

MODÈLES D'ENDÉMISME DES OISEAUX FORESTIERS
DES HAUTES TERRES DE MADAGASCARMarie Jeanne RAHERILALAO¹ & Steven M. GOODMAN²

SUMMARY. — *Endemism patterns of forest birds in Madagascar Highlands.* — The Central Highland forests of Madagascar have been neglected by field biologists because of difficult access to the few remaining natural forest habitats. During the last two decades biological inventories on the island have intensified and resulted in new insights into the biogeography of land vertebrates, including birds. In this study we have compiled recent inventory data on forest-dwelling bird species from 43 localities across the island, most are from the Central Highlands and applied these distributional data to a Parsimony Analysis of Endemism (PAE). Results show a distributional continuity within an elevational band along a latitudinal gradient. Two major clusters are observed within the relatively large remaining forested areas: 1) zones between 800-1 500 m and 2) the mossy forests above 1 500 m elevation. The smaller fragmented forest blocks and the Andringitra Massif at 2 000 m form independent branches. The resulting patterns for birds have been compared to a proposed phytogeographic classification to test for concordance. There are major differences in biogeographic relations of certain portions of the Central Highlands between birds and plants. Results obtained from this case study suggest that some fragmented forest zones are high priorities for conservation action.

RÉSUMÉ. — Les quelques reliquats de forêts naturelles des Hautes Terres centrales de Madagascar ont été négligés par les biologistes de terrain en raison des difficultés de leur accès. Durant les deux dernières décennies les inventaires biologiques de l'île se sont intensifiés et ont donné lieu à de nouveaux aperçus de la biogéographie des vertébrés terrestres, dont les oiseaux. La présente étude compile les données d'inventaire des oiseaux forestiers de 43 localités réparties à travers l'île, la plupart dans les Hautes Terres centrales. Ces données ont été soumises à une Analyse de Parcimonie de l'Endémicité (PAE). Les arborescences qui en résultent montrent une continuité dans la distribution par couche d'altitude le long d'un gradient latitudinal. Deux regroupements majeurs sont observables au sein des reliquats forestiers relativement grands : (1) les zones entre 800 et 1 500 m et (2) les forêts à mousses au-dessus de 1 500 m d'altitude. Les plus petits fragments forestiers et le massif d'Andringitra à 2 000 m se branchent à part. Les patterns qui en résultent pour les oiseaux sont comparés par des tests de concordance à une proposition de classification phytogéographique. Des différences majeures apparaissent dans les relations biogéographiques de certaines portions des Hautes Terres centrales entre les oiseaux et les plantes. Les résultats obtenus par cette étude de cas suggèrent que quelques zones forestières fragmentées sont hautement prioritaires pour une action de conservation.

¹ Ecology Training Program, WWF, BP 738, Antananarivo (101), Madagascar et Département de Biologie Animale, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo (101), Madagascar. E-mail : etp@wwf.mg

² Field Museum of Natural History, 1400 South Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605, USA et WWF, BP 738, Antananarivo (101), Madagascar. E-mail : sgoodman@wwf.mg

Madagascar est bien connu pour sa diversité biologique exceptionnelle avec des espèces végétales et animales qu'on ne trouve nulle part ailleurs. Toutefois, la déforestation et la perte progressive des habitats naturels menacent cette richesse inestimable (Nelson & Horning, 1993). Les résultats de cette destruction s'observent aussi dans les régions des Hautes Terres où de vastes surfaces dénudées s'étendent à perte de vue, interrompues par endroits par des forêts isolées et très fragmentées (Gade, 1996 ; Langrand & Wilmé, 1997). Ces régions ont une pauvre diversité biologique comparée à celle de certaines régions de l'île mais les vestiges de la végétation forestière originelle constituent des zones de concentration d'espèces endémiques appartenant à différents groupes taxinomiques.

Tandis que les discussions se poursuivent encore sur la définition précise des zones d'endémisme (Axelius, 1991 ; Harold & Mooi, 1994 ; Posadas, 1996), un certain consensus indique que de telles zones hébergent deux ou plusieurs espèces qui n'apparaissent pas ailleurs et qui présentent une congruence (ou au moins, une large superposition) dans leur distribution géographique.

Ces zones d'endémisme sont importantes à identifier non seulement pour leur intérêt en biogéographie mais aussi pour leur application dans les stratégies de conservation (Major, 1988 ; Posadas, 1996 ; Cavieres *et al.*, 2002). Des auteurs ont proposé l'utilisation de l'Analyse de Parsimonie de l'Endémicité (PAE) pour identifier les modèles d'endémisme présentés par des groupes d'espèces endémiques répartis dans deux ou plusieurs sites de la région d'étude (Rosen, 1988 ; Morrone, 1994).

Des modèles de distribution des différents taxa obtenus par application de la PAE (Raxworthy & Nussbaum, 1996, 1997 ; Raselimanana, 2000) ou de l'approche cladistique dans le domaine de la biogéographie (Thalman, 2000) ont été proposés pour Madagascar. Toutefois, seuls Raxworthy & Nussbaum (1996, 1997) ont fait des tentatives pour tester la congruence entre les subdivisions phytogéographiques de Humbert (1965) et la distribution biogéographique de chacun de quatre groupes de Vertébrés de la région orientale de l'île (Amphibiens, Reptiles, Oiseaux et Mammifères), et des modèles d'endémisme issus des données combinées de ces groupes. Cette comparaison suggère que le degré de congruence entre les quatre groupes de Vertébrés supporterait largement l'hypothèse d'un modèle d'endémisme commun. Cependant, l'hypothèse de Humbert n'est soutenue ni par les modèles de distribution de groupes pris séparément ni par les modèles combinés. L'analyse des données actuellement disponibles sur les oiseaux de plusieurs blocs forestiers des Hautes Terres pourrait fournir des informations plus concluantes sur ce sujet.

