varie de 5 à 6 m avec certains émergents allant jusqu'à 8 m.

Capture et identification des Arthropodes. – Un échantillonnage des Arthropodes au moyen des pièges Malaise (pour les Arthropodes arboricoles) et trous-pièges (*pitfall*) (pour les Arthropodes au niveau du sol), a été réalisé au sein de trois localités (fig. 3-5). Dans chaque

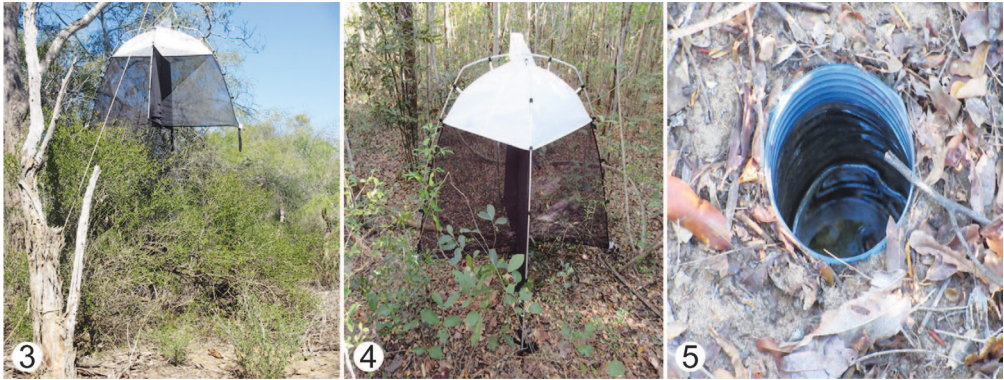


Fig. 3-5. – Types et dispositions des pièges utilisés pour la capture des arthropodes. – 3, Piège Malaise installé en hauteur. – 4, Piège Malaise installé au sol. – 5, Trou-piège.

station de chaque site, six pièges Malaise dont trois disposés en hauteur, avec leurs ouvertures situées à 3 m de haut, et trois au sol, ainsi que 18 trous-pièges ont été installés dans le sous-bois (avec de l'alcool comme liquide de conservation). Tous les pièges ont été ouverts durant le jour (à partir de 6 h du matin) et fermés à la tombée de la nuit (après 18 h du soir), pendant cinq jours consécutifs. Les prélèvements des arthropodes collectés se sont faits à chaque fin de séries de cinq jours d'échantillonnage. Les arthropodes ainsi collectés ont été stockés dans de l'alcool à 70 % puis identifiés dans les laboratoires du "Madagascar Biodiversity Center" (MBC), sis à Tsimbazaza, Antananarivo, suivant les clés de détermination de TRIPLEHORN & JOHNSON (2005), de BORROR *et al.* (1992), ainsi que quelques livres sur les insectes (SMITHERS, 1990 ; PICKER *et al.*, 2002). Les spécimens, après avoir été identifiés, ont été déposés dans les laboratoires du MBC.

Traitement des données. – Le nombre d'individus capturés pour chaque rang taxonomique a été retenu comme leur abondance. L'indice de Shannon-Weaver (H') a été utilisé pour mesurer la diversité car il tient compte aussi bien du nombre de rangs taxonomiques présents que de l'abondance des individus au sein des différents taxons du présent échantillonnage. Sa valeur est sensible à la notion de diversité (répartition des individus au sein des taxons dans le milieu) et non uniquement à celle de la richesse taxonomique (nombre de taxons présents dans le milieu) (SHANNON & WEAVER, 1949). Le calcul de l'équitabilité (J) a été effectué selon la méthode de PIELOU (1993). La mesure de la similarité entre les sites a été faite à partir de l'indice de similarité (s) de SØRENSEN (1948), qui utilise les données de présence-absence pour mesurer le degré de similarité de deux échantillons. Le test de khi-2 d'homogénéité a été utilisé pour vérifier l'hypothèse émise. Les traitements ont été faits avec le logiciel R en utilisant le package "Vegan" (version 3.5.1) (R CORE TEAM, 2018).

RÉSULTATS

Diversité des communautés. – Les nombres d'individus capturés par rang taxonomique (ordre et famille) et par localité, incluant la richesse et l'abondance, sont détaillés dans le tableau I. Le tableau II récapitule les grandes lignes des résultats. Un total de 24 ordres se répartissant dans 133 familles a été enregistré lors de la présente étude. Ankafantsika a réuni la plus grande communauté d'Arthropodes avec 19 ordres et 89 familles, Tsimanampesotse quant à elle a enregistré 18 ordres de 69 familles contre 17 ordres et 70 familles au niveau de

Tableau I. – Abondance des Arthropodes (nombre d'individus) capturés et identifiés par type de piège et par localité.