Notre étude a pour objectif de définir les modèles d'endémisme de cette partie de l'île afin de revoir l'intégrité des Hautes Terres malgaches. Suite à des études fauniques antérieures (Fisher & Girman, 2000 ; Goodman *et al.*, 2000), il apparaît que les Hautes Terres du nord, constituées par les massifs forestiers de la partie nord de l'île et séparées de celles du centre par le seuil de Mandritsara (une région d'altitude relativement faible : ca. 750 m ; Betsch, 2000) ont un peuplement animal différent de celui de ces dernières et du sud. En se basant sur la distribution des rongeurs, Carleton & Goodman (1998) les ont considérées comme une entité biogéographique distincte les « Northern Highlands ». Etudiant la flore du massif de Manongarivo, Messmer *et al.* (2002) ont conclu que les éléments endémiques des montagnes du nord sont probablement insuffisants pour faire de celle-ci un domaine phytogéographique distinct mais que cela justifie une reconnaissance au rang de secteur. La question se pose alors de savoir si les données ornithologiques soutiennent l'une ou l'autre de ces conceptions. Par ses résultats cette étude pourrait éclairer le rôle que joue le seuil de Mandritsara au centre-nord dans la dispersion des espèces d'oiseaux. Elle se propose *in fine* de revoir la congruence entre l'hypothèse de Humbert et les données ornithologiques afin de confirmer ou d'infirmer les conclusions de Raxworthy & Nussbaum (1996, 1997). La réponse à ces questions nous permettra d'orienter nos efforts vers les zones prioritaires pour la conservation.

MÉTHODES

Nous avons compilé les données sur les oiseaux forestiers dans 43 sites des Hautes Terres (englobant tous les sites au-dessus de 780 m) (Fig. 1). Pour cela nous avons utilisé nos récents inventaires dans divers sites et les informations bibliographiques disponibles. Ces sites sont combinés en 28 stations afin de contrôler l'influence de l'altitude sur la topographie du cladogramme. Bien que des subdivisions altitudinales et des dénominations des forêts humides aient déjà été définies par certains auteurs (White, 1983), nous avons adopté les classes d'altitude utilisées par Raxworthy &

Nussbaum (1996, 1997), avec quelques modifications. Ces classes d'altitude sont les suivantes : 1) 0-800 m, 2) 800-1 500 m, avec le site de 785 m de Manongarivo (Raherilalao *et al.*, 2002), 3) 1 500-2 000 m et 4) au-dessus de 2 000 m dans le Massif d'Andringitra qui se trouve dans le Domaine des Hautes montagnes et au delà de la limite supérieure forestière. Comme il s'agit des sites des Hautes Terres, l'analyse est surtout axée sur les trois dernières classes.

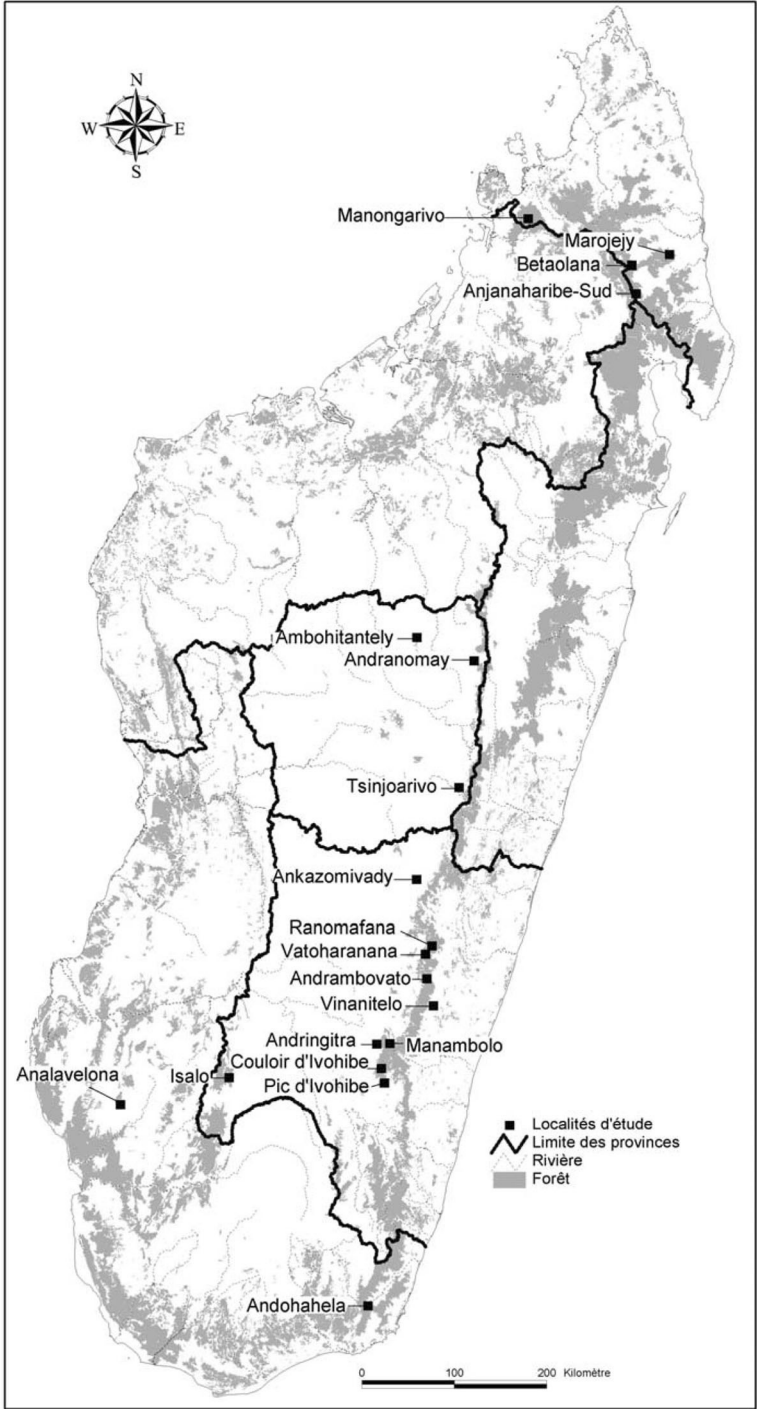


Figure 1. — Couverture forestière de Madagascar et localités d'étude.

La PAE classe les aires de distribution en fonction de leurs taxa endémiques communs (Rosen & Smith, 1988). Les zones d'endémisme sont obtenues en appliquant des approches cladistiques où, dans une matrice binaire, les aires de distribution représentent les taxa et les espèces sont traitées comme caractères (Rosen, 1988 ; Morrone, 1994 ; Morrone & Crisci, 1995). Les cladogrammes obtenus représentent des catégories d'aires de distribution basées sur les taxa endémiques. Tout taxon apparaissant dans deux ou plusieurs sites est considéré comme un caractère informatif contrairement à un taxon se trouvant seulement dans un site, qui est l'équivalent d'une autapomorphie, un caractère évolutif propre à un taxon et qui constitue un caractère non informatif. Les zones d'endémisme ou les régions biogéographiques résultent d'un ou plusieurs phénomènes historiques (Morrone & Crisci, 1995) associés à la spéciation ainsi que de la réponse des espèces aux facteurs ou aux changements des conditions écologiques du milieu (changement climatique, compétition, etc.) (Raxworthy & Nussbaum, 1997).