Ordres	Familles	Ankarafantsika		Kirindy		Tsimanampesotse	
		Malaise	Trou-piège	Malaise	Trou-piège	Malaise	Trou-piège
Araneae	Araneidae	11	18	1	6	6	14
	Caponidae	0	0	0	0	0	7
	Gnaphosidae	0	0	0	9	0	0
	Linyphiidae	0	0	1	8	0	3
	Lycosidae	0	6	0	29	0	19
	Salticidae	1	8	2	13	0	0
	Tetragnathidae	0	1	0	0	0	0
Blattodea	Blattellidae	2	9	8	1	2	1
	Blattidae	0	0	5	6	0	2
Coleoptera	Aderidae	0	0	1	0	0	0
	Agyrtidae	0	0	0	1	0	0
	Anobiidae	1	2	2	0	1	0
	Anthribidae	0	0	0	0	1	0
	Apionidae	6	0	1	0	1	0
	Bostrichidae	0	26	2	4	0	15
	Brentidae	3	0	0	0	1	0
	Buprestidae	0	0	12	0	6	0
	Byrrhidae	0	7	0	0	0	0
	Cantharidae	1	0	1	0	1	0
	Carabidae	0	0	0	0	0	12
	Cerambycidae	1	0	0	0	2	0
	Chrysomelidae	9	24	2	0	2	0
	Cincidelidae	1	0	0	0	0	0
	Cleridae	0	0	12	0	5	4
	Coccinellidae	4	1	0	0	0	0
	Colydiidae	0	0	0	0	0	17
	Corylophidae	0	0	2	0	0	0
	Cryptophagidae	0	0	0	0	1	0
	Cucujidae	0	0	3	29	0	0
	Cupedidae	1	0	0	0	0	0
	Curculionidae	17	0	4	0	0	1
	Dermestidae	0	1	0	0	0	0
	Meloidae	1	0	0	0	0	0
	Nitidulidae	1	3	0	0	0	0
	Nosodendridae	1	0	0	0	0	0
	Poduridae	0	2	0	0	0	0
	Pselaphidae	0	0	1	0	0	0
	Rhysodidae	1	0	0	110	0	0
	Scarabaeidae	0	9	0	2	0	15
	Scolytidae	3	126	1	0	0	0
	Silphidae	0	0	0	0	0	2
	Silvanidae	0	8	0	5	0	22
	Staphylinidae	3	8	0	5	0	5
	Tenebrionidae	0	7	0	38	1	9
	Non identifiée	1	1	0	3	4	11

Ordres	Familles	Ankarafantsika		Kirindy		Tsimanampesotse	
		Malaise	Trou-piège	Malaise	Trou-piège	Malaise	Trou-piège
Collembola	Entomobryidae	180	0	21	0	14	0
	Isotomidae	5	2	8	0	5	0
	Neelidae	40	0	0	0	0	0
	Onychiuridae	0	0	2	0	0	0
	Sminthuridae	10	0	0	0	0	0
Dermaptera	Non identifiée	0	0	0	0	0	1
Diplopoda	Glomeridae	0	0	0	0	9	0
	Spirobolidae	0	0	0	6	0	0
Diptera	Acroceridae	2	59	0	0	0	0
	Asilidae	1	0	1	0	1	0
	Bombyliidae	0	0	1	0	0	0
	Calliphoridae	0	0	0	0	2	0
	Cecidomyiidae	10	0	5	0	11	0
	Ceratopoginidae	0	0	5	3	22	0
	Chaoboridae	0	0	0	0	0	0
	Chironomidae	9	0	0	0	0	1
	Culicidae	118	11	0	0	0	0
	Dixidae	10	0	0	0	0	0
	Drosophilidae	0	1	0	0	0	0
	Ephydriidae	0	0	0	0	5	0
	Muscidae	3	2	3	0	74	51
	Mycetophilidae	5	0	0	0	0	0
	Oestridae	2	0	0	0	0	0
	Phoridae	81	9	5	140	3	157
	Platystomatidae	0	0	0	4	1	0
	Sciaridae	10	0	0	0	0	0
	Simuliidae	1	0	3	0	23	2
	Stratiomyidae	3	0	0	0	0	0
	Tephritidae	0	0	1	0	0	1
	Thaumaleidae	4	0	2	0	39	0
	Therevidae	0	0	1	0	0	0
	Xylomyidae	0	0	0	0	1	0
	Non identifiée	0	0	0	0	101	0
Hemiptera	Aphididae	0	0	6	0	0	0
	Aphrophoridae	1	0	0	0	0	1
	Aradidae	0	1	0	0	0	0
	Cicadellidae	3	0	31	1	18	2
	Cicadidae	9	0	2	0	3	1
	Cixiidae	1	0	0	0	0	0
	Delphacidae	11	5	0	0	3	0
	Fulgoridae	0	0	1	0	1	0
	Gelastocoridae	1	1	0	0	0	0
	Nabidae	0	2	0	0	0	0
	Pentatomidae	1	0	2	1	0	5
	Polycetenidae	13	0	0	0	0	0
	Pyrhocoridae	0	0	0	0	2	3
	Reduviidae	1	1	0	1	0	0
	Rhyparochromidae	0	0	0	0	0	3
	Tingidae	0	0	1	0	0	0
	Non identifiée	11	1	0	6	0	8

Ordres	Familles	Ankarafantsika		Kirindy		Tsimanampesotse	
		Malaise	Trou-piège	Malaise	Trou-piège	Malaise	Trou-piège
Hymenoptera	Argidae	1	0	0	0	0	0
	Aulacidae	0	0	1	0	0	0
	Bethylidae	0	0	0	5	0	0
	Braconidae	0	0	1	0	2	8
	Cephidae	4	0	0	0	0	1
	Cynipidae	0	0	5	1	0	0
	Eulophidae	1	0	1	0	0	0
	Formicidae	82	830	37	2121	47	1228
	Halictidae	1	0	1	0	0	0
	Ichneumonidae	0	3	0	0	1	0
	Megaspilidae	6	0	0	0	0	0
	Mymaridae	19	0	2	1	7	2
	Siricidae	1	0	0	0	0	7
	Sphecidae	2	0	0	0	0	3
	Stephanidae	3	0	0	0	1	0
	Tenthredinidae	1	0	0	0	0	0
	Tiphiidae	0	0	1	0	0	0
	Vanhorniidae	0	0	1	0	0	0
	Vespidae	0	1	1	1	3	26
	Non identifiée	0	0	3	2	2	3
Isoptera	Termitidae	0	1	0	0	0	0
Ixodida	Argasidae	0	0	2	0	5	0
	Tetranichydae	8	0	116	0	9	0
Lepidoptera	Acrantopteroctetidae	1	0	0	0	0	0
	Danaidae	0	1	0	0	0	0
	Eriocraniidae	0	1	0	0	0	0
	Gelechiidae	33	0	8	0	234	0
	Hesperiidae	1	0	0	0	0	0
	Noctuidae	5	0	2	0	5	0
	Papilionidae	0	1	0	0	0	0
	Pieridae	5	0	0	0	0	0
	Tortricidae	2	0	0	0	0	0
	Non identifiée	1	1	0	0	0	2
Mantodea	Mantidae	1	1	0	0	0	2
Mecoptera	Non identifiée	2	0	0	0	0	0
Neuroptera	Myrmeleontidae	0	0	0	0	0	1
Orthoptera	Acrididae	0	2	0	1	2	1
	Gryllacrididae	0	1	0	12	0	21
	Gryllidae	5	78	0	2	0	0
Pseudoscorpionida	Non identifiée	0	2	0	2	0	3
Psocoptera	Lachesillidae	2	0	0	0	0	0
Psocoptera	Psocidae	6	1	0	0	3	0
Psocoptera	Non identifiée	6	0	5	0	1	0
Scolopendromorpha	Scolopendridae	0	0	0	1	0	1
Scorpionida	Scorpionidae	0	1	0	1	0	1
Siphonaptera	Non identifiée	1	0	0	0	0	0

Ordres	Familles	Ankarafantsika		Kirindy		Tsimanampesotse	
		Malaise	Trou-piège	Malaise	Trou-piège	Malaise	Trou-piège
Thysanoptera	Phlaeothripidae	0	0	4	0	0	0
	Non identifiée	1	0	0	0	0	0
Trichoptera	Non identifiée	0	2	0	0	0	0
Zygentoma	Lepismatidae	0	0	2	1	0	0
Total		815	1289	354	2582	694	1705
Grand total			2104		2936		2399

Kirindy CNFEREF. Dans l'ensemble, les ordres les plus abondants sont successivement les Hymenoptera, représentant 60,2 % des collectes, les Diptera avec 13,6 % et les Coleoptera avec 8,9 %. Les ordres restants sont peu représentés (< 5 % chacun).

Les échantillonnages réalisés au moyen des pièges Malaise ont permis d'identifier 17 ordres d'Arthropodes, dont le plus grand nombre a été localisé à Ankarafantsika. Il en va de même pour les échantillonnages aux trous-pièges ayant réuni 20 ordres. La même tendance a été retrouvée au niveau des familles (tableau II).

Trente-trois familles sont partagées entre les trois localités. La plus grande somme de familles communes est celles entre Ankarafantsika et Tsimanampesotse au nombre de 12, incluant les Brentidae (Coleoptera), les Chironomidae (Diptera) et les Sphecidae (Hymenoptera). Ensuite, il y a les 11 familles partagées entre Tsimanampesotse et Kirindy CNFEREF, comptant les Linyphiidae (Araneae), les Buprestidae (Coleoptera) et les Tephritidae (Diptera). Finalement, Kirindy CNFEREF et Ankarafantsika ne partagent que sept familles comme les Rhysodidae (Coleoptera), les Reduviidae (Hemiptera) et les Halticidae (Hymenoptera). La similarité des rangs taxonomiques (ordres et familles) montre que les localités partagent plusieurs taxons communs qui rapprochent Tsimanampesotse d'Ankarafantsika, qui se trouve à l'extrême nord. Pourtant, Kirindy CNFEREF est la zone intermédiaire entre ces deux localités. Malgré les groupes d'Arthropodes communs, les différentes localités présentent davantage de groupes qui leur sont propres, avec Ankarafantsika qui en contient plus que d'autres, suivi de Kirindy CNFEREF. Tsimanampesotse comprend moins de groupes caractéristiques (tableau II).

Le tableau III résume les résultats des différents indices de diversité (méthode de Shannon) et d'équitabilité (méthode de Pielou) selon les différents types de pièges, localités et rangs taxonomiques. Au niveau des familles, les insectes capturés à l'aide des pièges Malaise ont montré qu'il existe une diminution de la diversité des Arthropodes du nord au sud. Les trous-pièges ont montré un autre schéma, avec Ankarafantsika la plus diverse et Kirindy CNFEREF la plus pauvre. Au niveau des ordres, aucune tendance nord-sud n'a été observée. En se basant sur les pièges Malaise, Kirindy CNFEREF est la plus diverse et la plus équilibrée. En revanche, les résultats de trous-pièges sont en faveur d'Ankarafantsika. Malgré ces différences, les tests de khi-2 effectué sur les deux niveaux taxonomiques des résultats du piégeage, tous types confondus, ont montré qu'il n'y a pas de différence significative dans la diversité, ni au niveau des familles ni au niveau des ordres des trois localités. Ces résultats vérifient l'hypothèse nulle de départ concernant l'homogénéité de la diversité des communautés d'Arthropodes au niveau des trois localités échantillonnées dans les forêts sèches de Madagascar.

Similarité des différentes communautés. – Le tableau IV présente les indices de similarité, selon la méthode de Sørensen, calculés entre les différentes localités suivant les résultats obtenus à partir des deux types de pièges utilisés et les niveaux taxonomiques. Malgré les différences

Tableau II. – Récapitulatif des nombres de familles et d'ordres d'Arthropodes lors des captures.

	Ankarafantsika		Kirindy		Tsimanampesotse	
	Malaise	Trou-piège	Malaise	Trou-piège	Malaise	Trou-piège
Nombre de familles par piège et par localité	68	42	53	33	43	40
Nombre de familles total par localité	89		70		69	
Nombre total de familles	133					
Nombre de familles propre par piège et par localité	36	23	19	10	9	18
Nombre de familles total propre des localités	37		19		13	
Nombre de familles total propre des pièges Malaise	55					
Nombre de familles total propre des trous-pièges	25					
Nombre de familles communes des pièges Malaise	21					
Nombre de familles communes des trous-pièges	16					
Nombre d'ordres par piège et par localité	15	15	12	12	12	14
Nombre d'ordre total par localité	19		17		18	
Nombre total des ordres	24					
Nombre d'ordres propre par piège et par localité	3	3	1	1	1	2
Nombre d'ordres total propre des localités	3		1		2	
Nombre d'ordres total propre des pièges Malaise	4					
Nombre d'ordres total propre des trous-pièges	7					
Nombre d'ordres communs des pièges Malaise	10					
Nombre d'ordres communs des trous-pièges	10					

des compositions d'Arthropodes constatées (tableau II), les trois localités présentent des similarités élevées (dépassant 50 %) au niveau des familles, que ce soit pour les trous-pièges ou les pièges Malaise. Quant au niveau des ordres, il n'y a que les résultats issus des trous-pièges entre Ankarafantsika et Kirindy CNFEREF qui ont une similarité élevée, les autres ont des indices de Sørensen faibles.