La PAE utilise le logiciel « Phylogenetic Analysis Using Parsimony » (PAUP 4.0b10) (Swofford, 2002) avec les options : Optimisation de l'état de caractère = ACCTRAN, recherche = HEURISTIC avec 100 répliques pour le « Stepwise addition ». Comme dans les études utilisant la PAE (Morrone, 1994 ; Cardoso da Silva & Oren, 1996 ; Raxworthy & Nussbaum, 1996, 1997 ; Bisconti *et al.*, 2001), les arbres sont enracinés ou polarisés en utilisant comme « outgroup » une aire de distribution hypothétique où tous les taxa sont supposés absents. Par conséquent, les sites ayant peu de taxa tendent à être considérés comme primitifs. Les caractères (ici les espèces) sont ensuite classés en désordre et nous avons pris l'option de donner à tous le même poids.

Les espèces à large distribution ou ubiquistes (*Buteo brachypterus*, *Coracopsis* spp., *Cuculus rochii*, *Hypsipetes madagascariensis*, *Newtonia brunneicauda*, *Nectarinia souimanga* et *Zosterops madagascariensis*) trouvées dans différents types d'habitat sont exclues de l'analyse. L'inclusion de ces espèces dans l'analyse ne change pas beaucoup la topographie de l'arbre. En plus de ces espèces, *Coracina cinerea* et *Dicrurus forficatus* sont aussi enlevées dans la seconde analyse.

TAXINOMIE ET TERMINOLOGIE

La taxinomie est celle de Langrand (1995), sauf pour le genre *Phyllastrephus* pour lequel nous adoptons les propositions de Cibois *et al.* (2001). La classification des espèces selon leur tolérance à la qualité de l'habitat suit Wilmé (1996) avec quelques modifications.

RÉSULTATS

La distribution de 83 espèces forestières dans les 43 sites des Hautes Terres étudiés et combinés en 28 stations a formé la base de données de la matrice (Tab. I et II). Cinq cladogrammes ont été obtenus à partir de 100 répliques. La longueur de l'arbre est de 281 avec un Indice de Cohérence (CI) égal à 0,3 et un Indice de Rétenion (RI) de 0,6. Sur ces 83 espèces incluses dans l'analyse, 9 sont non informatives et ne participent pas à la construction de la topographie du cladogramme. Ce sont *Mesitornis variegata*, *Agapornis cana*, *Cuculus audeberti*, *Coua coquereli*, *Upupa epops*, *Philepitta schlegeli*, *Xanthomixis tenebrosus*, *X. apperti* et *Nesillas lantzii*. Chacune, sauf *Agapornis cana*, est restreinte à un seul site, apparaissant ainsi « autapomorphe ». Trois espèces sont constantes (*Coua ruficeps*, *Newtonia fanovanae* et *Falcula palliata*) et 71 sont informatives. L'arbre consensuel, résultant des 5 cladogrammes les plus parcimonieux, a la structure présentée sur la figure 2.

Les forêts isolées occupent des positions basales, la végétation éricoïde au-dessus de 2 000 m d'altitude d'Andringitra se place au niveau du premier nœud. Elles forment chacune des clades indépendants. Puis deux clades majeurs ont été obtenus. Le premier englobe les forêts situées entre 800 et 1 500 m d'altitude et le second est formé par les forêts de montagne entre 1 500 et 2 000 m.

DISCUSSION

En se basant sur l'analyse des modèles d'endémisme de l'avifaune forestière, la zone au-dessus de 2 000 m du Parc National d'Andringitra, qui occupe une position basale dans l'arborescence, semble appauvrie en espèces. Cette zone du Domaine des Hautes montagnes, au-dessus de la limite de la forêt sempervirente, est caractérisée par des habitats ouverts à végétation éricoïde (Humbert, 1965 ; Goodman *et al.*, 2000) qui ne sont évidemment pas favorables aux espèces forestières.

TABLEAU I
 Distribution des espèces d'oiseaux forestiers des Hautes Terres malgaches suivant les différentes bandes altitudinales :
 2 = entre 800 et 1 500 m, 3 = entre 1 500 et 2 000 m et 4 = au-dessus de 2 000 m d'altitude

Espèce	Sites																												
	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	A11	A12	A13	A14	A15	A16	A17	A18	A19	A20	A21	A22	A23	A24	A25	A26	A27	A28	
<i>Lophotibis cristata</i>	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1
<i>Aviceda madagascariensis</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Euriorchis astur</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polyboroides radiatus</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Accipiter henstii</i>	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1
<i>Accipiter madagascariensis</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1
<i>Accipiter francesii</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1
<i>Buteo brachypterus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Falco zoniventris</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Falco peregrinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Mesitornis variegata</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mesitornis unicolor</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Canirallus kioloides</i>	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Sarothrura insularis</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>Streptopelia picturata</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Trogon australis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Alectroenas madagascariensis</i>	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>Coracopsis vasa</i>	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Coracopsis nigra</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Agapornis cana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cuculus audeberti</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cuculus rochii</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Coua gigas</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Coua coquereli</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coua reynaudii</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>Coua serriana</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Coua ruficeps</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coua cristata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coua caerulea</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1
<i>Centropus toulou</i>	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1

TABLEAU I (suite)

Espèce	Sites																												
	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	A11	A12	A13	A14	A15	A16	A17	A18	A19	A20	A21	A22	A23	A24	A25	A26	A27	A28	
<i>Otus rutilus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Ninox superciliosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>Asio madagascariensis</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1
<i>Caprimulgus enarratus</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Zoanavena grandidieri</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Ispidina madagascariensis</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Brachytraciacus leptosomus</i>	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Geoblastes squamiger</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Atelornis pittoides</i>	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1
<i>Atelornis crossleyi</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Leptosomus discolor</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Upupa epops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Philepitta castanea</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>Philepitta schlegeli</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neodrepanis coruscans</i>	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Neodrepanis hypoxantha</i>	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Coracina cinerea</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bernieria madagascariensis</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Xanthomixis zosterops</i>	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>Xanthomixis tenebrosa</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Xanthomixis apperti</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Xanthomixis cinereiceps</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1
<i>Crossleyia xanthophrys</i>	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>Oxylabes madagascariensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Hartertula flavoviridis</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypsipetes madagascariensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Copsychus albospectularis</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Monticola sharpei</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Nesillas typica</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Nesillas lantzii</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dromaeocercus brunneus</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Randia pseudozosterops</i>	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1