DISCUSSION

Richesses taxonomiques et abondances relatives des communautés d'Arthropodes. –

Les ordres d'Arthropodes capturés lors de cette étude sont nombreux, au nombre de 24, avec une dominance des Hymenoptera, surtout la famille des Formicidae. Mais comme les Arthropodes sont composés d'une diversité exceptionnelle dans la nature, les taxons recensés durant cette étude, réalisée au cours d'un inventaire rapide, ne représentent certainement qu'une partie des insectes du sous-bois des forêts sèches de Madagascar. En référence à l'inventaire effectué

Tableau III. – Récapitulatif des indices de diversité et d'équitabilité calculés entre les différentes communautés.

Rang taxonomique	Catégorie	Ankarafantsika		Kirindy CNFEREF		Tsimanampesotse	
		Malaise	Trou-piège	Malaise	Trou-piège	Malaise	Trou-piège
Famille	Indice de diversité de Shannon (H')	2,95	1,56	2,82	0,86	2,42	1,28
	Indice d'équitabilité de Pielou J	0,7	0,42	0,71	0,25	0,64	0,35
	Test de Khi2 des pièges Malaise	$\chi^2 = 5,68$; ddl = 2; $p = 0,058$					
	Test de Khi2 des trous-pièges	$\chi^2 = 1,16$; ddl = 2; $p = 0,558$					
Ordre	Indice de diversité de Shannon (H')	1,79	1,17	1,99	0,71	1,54	0,92
	Indice d'équitabilité de Pielou J	0,66	0,43	0,79	0,28	0,62	0,35
	Test de Khi2 des pièges Malaise	$\chi^2 = 0,31$; ddl = 2; $p = 0,852$					
	Test de Khi2 des trous-pièges	$\chi^2 = 0,31$; ddl = 1; $p = 0,852$					

Tableau IV. – Récapitulatif des indices de similarité de Sørensen calculés entre les différentes communautés.

	Similarité des familles aux trous-pièges		Similarité des familles aux pièges Malaise	
	Ankarafantsika	Kirindy CNFEREF	Ankarafantsika	Kirindy CNFEREF
Kirindy CNFEREF	0,739		0,705	
Tsimanampesotse	0,781	0,672	0,701	0,600
	Similarité des ordres aux trous-pièges		Similarité des ordres aux pièges Malaise	
	Ankarafantsika	Kirindy CNFEREF	Ankarafantsika	Kirindy CNFEREF
Kirindy CNFEREF	0,577		0,430	
Tsimanampesotse	0,491	0,48	0,430	0,408

par RANDRIANDIMBIMHAZO (2013) dans la forêt sèche sur calcaire de Beanka qui se trouve dans le centre-ouest de l'île, il existe des groupes qui nous ont échappés mais connus de cette forêt de Beanka, comme l'ordre des Lithobiomorpha, la famille des Tettigoniidae (Orthoptera), les familles des Scydmaenidae (actuellement devenue une sous-famille, Scydmaeninae, dans la famille des Staphylinidae (MNHN & OFB, 2003-2022) et des Salpingidae (Coleoptera). Mais d'autres taxons qui n'ont également pas été recensés par cet auteur ont été trouvés au cours de cette étude, tels que les ordres des Lepidoptera, des Psocoptera, des Mecoptera et des Neuroptera. L'absence de capture de certains groupes peut être expliquée par diverses raisons.

Premièrement, l'hétérogénéité des substrats et des habitats au sein des forêts sèches malgaches : comme les Arthropodes présentent une spécificité vis-à-vis de ces paramètres, il se pourrait qu'il y ait des taxons qui ne se rencontrent que dans des habitats donnés. Mais l'état actuel des informations disponibles sur les Arthropodes malgaches, encore largement fragmentaire, ne permettrait pas de bien définir si ces taxons manquants seraient spécifiques d'habitats bien définis ou s'il s'agit d'une erreur d'échantillonnage lors d'un inventaire rapide. En effet, au cours d'une exploration rapide, plusieurs espèces pourraient échapper aux observations ou à

la capture due probablement, entre autres, au comportement discret de certains taxons, à leur mode de vie ou à la faible taille de la population. Cette hétérogénéité des habitats pourrait également expliquer la capture des familles d'Arthropodes dans une localité, alors que dans une autre localité similaire elles n'ont pas été recensées, comme c'est le cas d'Ankarafantsika et de Kirindy CNFEREF qui partagent les mêmes caractéristiques de végétation (GAUTIER *et al.*, 2018) mais qui ont des familles d'Arthropodes propres à chacune d'elle (tableau I).

Deuxièmement, la méthodologie adoptée lors des collectes elle-même : en dehors de la capture aux pièges Malaise et avec les trou-pièges, il existe d'autres méthodes qui auraient dû être utilisées comme le tamisage du sol de la litière (RANDRIANDIMBIMHAZO, 2013), l'utilisation du parapluie japonais (COPPÉE, 2005) et des pièges lumineux. De cette manière, un échantillonnage quasi complet sur tous les types de supports disponibles dans le sous-bois, aussi bien diurne que nocturne, aurait dû être réalisé pour obtenir des données aussi complètes que possibles. À noter que les collectes ont été faites durant la saison sèche, période au cours de laquelle les conditions écologiques sont peu favorables pour plusieurs groupes d'Arthropodes. La diapause des insectes (vie léthargique facultative ou obligatoire en attente des conditions plus favorables), qui est une étape liée à leur biologie, peut être déclenchée par le changement de saison. De même, la rudesse des conditions climatiques peut aussi entraîner la quiescence, correspondant à la phase d'arrêt des activités métaboliques qui n'est brisée qu'en cas de retour des bonnes conditions. En conséquence, la période de collecte, qui a coïncidé avec la phase d'inactivité de certains Arthropodes du milieu, pourrait être à l'origine du faible effectif ou de l'absence de certains groupes. Des inventaires au cours de la saison de pluies à l'aide des différentes méthodes complémentaires seront nécessaires pour compléter les informations obtenues.

État des différentes communautés. – Il a été constaté que la communauté d'Ankarafantsika est la plus riche en termes de diversité par rapport à celles de Kirindy CNFEREF et de Tsimanampesotse. En se basant sur le cline d'assèchement du nord au sud de l'île (ZIMMERMANN, 1899 ; DONQUE, 1975), parmi les trois zones d'études, elle est la plus au nord (fig. 1) et de ce fait la moins aride. La forêt sèche d'Ankarafantsika abrite également une communauté plus en équilibre par rapport à la répartition des individus au sein des divers taxons. Ankarafantsika bénéficie encore d'une pluviométrie annuelle assez élevée, variant de 868 mm à 1123 mm lors des trois années précédant cette étude. Dans les mêmes périodes, les températures minimale et maximale allaient de 17,7°C à 33,9°C, toutes saisons confondues ; en comparaison à celles des autres localités, ces valeurs sont relativement plus grandes, c'est-à-dire plus chaudes. Ces paramètres climatiques favorisent la disponibilité des habitats propices et des ressources alimentaires tels que les feuilles, le nectar et les fruits qui font partie du régime alimentaire des insectes ; ceci se reflète sur la diversité des Arthropodes.

La forêt de Kirindy CNFEREF est caractérisée par une abondance des individus plus élevée que celle des autres localités. Cependant, sa communauté semble peu diversifiée avec une répartition non en équilibre à cause de la dominance de la famille des Formicidae (Hymenoptera). La rudesse des conditions environnementales, qui commencent à s'intensifier, pourrait être à l'origine de l'état de sa communauté. Sur le gradient d'assèchement latitudinal selon DONQUE (1975), la position géographique de Kirindy CNFEREF (fig. 1) la place dans des conditions climatiques intermédiaires. Sa pluviométrie de 2015 à 2017 oscillait entre 279 mm à 1081 mm et les minima-maxima de ses températures dans cet intervalle de temps étaient de 15,6°C à 33,3°C. Ces conditions affectent la composition des invertébrés qui peuvent y vivre. À l'exemple des Formicidae, les groupes cosmopolites s'adaptent à l'aridité apparente du milieu

et sont abondants par rapport à d'autres. Mais d'autres facteurs comme le substrat sableux du site et la présence de micro-habitats favorables comme de nombreux bois morts permettraient également la présence des grandes populations d'insectes généralistes tels que les fourmis.

La communauté de Tsimanampesotse est assez peu diversifiée, avec une répartition inéquitable. Elle se développe sur des fourrés secs épineux (GAUTIER *et al.*, 2018). La température variait de 15,2°C à 33,7°C (minima-maxima) et la pluviométrie annuelle allait de 201 mm à 526 mm entre 2015 et 2017. Le manque de pluviosité entraîne une aridité élevée. Malgré ces conditions difficiles, la communauté n'est que relativement en dessous de l'équilibre. L'assemblage des taxons d'Arthropodes qui y existe s'adapte aux conditions existantes et a atteint un certain niveau de diversité équitable, dans cette zone caractérisée par une sécheresse quasi-permanente et une forêt avec des caractères adaptés à l'aridité existante (végétation xérophytique ayant développé une adaptation face à l'extrême sécheresse) (WELLS, 2008). Comme constaté avec la végétation, la spécificité aux conditions environnementales défavorables aurait pu conduire à une communauté d'Arthropodes adaptée à la rudesse et ajustée aux conditions extrêmes de sécheresse comme le cas d'autres animaux de cette région, tels que certains groupes d'oiseaux (RAHERILALAO & WILMÉ, 2008).

Ressemblance des communautés. – Entre les trois communautés, Tsimanampesotse et Ankarafantsika présentent le plus grand indice de similarité au niveau des familles. En revanche, au niveau des ordres, les différentes communautés sont dissimilaires, à l'exception des Arthropodes capturés à l'aide des trous-pièges d'Ankarafantsika et de Tsimanampesotse. En comparant la similarité de la diversité entre les localités, Tsimanampesotse semble être plus proche d'Ankarafantsika que de Kirindy CNFEREF, en partageant plusieurs taxons en commun avec cette localité. Cependant, en suivant le gradient latitudinal nord-sud avec le cline climatique qui joint également ce même chemin, augmentation de la sécheresse et de l'aridité du nord vers le sud, les conditions environnementales de Tsimanampesotse, l'extrême sud, devraient présenter plus de ressemblance avec celles de Kirindy CNFEREF, la zone intermédiaire entre les deux localités étudiées, qu'avec celles d'Ankarafantsika. La similarité entre leurs diversités aurait dû suivre ce même gradient ; toutefois, ce n'est pas le cas. Cela pourrait s'expliquer par diverses raisons : premièrement, par les conditions présentes dans les deux extrémités elles-mêmes, leurs communautés d'Arthropodes se sont adaptées à ces conditions environnementales, de sorte qu'un certain niveau de diversité et d'équilibre a été atteint. Cependant, comme Kirindy CNFEREF est une zone intermédiaire, elle pourrait abriter des taxons qu'elle partage avec le nord mais qui ne se rencontrent pas dans le sud, et également des groupes qui ne se trouvent pas dans le nord mais présents à partir de Kirindy CNFEREF vers le sud. En outre, des flux d'espèces pourraient y exister de façon permanente, se servant de cette zone comme corridor ou relais pour des espèces à large distribution entre les forêts sèches du sud et celles du nord. Même en partageant les mêmes caractéristiques des forêts denses sèches (GAUTIER *et al.*, 2018), il existe une divergence entre les Arthropodes vivant à Ankarafantsika et à Kirindy CNFEREF. La diminution globale progressive de la température et de l'humidité vers le sud (voir introduction) désavantage cette dernière dans les conditions climatiques. Elle se trouve plus au sud, et est donc plus sèche et plus froide qu'Ankarafantsika. La différence de conditions physiques et climatiques entre ces deux localités explique en partie la dissimilarité de leurs communautés d'Arthropodes.