TABLEAU I (suite)

Espèce	Sites																											
	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	A11	A12	A13	A14	A15	A16	A17	A18	A19	A20	A21	A22	A23	A24	A25	A26	A27	A28
<i>Cryptosylvicola randrianasoloi</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Newtonia amphichroa</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>Newtonia brunneicauda</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Newtonia fanovanae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neomixis tenella</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Neomixis viridis</i>	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Neomixis striatigula</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Pseudobias wardi</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Terpsiphone mutata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Mystacornis crossleyi</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1
<i>Nectarinia notata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Nectarinia souimanga</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Zosterops maderaspatana</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Calicallacus madagascariensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Schetba rufa</i>	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Vanga curvirostris</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Falcula palliata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Xenoprostris polleni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypositita corallirostris</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptopterus viridis</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1
<i>Leptopterus chabert</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Cyanolanius madagascarinus</i>	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Tylas edwardi</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Oriolia bernieri</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Euryceros prevostii</i>	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dicurus forficatus</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Hartlaubius auratus</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Ploceus melicourvi</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Foudia omisa</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

A1 : Manongarivo 2, A2 : Manongarivo 3, A3 : Anjanaharibe-Sud SO 2, A4 : Anjanaharibe-Sud SO 3, A5 : Anjanaharibe-Sud NE 2, A6 : Anjanaharibe-Sud NE 3, A7 : Betaolana 2, A8 : Marojejy SE 2, A9 : Marojejy SE 3, A10 : Marojejy NO 2, A11 : Andringitra-Ranomafana 2, A12 : Manambolo 3, A13 : Andringitra 2, A14 : Andringitra 3, A15 : Andringitra 4, A16 : Andohahela 2, A17 : Andohahela 3, A18 : Pic d'Ivoihibe 2, A19 : Pic d'Ivoihibe 3, A20 : Couloir d'Ivoihibe, A21 : Analavelona 2, A22 : Isalo 2, A23 : Ambohijannahary 2, A24 : Ambohitantly 2, A25 : Anjozorobe 2, A26 : Ankazomivady 3, A27 : Mahatsinjio 3 et A28 : Ankilahita 2.

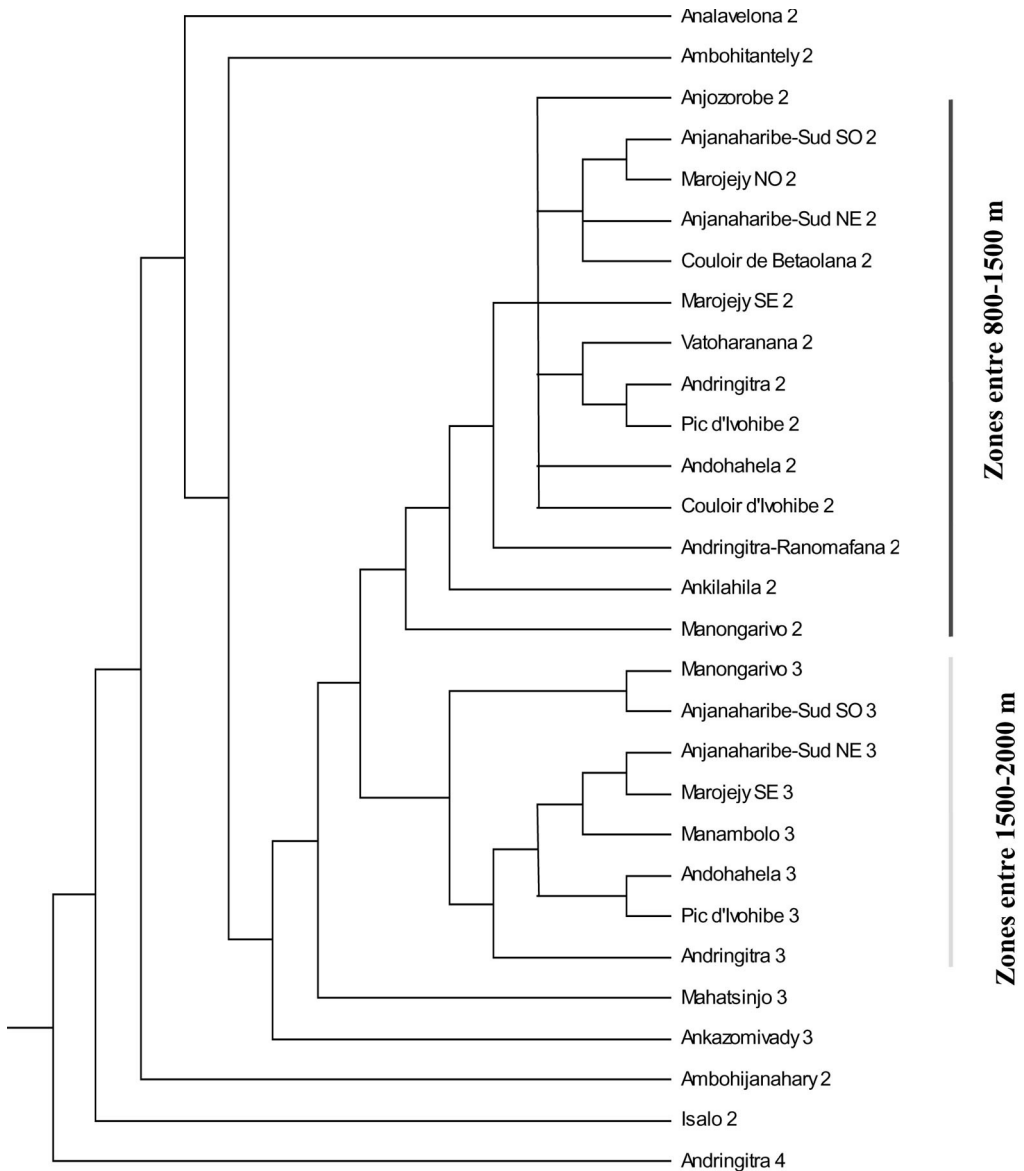


Figure 2. — Cladogramme montrant les zones d'endémisme des oiseaux forestiers sur les Hautes Terres malgaches (sites combinés en bandes d'altitude : 2 = 800-1 500 m avec le site de 785 m de Manongarivo, 3 = 1 500-2 000 m et 4 = > 2 000 m).