La communauté d'invertébrés de Tsimanampesotse présente le moins de similarité avec celle de Kirindy CNFEREF. D'un point de vue physique et climatique, Tsimanampesotse est écologiquement très différent des deux autres zones d'études. Il se trouve dans le domaine

phytogéographique du sud (FARAMALALA, 1995), le climat y est sec et la végétation est riche en formes biologiques adaptées à la sécheresse (KOECHLIN *et al.*, 1974). De 2015 à 2017, les températures ainsi que les pluviométries de cette zone sont plus faibles que celles des deux autres localités. Les groupes d'Arthropodes qui peuvent y survivre doivent être adaptés et ajustés aux conditions de sécheresse qui y règnent ; ils diffèrent ainsi des deux autres zones d'études.

Malgré un faible taux de similarité trouvé entre les communautés, la répartition des taxons le long des localités reste homogène. D'une façon théorique, contrairement aux attentes, les sites aux conditions écologiques similaires ne le sont pas toujours en termes de diversité. Par exemple, les communautés de Kirindy CNFEREF et d'Ankarafantsika semblent présenter très peu d'affinité, alors que les forêts dans ces deux localités sont toutes de type dense sec (GAUTIER *et al.*, 2018). Finalement la zone la plus défavorisée par les conditions climatiques ne l'est pas obligatoirement en diversité d'Arthropodes. Effectivement, Tsimanampesotse, qui se trouve dans des conditions environnementales extrêmes par rapport aux deux autres localités, ne semble pas être la zone forestière la moins diverse, ce qui indique que le modèle de distribution des Arthropodes à Madagascar ne suit pas celui globalement vérifié dans la plupart des cas à travers le monde, à savoir que la diversité culmine dans les zones chaudes et humides, et diminue dans les milieux arides. Les conditions régulant la communauté des Arthropodes des forêts sèches de Madagascar semblent plus complexes et dépendent probablement plus de l'adaptation des espèces que du modèle classique de dispersion de la biodiversité. Les conditions bioclimatiques ne sont pas les seuls facteurs à considérer, car elles ne semblent pas expliquer en totalité ni la composition ni le cline de leur diversité. Les barrières écologiques qui ont créé des centres d'endémisme associés aux différents bassins versants de l'île (GOODMAN *et al.*, 2008), divisant Madagascar en plusieurs sous-écorégions, incluant la subdivision des forêts sèches, pourraient être à l'origine du modèle observé au cours cette étude. Ces barrières ont conduit à l'adaptation de chaque communauté aux conditions écologiques locales.

CONCLUSION

La communauté d'Arthropodes d'Ankarafantsika est la plus diversifiée et la plus équitablement répartie des trois zones d'études échantillonnées. La différence des conditions environnementales, même minime entre Ankarafantsika et Kirindy CNFEREF, a probablement affecté les Arthropodes, d'où le changement dans la composition de la diversité. En raison des différences bioclimatiques et floristiques entre ces deux premiers sites et Tsimanampesotse, ce dernier a développé une communauté d'Arthropodes différente. D'autres variables comme la nourriture, les types de substrats, la biomasse végétale etc. entrent également en jeu et devraient être considérées dans des études ultérieures.

REMERCIEMENTS. – Nous remercions *Madagascar National Parks* et la Direction Générale des Forêts pour la délivrance du permis de recherche (114/17/MEEF/SG/DGF/SCB.Re), la Mention Zoologie et Biodiversité Animale de l'Université d'Antananarivo pour les aides administratives et les Responsables de recherche au sein des Parcs Nationaux d'Ankarafantsika et de Tsimanampesotse ainsi que de la forêt de Kirindy CNFEREF pour nous avoir donné accès aux sites. Nous remercions également la fondation *The Leona B. & Harry B. Helmsley Charitable Trust* à travers le programme *Development of scientific capacity for Malagasy conservation biologists*, de l'association Vahatra ; *National Science Foundation* à travers la collaboration de Sushma Reddy de l'Université de Loyola, USA, avec l'association Vahatra ; ainsi que Joe et Jo Ann Paszczyk pour le support financier qu'ils nous ont octroyée. Nous remercions également *Madagascar Biodiversity Center*, Antananarivo, pour nous avoir permis de travailler dans son laboratoire lors des identifications des Arthropodes, la Direction Générale de la Météorologie d'Ampandrianomby, Antananarivo, pour les données climatiques utilisées dans la présente étude et les assistants locaux pour leurs aides sur le terrain : Alfa, d'Ambodimanga ; Antsara et Edson, de Marofijery ; Odillon, Pierrot et Sambiravo, de Beroboka.