Bien que les forêts humides possèdent une richesse spécifique élevée, les fragments forestiers des Hautes Terres centrales montrent eux aussi un appauvrissement en espèces par comparaison avec les massifs caractérisés par une plus vaste couverture forestière. Leur position basale et paraphylétique sur la topologie de l'arbre par rapport aux autres stations suggérerait que les forêts isolées partagent certaines espèces à large distribution qui les relieraient au nœud basal. Ces forêts possèdent aussi beaucoup d'homoplasies (exprimées par la faible valeur de l'indice de cohérence de l'arbre). Ceci suggère un isolement ancien de leurs populations d'une part par rapport à l'ensemble et d'autre part

entre ces zones, indiquant une relativement faible analogie de leur communauté. Cette situation pourrait s'expliquer de plusieurs façons. Les fluctuations climatiques depuis le Pléistocène, la fragmentation ainsi que la disparition des habitats naturels sur les Hautes Terres centrales ont probablement entraîné des extinctions locales de certaines espèces dans ces forêts. De plus, la structure beaucoup plus hétérogène de la végétation de cette région reflète celle des communautés dans les différentes forêts isolées devenues moins homogènes.

A part ces zones forestières qui occupent des positions basales, les modèles d'endémisme identifiés se démarquent plutôt dans le plan vertical, non pas horizontal, indiquant une continuité des populations d'oiseaux aux altitudes similaires. Ces stations possèdent un grand nombre d'espèces « endémiques » en commun sur lesquelles s'organise la topologie de l'arbre et qui les rapprochent parfois dans un même clade. Cette distribution continue des populations dans les Hautes Terres malgaches est conforme à celle des forêts orientales (Wilmé, 1996 ; Goodman *et al.*, 1997 ; Hawkins, 1999). Nos résultats supporteraient donc l'intégrité des Hautes Terres suivant le plan horizontal. Par voie de conséquence, ils ne semblent reconnaître les « Hautes Terres du nord » ni comme une entité biogéographique distincte, une conception basée sur la distribution des rongeurs (Carleton & Goodman, 1998) et des fourmis (Fisher & Girman, 2000), ni comme un secteur, basé sur les données floristiques (Messmer *et al.*, 2002).

Le seuil de Mandritsara, escompté jouer le rôle d'une barrière écologique (Betsch, 2000), n'influencerait pas significativement la répartition des oiseaux. Cependant la grande mobilité des oiseaux n'explique pas à elle seule cette homogénéité, étant donné l'existence d'espèces typiquement forestières. Elle repose en partie sur une histoire ancienne commune à ces différentes zones. Il y a plusieurs siècles, la couverture forestière de Madagascar était nettement plus importante. Les espèces d'oiseaux forestiers pouvaient se répartir dans une vaste aire sans barrières géographiques notables. Mais suite au changement de l'environnement de cette région, trois hypothèses pourraient être émises. Premièrement, les petites populations se seraient maintenues jusqu'à présent dans les fragments forestiers des Hautes Terres et le temps d'isolement ne serait pas encore suffisant pour avoir induit une différence profonde entre les populations suite à une spéciation et/ou une extinction locale. Deuxièmement, à partir des études palynologiques, un changement de la structure de la végétation de Madagascar, surtout selon un gradient altitudinal, a été constaté à la fin du Pléistocène et durant l'Holocène (Burney, 1997). Certains auteurs (Burney, 1996 ; Straka, 1996) ont avancé que lors du dernier cycle interglaciaire-glaciaire-déglaciation, la limite entre les brousses éricoides et la forêt humide se serait abaissée plusieurs fois jusqu'aux environs de 900 à 1 000 m d'altitude avant de remonter. Les étages naturellement différenciés en moyenne altitude par l'isolement avant ces mouvements se seraient retrouvés dans une zone continue en dessous de 750 m ; des échanges auraient alors pu intervenir. Troisièmement, en dehors de la cohabitation des populations dans les zones de contact, les habitats des espèces spécialistes de basse altitude auraient été considérablement réduits ; de ce fait, ces espèces auraient subi de fortes extinctions locales comparativement aux espèces des hautes altitudes, restées plus stables (Wilmé & Goodman, 2003) ; ensuite, certaines populations mieux adaptées auraient petit à petit conquis et rempli les espaces laissés vacants par les espèces disparues.

Les zones d'endémisme sont bien structurées suivant un gradient altitudinal, mieux que dans le plan horizontal. L'altitude constituerait donc un facteur limitant pour la répartition de certaines espèces. En outre, au cours du dernier cycle glaciaire, les variations de la végétation le long du gradient altitudinal, associées aux changements de sa structure, ont probablement induit une différenciation de la structure des communautés aviennes le long de ce gradient.

TEST DE LA CLASSIFICATION PHYTOGÉOGRAPHIQUE DE HUMBERT (1965)

La figure 3 montre l'arrangement hiérarchique des 29 sites des Hautes Terres basé sur la classification phytogéographique de Humbert (1965). Andringitra 4 (> 2 000 m) appartient au Domaine des Hautes montagnes ; les stations de Marojejy 3, Anjanaharibe-Sud SO 3, Anjanaharibe-Sud NE 3, Pic d'Ivohibe 3, Andringitra 3, Ankazomivady 3 et Andohahela