AUTEURS CITÉS

- ANDRIATSIMIETRY R., GOODMAN S. M., RAZAFIMAHATRATRA E., JEGLINSKI J., MARQUARD M. & GANZHORN J., 2009. – Seasonal variation in the diet of *Galidictis grandidieri* Wozencraft, 1986 (Carnivora: Eupleridae) in a sub-arid zone of extreme south-western Madagascar. *Journal of Zoology*, **279** : 410-415.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2009.00633.x>
- ASHTON L. A., NAKAMURA A., BASSET Y., BURWELL C. J., CAO M., EASTWOOD R., ODELL E., GAMA DE OLIVEIRA E., HURLEY K., KATABUCHI M., MAUNSELL S., MCBROOM J., SCHMIDL J., SUN Z., TANG Y., WHITAKER T., LAIDLAW M. J., McDONALD W. J. F. & KITCHING R. L., 2015. – Vertical stratification of moths across elevation and latitude. *Journal of Biogeography*, **43** (1) : 49-69.
<https://doi.org/10.1111/jbi.12616>
- ATSALIS S., 1999. – Diet of brown mouse lemur (*Microcebus rufus*) in Ranomafana National Park, Madagascar. *International Journal of Primatology*, **20** (2) : 193-229. <https://doi.org/10.1023/A:1020518419038>
- BAUER A. M., 2003. – Gekkonidae, geckos (p. 973-977). In : Goodman S.M. & Benstead J.P. (éds), *The natural history of Madagascar*. Chicago : The University of Chicago Press, 1709 p.
- BELHADID Z., GAHDEB C., GHALEM M., HADDAR L. & BOUGHRARA H., 2013. – Distribution des Caraboidea dans différents peuplements forestiers du parc national de Chr  a, Alg  rie. *Lebanese Science Journal*, **14** (2) : 53-61.
- BORROR D., TRIPLEHORN C. & JOHNSON N., 1992. – *An introduction to the study of insects*. San Diego : Saunders College Publishing, 827 p.
- COPPEE I., 2005. – *Initiation aux pratiques de l'entomologie*. Bruxelles : Soci  t   Royale Belge d'Entomologie, 20 p. <http://www.srbe-kbve.be/cm/sites/default/files/etudiants/Initiation%20aux%20pratiques%20de%20l%27entomologie.pdf>
- CUSHMAN S. & MCGARIGAL K., 2004. – Hierarchical analysis of forest bird species environment relationships in the Oregon coast range. *Ecological Applications*, **14** : 1090-1105. <https://doi.org/10.1890/03-5131>
- DANKS H. V., 1993. – Patterns of diversity in the Canadian insect fauna. *The Memoirs of the Entomological Society of Canada*, **165** : 51-74. <https://doi.org/10.4039/entm125165051-1>
- DONQUE G., 1975. – *Contribution g  ographique    l'  tude du climat de Madagascar*. Tananarive : Universit   de Madagascar, 478 p.
- FARAMALALA M. H., 1995. – *Formations v  g  tales et domaine forestier national de Madagascar. Scale 1:1 000 000*. Antananarivo & Washington, D.C. : Conservation International, DEF, CNRE, FTM.
- GASTON K. J., 2000. – Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405** : 220-227. <https://doi.org/10.1038/35012228>
- GAUTIER L., TAHINARIVONY J. A., RANIRISON P. & WOHLHAUSER S., 2018. – V  g  tation / Vegetation (p. 207-242). In : Goodman S. M., Raherilalao M. J. & Wohlhauser S. (  ds), *Les aires prot  g  es terrestres de Madagascar: leur histoire, description et biote / The terrestrial protected areas of Madagascar: Their history, description, and biota*. Antananarivo : Association Vahatra, 1716 p.
- GOODMAN S. M., 2011. – *Les chauves-souris de Madagascar*. Antananarivo : Association Vahatra, 129 p.
- GOODMAN S. M., 2012. – *Les Carnivora de Madagascar*. Antananarivo : Association Vahatra, 158 p.
- GOODMAN S. M., RAHERILALAO M. J., RASELIMANANA A. P., RALISON J., SOARIMALALA V. & WILM   L., 2008. – Introduction. *Malagasy Nature*, **1** : 2-32. http://www.vahatra.mg/volume1/mn01_01.pdf
- GOODMAN S. M., RAHERILALAO M. J. & WOHLHAUSER S., 2018. – *Les aires prot  g  es terrestres de Madagascar: leur histoire, description et biote / The terrestrial protected areas of Madagascar: Their history, description, and biota*. Antananarivo : Association Vahatra, 1716 p.
- HAWKINS B. A., 2001. – Ecology's oldest pattern? *Trends in Ecology & Evolution*, **16** (8) : 470.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02197-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02197-8)
- JENKINS C. N., SANDERS N. J., ANDERSEN A. N., ARNAN X., BR  HL C. A., CERDA X., ELLISON A. M., FISHER B. L., FITZPATRICK M. C., GOTELLI N. J., GOVE A. D., GUENARD B., LATTKE J. E., LESSARD J.-P., MCGLYNN T. P., MENKE S. B., PARR C. L., PHILPOTT S. M., VASCONCELOS H. L., WEISER M. D. & DUNN R. R., 2011. – Global diversity in light of climate change: The case of ants. *Diversity and Distributions*, **17** : 652-662. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00770.x>
- KOECHLIN J., GUILLAUMET J.-L. & MORAT P., 1974. – *Flore et v  g  tation de Madagascar*. Vaduz : J. Cramer, 701 p.