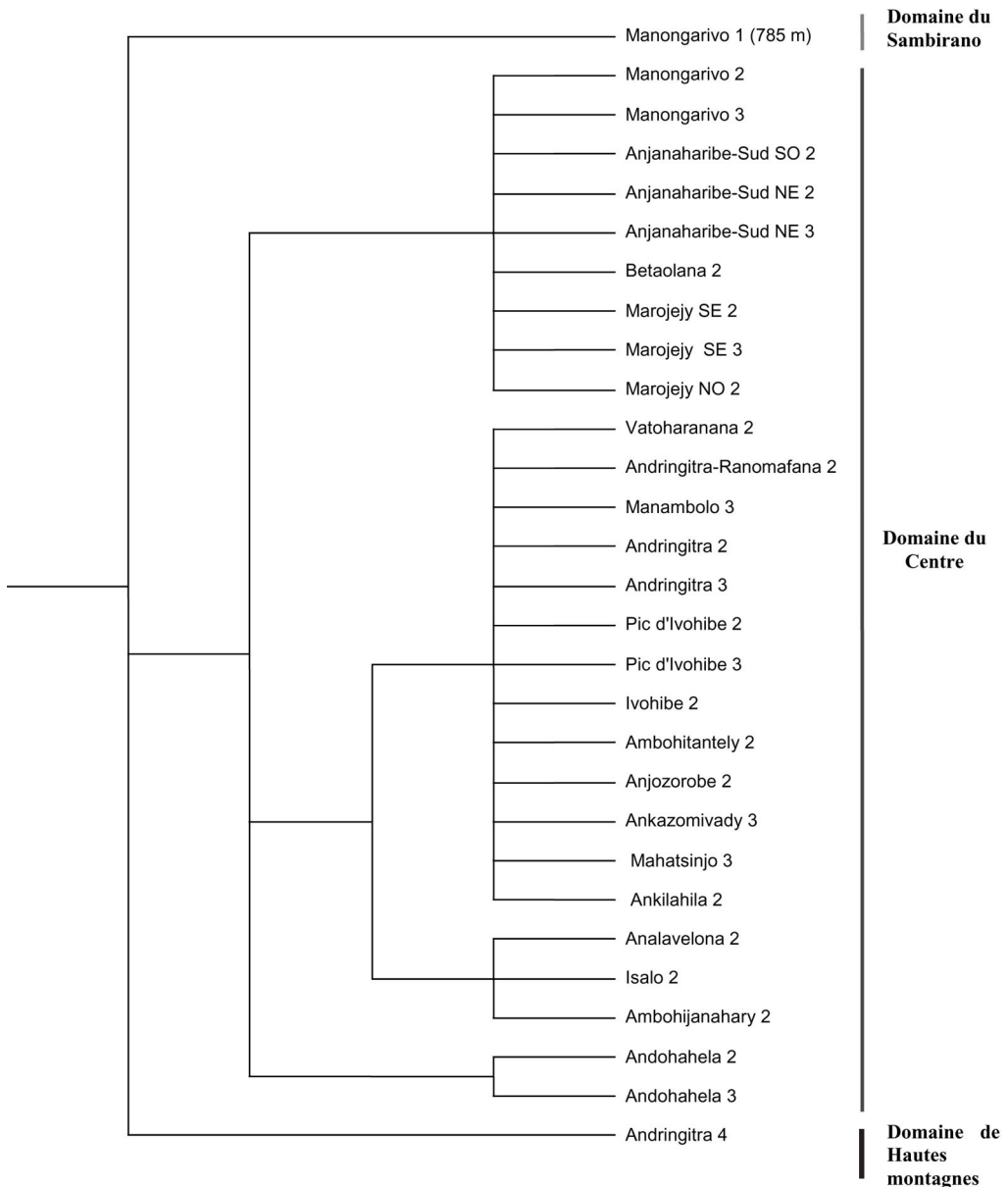


Figure 3. — Arrangement hiérarchique des sites d'étude basé sur la classification phytogéographique de Humbert (1955, 1965) (sites combinés en bandes d'altitude : 2 = 800-1 500 m avec le site de 785 m de Manongarivo, 3 = 1 500-2 000 m et 4 = > 2 000 m).

3 (tous entre 1 500-2 000 m) sont inclus dans le Domaine du Centre ainsi que les autres stations se situant entre 800 et 1 500 m. Elles sont subdivisées en sous-domaines et secteurs.

Par rapport à la classification de Humbert, la topographie générale de l'arbre de la figure 2 montre deux différences majeures :

(1) Toutes les forêts fragmentées et isolées, y compris Isalo, Ambohijanahary et Analavelona, au lieu de former un seul groupe avec l'ensemble, se détachent et constituent

chacune des clades indépendants. Or les classifications adoptées jusqu'à maintenant incluaient toutes ces forêts isolées dans le Domaine du Centre de la Région orientale de l'île (Humbert, 1965). Il est probable que du point de vue ornithologique la différence entre ces forêts a pu être provoquée par les effets des diverses extinctions survenues dans chaque zone, en relation avec les particularités environnementales, la structure de la végétation et les configurations géographiques. L'inclusion d'autres sites de différents Domaines pourrait probablement nous éclairer sur ce point.

(2) Les stations entre 800 et 1 500 m d'une part et celles entre 1 500 et 2 000 m d'autre part forment deux clades distincts au niveau desquels les subdivisions en sous-domaines de Humbert ne sont pas bien évidentes à cause de la continuité de la distribution des oiseaux. La séparation de ces deux clades reflète ici encore l'importance de l'altitude pour la distribution des oiseaux forestiers. Sur la base des données ornithologiques, le Domaine du Centre de Humbert (entre 800 et 2 000 m) apparaît devoir être scindé en deux zones de distribution verticale distinctes.

La relation étroite entre la structure de la végétation et la répartition des oiseaux a été largement discutée (Hawkins & Goodman, 2003), une relation pouvant se traduire par une bonne congruence de leurs modèles de distribution, une hypothèse que nous avons essayé de tester ici. Toutefois, les modèles de distribution identifiés sur les Hautes Terres n'appuient pas la classification phytogéographique de Humbert (1965). La grande mobilité de certaines espèces dont l'aire de répartition couvre une vaste région serait probablement l'une des explications les plus appropriées.

CONSERVATION

L'utilisation des approches de la biogéographie historique comme la PAE nous a permis de déterminer des petites zones qui contiennent plusieurs espèces caractéristiques du clade majeur dans lequel elles sont incluses et un grand nombre d'espèces exclusives ou endémiques. Ces zones pourraient donc être utilisées pour suggérer celles où les efforts de conservation devraient être prioritaires (Posadas, 1996) ou accentués.

Suite à la présente étude et en se référant au réseau d'aires protégées existant sur les Hautes Terres, cinq zones retiennent principalement notre attention. En outre, elles sont soumises à des pressions anthropiques non négligeables mais ne jouissent pas encore de mesures légales de protection.