- KOUKI, J., NIEMELÄ P. & VIITASARI M., 1994. – Reversed latitudinal gradient in species richness of sawflies (Hymenoptera, Symphyta). *Annales Zoologici Fennici*, **31** : 83-88. www.jstor.org/stable/23735501
- MIZUTA T., NAKAMURA M. & YAMAGISHI S., 2001. – Breeding ecology of Van Dam's Vanga *Xenopirostris damii*, an endemic species in Madagascar. *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology*, **33** : 15-24. <https://doi.org/10.3312/jyio1952.33.15>
- MNHN & OFB. 2003-2022. – Inventaire national du patrimoine naturel (INPN). <https://inpn.mnhn.fr>
- PARMESAN C., 2006. – Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **37** : 637-669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- PAULIAN R., 1961. – La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. Dans Faune de Madagascar (tome 13). Antananarivo : Institut de Recherche Scientifique, 484 p.
- PICKER M., GRIFFITHS C. & WEAVING A., 2002. – *Field guide to the insects of South Africa*. Cape Town : Struik Publishers, 440 p.
- PIELOU E. C., 1993. – Measuring biodiversity: Quantitative measures of quality (p. 85-95). In : Fenger M. A., Miller E. H., Johnson J. A. & Williams E. D. R. (éds), *Proceedings of a symposium on biological diversity*. Victoria : Royal British Columbia Museum.
- PLATNICK N. I., 1991. – Patterns of biodiversity: Tropical vs temperate. *Journal of Natural History*, **25** : 1083-1088. <https://doi.org/10.1080/00222939100770701>
- PLATNICK N. I. & FORSTER, R. R., 1989. – A revision of the temperate South American and Australasian spiders of the family Anapidae (Araneae, Araneoidea). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **190** : 1-139. <http://hdl.handle.net/2246/940>
- PLATNICK, N. I. & FORSTER R. R., 1990. – On the spider family Anapidae (Araneae, Araneoidea) in the United States. *Journal of the New York Entomological Society*, **98** : 108-112. <https://www.jstor.org/stable/25009820>
- PLATNICK N. I. & SHADAB M. U., 1978. – A review of the spider genus *Anapis* (Araneae, Anapidae), with a dual cladistic analysis. *American Museum Novitates*, **2663** : 1-23. <http://hdl.handle.net/2246/5415>
- PLATNICK N. I. & SHADAB M. U., 1979. – A review of the spider genera *Anapisona* and *Pseudanapis* (Araneae, Anapidae). *American Museum Novitates*, **2672** : 1-20. <http://hdl.handle.net/2246/5431>
- RAHERILALAO M. J. & GOODMAN S. M., 2011. – *Histoire naturelle des familles et sous-familles endémiques d'oiseaux de Madagascar*. Antananarivo : Association Vahatra, 148 p.
- RAHERILALAO M. J. & WILMÉ L., 2008. – L'avifaune des forêts sèches malgaches. *Malagasy Nature*, **1** : 76-105. http://www.vahatra.mg/volume1/mn01_04.pdf
- RAKOTONDRAFARA M. L., RANDRIAMAROLAZA L. Y. A., RASOLONJATOVO H., RAKOTOMALALA C. L. & RAZANAKINIANA F. S., 2018. – Evolution historique des paramètres climatiques au niveau des aires protégées de Madagascar / Historical evolution of climatic aspects on Madagascar protected areas (p. 199-206) Dans : Goodman S. M., Raherilalao M. J. & Wohlhauser S. (éds), *Les aires protégées terrestres de Madagascar: leur histoire, description et biote / The terrestrial protected areas of Madagascar: Their history, description, and biota*. Antananarivo : Association Vahatra, 1716 p.
- RANDRIANDIMBAHAZO R., 2013. – Distribution et diversité des communautés terrestres et fongiques de vertébrés et d'invertébrés dans un écotone savane-forêt sèche de Beanka, Région Melaky, Ouest de Madagascar. *Malagasy Nature*, **7** : 185-207.
- R CORE TEAM, 2018. – *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna : R Foundation for Statistical Computing.
- RODGERS D. J. KITCHING R. L., 2011. – Rainforest Collembola (Hexapoda: Collembola): and the insularity of epiphyte microhabitats. *Insect Conservation and Diversity*, **4** : 99-106. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2010.00104.x>
- SAFFORD R. & HAWKINS A. F. A., 2013. – *The birds of Africa: The Malagasy Region*. London : Christopher Helm, 1024 p.
- SHANNON C. & WEAVER W., 1949. – *The mathematical theory of communication*. Urbana : University of Illinois Press, 125 p.
- SMITHERS C. N., 1990. – Keys to the families and genera of Psocoptera (Arthropoda: Insecta). *Technical Reports of the Australian Museum*, **2** : 1-82. <https://doi.org/10.3853%2Fj.1031-8062.2.1990.77>

- SOARIMALALA V. & GOODMAN S. M., 2003. – The food habits of Lipotyphla (p. 1203-1205). In : Goodman S. M. & Benstead J. P. (éds), *The natural history of Madagascar*. Chicago : The University of Chicago Press, 1709 p.
- SOARIMALALA V. & GOODMAN S. M., 2011. – *Les petits mammifères de Madagascar*. Antananarivo : Association Vahatra, 176 p.
- SØRENSEN T., 1948. – *A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons*. *Biologiske Skrifter*, **5** : 1-34.
- TRIPLEHORN C. A. & JOHNSON N. F., 2005. – *Borror and DeLong's introduction to the study of insects*. (7th edition). California : Thomson Brooks/Cole, 864 p.
- WELLS N. A., 2008. – Quelques hypothèses sur l'histoire des paléoenvironnements de Madagascar au Mésozoïque et au Cénozoïque (p. 23-56). Dans : Goodman, S. M. (éd), *Paysages naturels et biodiversité de Madagascar*. Paris : Muséum National d'Histoire Naturelle, 694 p.
- ZAGATTI P., 2011. – Les habitats des insectes en forêt. *Insectes*, **162** : 5-8. <https://www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i162zagatti.pdf>
- ZIMMERMANN M., 1899. – La forêt à Madagascar. *Annales de géographie*, **37** : 74-82. <https://doi.org/10.3406/geo.1899.6027>
-

Erratum

Une erreur est corrigée dans l'article intitulé *Neuroptera de Polynésie française, avec la description d'une espèce nouvelle de Micromus Rambur, 1842*, paru dans le *Bulletin de la Société entomologique de France*, **127** (2), 2022 : 101-113.

Il est mentionné à plusieurs reprises le nom *Mallada jolyana*, qui est incorrect. Le genre *Mallada* est masculin, ayant été nommé d'après le paléontologiste espagnol Lucas Mallada. Le nom spécifique (*jolyana*) est un adjectif qui doit être mis en concordance grammaticale avec le genre. Le nom valide est donc *Mallada jolyanus* (Navás, 1910). Nous remercions notre collègue Miguel A. Alonso-Zarazaga qui nous a signalé très cordialement cette erreur.

D. THIERRY, F. JACQ & T. RAMAGE