(1) La forêt d'Analavelona, au sud-ouest, est caractérisée par une diversité ornithologique exceptionnelle et la présence de *Xanthomixis apperti* dont l'aire de distribution est localement restreinte aux alentours de la forêt sèche du Parc National de Zombitse-Vohibasia et dans la forêt humide d'Analavelona où une large population a été trouvée. Cette forêt est le dernier témoin des forêts humides dans cette partie de l'île où des énigmes sur les effets du changement climatique au cours du temps sur la faune et la flore en général restent encore à élucider.

(2) La forêt d'Anjozorobe est parmi les dernières formations des Hautes Terres centrales qui possèdent encore une importante diversité spécifique d'oiseaux.

(3) Les trois couloirs forestiers (Betaolana reliant le Parc National de Marojejy à la Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, celui connectant le Parc National de Ranomafana et le Parc National d'Andringitra et celui articulant le Parc National d'Andringitra à la Réserve Spéciale du Pic d'Ivohibe) font partie du clade des forêts de moyenne altitude. La position géographique et l'importance biologique de ces sites pour la conservation, qui ont été largement discutées (Rasolonandrasana & Goodman, 2000 ; Raherilalao & Goodman, 2003), les placent parmi les zones prioritaires pour la conservation.

Des actions de conservation sont déjà entreprises dans certaines zones mais elles ne les couvrent pas entièrement. Elles devraient donc être renforcées afin d'être effectives. Étant donné que l'inclusion d'un site dans le réseau d'aires protégées présente beaucoup de difficultés ne serait-ce qu'en termes de budget de fonctionnement, au moins une gestion communautaire participative locale pourrait être mise en place pour chacune de ces différentes

zones. Parallèlement aux projets de développement de la région, la sensibilisation des populations riveraines à la valeur de ces forêts, les avantages qu'on pourrait tirer de leur existence et la promotion d'activités génératrices de revenus pourront jouer en faveur d'une conservation à long terme.

REMERCIEMENTS

Nos remerciements s'adressent particulièrement à l'Association Nationale de la Gestion des Aires Protégées et à la Direction des Eaux et Forêts pour nous avoir délivré des autorisations pour les inventaires dans plusieurs localités incluses dans cette étude, à Daniel Rakotondravony (Université d'Antananarivo) pour avoir apporté ses commentaires, à Anne Yoder (Yale University) pour nous avoir permis d'utiliser ses équipements pour l'analyse des données, à Anjara Andriamanalina pour avoir fait la carte des localités, à toute l'équipe du « Projet NGS » pour son aide précieuse et sa franche collaboration, aux « referees anonymes » pour avoir apporté leurs commentaires instructifs et au National Geographic Society (6338-98 et 6337-99) pour avoir financé les travaux de terrain sur les Hautes Terres malgaches.

RÉFÉRENCES

- AXELIUS, B. (1991). — Area of distribution and areas of endemism. *Cladistics*, 7: 197-199.
- BETSCH, J.M. (2000). — Type de spéciation chez quelques Collemboles Symphypleones Sminthuridae (Apterygotes) de Madagascar. Pp. 295-306, in: W.R. Lourenço & S.M. Goodman (eds.). *Diversité et endémisme à Madagascar*. Mémoires de la Société de Biogéographie, Paris.
- BISCONTI, M., LANDINI, W., BIANUCCI, G., CANTALAMESSA, G., CARNEVALE, G., RAGAINI, L. & VALLERI, G. (2001). — Biogeographic relationships of the Galapagos terrestrial biota: Parsimony analyses of endemism based on reptiles, land birds and scalesia land plants. *J. Biogeogr.*, 28: 495-510.
- BURNEY, D.A. (1996). — Climate change and fire ecology as factors in the Quaternary biogeography of Madagascar. Pp. 49-58, in: W.R. Lourenço (ed.). *Biogéographie de Madagascar*. Editions de l'ORSTOM, Paris.
- BURNEY, D.A. (1997). — Theories and facts regarding Holocene environmental change before and after human colonization. Pp. 75-89, in: S.M. Goodman & B.D. Patterson (eds.). *Natural change and human impact in Madagascar*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- CARDOSO DA SILVA, J.M. & OREN, D.C. (1996). — Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: An example with primates. *Biol. J. Linn. Soc.*, 59: 427-437.
- CARLETON, M.D. & GOODMAN, S.M. (1998). — New taxa of Nesomyinae rodents (Muridae: Muridae) from Madagascar's northern highlands, with taxonomic comments on previously described forms. In: S.M. Goodman (ed.). A floral and faunal inventory of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar: With reference to elevational variation. *Fieldiana: Zoology*, new series, 90: 163-200.
- CAVIERES, L.A., ARROYO, M.T.K., POSADAS, P., MARTICORENA, C., MATTHEI, O., RODRÍGUEZ, R., SQUEO, F.A. & ARANCIO, G. (2002). — Identification of priority areas for conservation in an arid zone: Application of parsimony analysis of endemism in the vascular flora of the Antofagasta region, northern Chile. *Biodiv. Conserv.*, 11: 1301-1311.
- CIBOIS, A., SILKAS, B., SCHULENBERG, T.S. & PASQUET, E. (2001). — An endemic radiation of Malagasy songbirds revealed by mitochondrial DNA sequence data. *Evolution*, 55: 1198-1206.
- FISHER, B.L. & GIRMAN, D.J. (2000). — Biogeography of ants in eastern Madagascar. Pp. 331-344, in: W.R. Lourenço & S.M. Goodman (eds.). *Diversité et endémisme à Madagascar*. Mémoires de la Société de Biogéographie, Paris.
- GADE, D.W. (1996). — Deforestation and its effects in highland Madagascar. *Mountain Research and Development*, 16: 101-116.
- GOODMAN, S.M., PIDGEON, M., HAWKINS, A.F.A. & SCHULENBERG, T.S. (1997). — The birds of the southeastern Madagascar. *Fieldiana: Zoology*, new series, 87: 1-132.
- GOODMAN, S.M., JENKINS, P.D. & RAKOTONDRAVONY, D. (2000). — The biogeography of rodents (Rodentia: Muridae: Nesomyinae) and Tenrecids (Lipotyphla: Tenrecidae) in the eastern forests of Madagascar: An assessment of altitudinal zonation along a latitudinal gradient. Pp. 127-138, in: W.R. Lourenço & S.M. Goodman (eds.). *Diversité et endémisme à Madagascar*. Mémoires de la Société de Biogéographie, Paris.
- HAROLD, A.S. & MOOI, R.D. (1994). — Areas of endemism: Definition and recognition criteria. *Syst. Biol.*, 43: 261-266.
- HAWKINS, A.F.A. (1999). — Altitudinal and latitudinal distribution of the eastern Malagasy forest bird communities. *J. Biogeogr.*, 26: 447-458.
- HAWKINS, A.F.A. & GOODMAN, S.M. (2003). — Introduction to the birds. Pp. 1019-1044, in: S.M. Goodman & J.P. Benstead (eds.). *The natural history of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago.
- HUMBERT, H. (1965). — Description des types de végétation. In: H. Humbert & G. Cours Darne (eds.). Notice de la carte de Madagascar. *Travaux de la Section scientifique et Technique de l'Institut français de Pondichéry*, hors série, 6: 46-78.
- LANGRAND, O. (1995). — *Guide des oiseaux de Madagascar*. Delachaux et Niestlé, Lausanne.

- LANGRAND, O. & WILMÉ, L. (1997). — Effects of forest fragmentation on extinction patterns of the endemic avifauna on the Central High Plateau of Madagascar. Pp. 280-305, in: S.M. Goodman & B.D. Patterson (eds.). *Natural change and human impact in Madagascar*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- MAJOR, J. (1988). — Endemism: A botanical perspective. Pp. 117-146, in: A.A. Myers & P.S. Giller (eds.). *Analytical biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall, New York.
- MESSMER, N., GAUTIER, L. & CHATELAIN, C. (2002). — Étude de la structure et de la composition floristique de la végétation de la Réserve Spéciale de Manongarivo, Madagascar. In: L. Gautier & S.M. Goodman (eds.). *Inventaire floristique et faunistique de la Réserve Spéciale de Manongarivo (NW Madagascar)*. *Boissiera*, 59: 241-309.
- MORRONE, J.J. (1994). — On the identification of areas of endemism. *Syst. Biol.*, 43: 438-441.
- MORRONE, J.J. & CRISCI, J.V. (1995). — Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 26: 373-401.
- NELSON, R. & HORNING, N. (1993). — Cover forest/non-forest classification of Madagascar from AVHRR data. *Int. J. Remote Sens.*, 14: 1445-1446.
- POSADAS, P. (1996). — Distributional patterns of vascular plants in Tierra del Fuego: A study applying parsimony analysis of endemism (PAE). *Biogeographica*, 72: 161-177.
- RAHERILALAO, M.J., GAUTIER, F. & GOODMAN, S.M. (2002). — Les oiseaux de la Réserve Spéciale de Manongarivo, Madagascar. In: L. Gautier & S.M. Goodman (eds.). *Inventaire floristique et faunistique de la Réserve Spéciale de Manongarivo, Madagascar*. *Boissiera*, 59: 359-381.
- RAHERILALAO, M.J. & GOODMAN, S.M. (2003). — Diversité de la faune avienne des massifs d'Anjanaharibe-Sud, du Marojejy et de la Forêt de Betaolana et importance du couloir forestier dans la conservation des oiseaux forestiers. In: S.M. Goodman & L. Wilmé (eds.). *Nouveaux résultats d'inventaires biologiques faisant référence à l'altitude dans la région des massifs montagneux de Marojejy et d'Anjanaharibe-Sud*. *Recherche pour le Développement, Série Sciences Biologiques*, 19: 203-230.
- RASELIMANANA, A.P. (2000). — *Contribution à la systématique et analyse phylogénétique et biogéographique des Gerrhosauridae malgaches*. Thèse de Doctorat de 3^{ème} cycle. Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- RASOLONANDRASANA, B.P.N. & GOODMAN, S.M. (2000). — Importance du couloir forestier situé entre le Parc National d'Andringitra et la Réserve Spéciale d'Ivohibe pour la conservation des Vertébrés terrestres. Pp. 139-154, in: W.R. Lourenço & S.M. Goodman (eds.). *Diversité et endémisme à Madagascar*. Mémoires de la Société de Biogéographie, Paris.
- RAXWORTHY, C.J. & NUSSBAUM, R.A. (1996). — Patterns of endemism for terrestrial vertebrates in eastern Madagascar. Pp. 369-383, in: W.R. Lourenço (ed.). *Biogéographie de Madagascar*. Edition de l'ORSTOM, Paris.
- RAXWORTHY, C.J. & NUSSBAUM, R.A. (1997). — Biogeographic patterns of reptiles in eastern Madagascar. Pp. 124-140, in: S.M. Goodman & B.D. Patterson (eds.). *Natural change and human impact in Madagascar*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- ROSEN, B.R. (1988). — From fossils to earth history: Applied historical biogeography. Pp. 437-481, in: A. Myers & P. Giller (eds.). *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distribution*. Chapman & Hall, London.
- ROSEN, B.R. & SMITH, A.B. (1988). — Tectonic from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from the late Cretaceous to Recent, using a new method. In: M.G. Audley-Charles & A. Hallam (eds.). *Gondwana and Thetys. Geological Society Special Publication*, 37: 275-306.
- STRAKA, H. (1996). — Histoire de la végétation de Madagascar oriental dans les derniers 100 millénaires. Pp. 37-47, in: W.R. Lourenço (ed.). *Biogéographie de Madagascar*. Edition de l'ORSTOM, Paris.
- SWOFFORD, D.L. (2002). — *PAUP*: phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods)*. Version 4.0. Sinauer Associates, Sutherland.
- THALMANN, U. (2000). — Lemur diversity and distribution in western Madagascar – Inferences and predictions using a cladistic approach. Pp. 191-202, in: W.R. Lourenço & S.M. Goodman (eds.). *Diversité et endémisme à Madagascar*. Mémoires de la Société de Biogéographie, Paris.
- WHITE, F. (1983). — The vegetation of Africa, a description memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa. *UNESCO, Natural Resources Research*, 20: 1-356.
- WILMÉ, L. (1996). — Composition and characteristics of bird communities in Madagascar. Pp. 349-362, in: W.R. Lourenço (ed.). *Biogéographie de Madagascar*. Editions de l'ORSTOM, Paris.
- WILMÉ, L. & GOODMAN, S.M. (2003). — Biogeography, guild, structure, and elevational variation of Madagascar forest birds. Pp. 1045-1058, in: S.M. Goodman & J.P. Benstead (eds.). *The natural history of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago.