

## Entomologie

# RÉPARTITION VERTICALE DES ARTHROPODES DANS LES FORÊTS SÈCHES OCCIDENTALES MALGACHES

par

Jeanne Arline RAJAONARIVELO <sup>1,2</sup>, Marie-Jeanne RAHERILALAO <sup>1,2</sup>,  
Aristide ANDRIANARIMISA <sup>1,3</sup>, et Steven M. GOODMAN <sup>2,4</sup>

L'étude de la répartition verticale des Arthropodes a été menée pendant la saison sèche le long d'un gradient latitudinal dans trois aires protégées de la partie occidentale malgache incluant les forêts sèches et les fourrés épineux : le Parc National (PN) d'Ankarafantsika (Nord-Ouest), le Paysage Harmonieux Protégé de Menabe Antimena (Centre-Ouest) et le PN de Tsimanampesotse (Sud-Ouest). Une analyse saisonnière (sèche et humide) a été menée à Menabe Antimena. Des pièges Malaises ont été utilisés pour l'échantillonnage dans le sous-bois, la strate moyenne et la canopée tandis que des trous-pièges ont été utilisés pour la capture des Arthropodes au niveau du sol. Les données sur les Arthropodes ont été testées avec différents facteurs tels que la température, l'humidité relative et le recouvrement végétal collectés durant la période d'échantillonnage. Les Arthropodes collectés ont été analysés jusqu'au niveau famille et en fonction de leur guildes trophique.

Durant la saison sèche, à part la litière qui abrite un grand nombre d'Arthropode, une grande abondance et richesse ont été aperçues au niveau du sous-bois à Menabe Antimena et à Tsimanampesotse. À Ankarafantsika, c'est la canopée qui héberge un grand nombre d'Arthropode avec une grande richesse. Toutefois, peu importe la saison à Menabe Antimena, la canopée abrite toujours le moins d'individus. En

---

1. Mention Zoologie et Biodiversité Animale, BP 906, Domaine des Sciences et Technologies, Université d'Antananarivo, Madagascar.

2. Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo, Madagascar.

3. Wildlife Conservation Society, BP 8500, Antananarivo, Madagascar.

4. Field Museum of Natural History, 1400 South Lake Shore Drive, Chicago, USA.

E-mail auteur correspondant : rajaonyline@gmail.com

## Bulletin de la Société zoologique de France 144 (1)

général, les phytophages sont restreints au niveau du sous-bois tandis que les fourmis et les saprophages sont abondants au niveau de la litière. Les prédateurs, les mycophages, les parasitoïdes et les xylophages ne montrent pas de stratification verticale évidente. L'analyse avec la régression linéaire multiple a montré une influence significative des facteurs climatiques et de la structure de la végétation sur l'abondance et la richesse des Arthropodes le long des strates verticales à Ankarafantsika et à Menabe Antimena. Toutefois, ces variables environnementales n'exercent pas d'effet significatif sur l'abondance des Arthropodes à Tsimanampesotse.

**Mots-clés** : Répartition verticale, Arthropode, guildes, climat, habitat, forêt sèche.

### Arthropod vertical distribution in dry forests of western Madagascar

The vertical stratification of arthropods was studied in western Madagascar during the dry season, along a latitudinal gradient in three protected areas with dry forest and bush formations: Ankarafantsika National Park (northwest), Menabe Antimena Protected Harmonious Landscape (central west), and Tsimanampesotse National Park (southwest). Seasonal variation was also examined at Menabe Antimena (dry and wet seasons). Malaise traps were used for surveying arthropod abundance in the under-story, mid-story, and canopy, and pitfall traps for litter arthropods. Different variables from the sampling period (temperature, relative humidity, and vegetation cover) were compared to arthropod data. Specimens were identified to the level of family and assigned to a trophic guild.

During the dry season, apart from the ground litter, which contains numerous arthropods, abundance and richness were highest in the under-story at Menabe Antimena and Tsimanampesotse. The highest abundance and richness were recorded in the canopy at Ankarafantsika. However, the canopy at Menabe Antimena had a lower number of individuals in both the wet and dry seasons. Generally, phytophages were restricted to the under-story, while ants and saprophages were mainly found in litter. Predators, fungivores, parasitoids, and xylophages did not show any clear vertical stratification. Multiple linear regression analysis showed a significant affect of climate and vegetation structure on the vertical abundance and richness of arthropods at Ankarafantsika and Menabe Antimena. However, at Tsimanampesotse, there was no relationship between these factors and arthropod abundance.

**Keywords**: Vertical repartition, Arthropoda, guild, climate, habitat, dry forest.

## Introduction

Les Arthropodes constituent le groupe taxonomique le plus diversifié, abondant et riche en espèces dans différents habitats terrestres (OZANNE *et al.*, 2003). Ces organismes sont impliqués dans plusieurs processus écologiques de l'écosystème tels que la décomposition, la pollinisation et l'herbivorie, et jouent un rôle comme bio-indicateur de la qualité de l'environnement (SAMWAYS *et al.*, 2010). En plus, la majorité des Arthropodes, près de 80 %, résident dans les forêts tropicales (ØDEGAARD, 2000). L'écosystème forestier tropical offre une large variété d'habitats verticalement structurés à partir du sol jusqu'à la canopée engendrant la stratification verticale des Arthropodes (BROKAW & LENT, 1999). D'une manière générale, les Arthropodes exploitent les strates verticales en fonction de leur exigence et

### Répartition verticale des Arthropodes dans les forêts sèches

de leur adaptation selon les conditions environnementales des strates (ULYSHEN, 2011). Plusieurs facteurs peuvent influencer leur distribution verticale, incluant les conditions climatiques, la structure de la végétation et la disponibilité des ressources alimentaires (BASSET *et al.*, 2003).

La distribution verticale des Arthropodes a été étudiée dans les forêts tropicales de l'Ancien monde (par exemple, BASSET, 1992 ; BASSET *et al.*, 1992 ; HASHIMOTO *et al.*, 2010 ; DAVIS *et al.*, 2011 ; BASSET *et al.*, 2015). De même pour ceux des pays tropicaux du Nouveau monde (par exemple, BREHM, 2007 ; GRIMBACHER & STORK, 2007 ; PANIAGUA *et al.*, 2009 ; NOVAIS *et al.*, 2015 ; GREENSLADE *et al.*, 2016). Toutefois, les recherches concernant la distribution verticale des Arthropodes malgaches sont encore fragmentaires. Pourtant, elles permettraient de collecter beaucoup plus d'informations sur la diversité des insectes que celles menées sur le plan horizontal qui ne concernent souvent que ceux des strates inférieures. Les recherches existantes se sont en effet restreintes dans la partie Nord-Est malgache au sein de la forêt humide du Parc National de Masoala. Elles se sont focalisées sur l'inventaire des Arthropodes et des guildes au sein de la canopée et du sous-bois (MONTE-ALEGRE *et al.*, 2005 ; ABERLENC *et al.*, 2007 ; RAVOAHANGIMALALA *et al.*, 2007).

À Madagascar, la compréhension de l'importance des facteurs écologiques (abiotiques et biotiques) sur l'organisation verticale des Arthropodes reste mal documentée. Ailleurs dans le monde, le climat constitue un des facteurs majeurs influençant la distribution des Arthropodes et la variation saisonnière de leur abondance (SANGLE *et al.*, 2015). En effet, en tant qu'ectotherme, les Arthropodes sont plus sensibles à la variation du climat qui modifie leur comportement, leur reproduction et leur interaction, influençant la dynamique de leur population (KIRITANI, 2013). D'une certaine façon, la structure de la végétation incluant la hauteur de la voûte forestière, la disposition des branches, la couverture végétale, régulent indirectement l'effet du climat sur l'activité des Arthropodes affectant par conséquent la sélection de leur habitat (BROKAW & LENT, 1999). La variation de la quantité des radiations solaires sur le plan vertical influence en outre les processus de la photosynthèse affectant la disponibilité des ressources pour certains groupes trophiques (BASSET *et al.*, 2003 ; GOSSNER, 2009). D'un autre côté, la modification de l'habitat et la fluctuation des conditions climatiques influencent la diversité fonctionnelle de la composition et de la structure des guildes d'Arthropodes (TYLIANAKIS *et al.*, 2008). Un changement de l'abondance d'une guildes en particulier dans le milieu peut toutefois perturber les processus de fonctionnement de l'écosystème (OZANNE *et al.*, 2003). La détermination des réactions des Arthropodes à la variation imposée par la nature constitue ainsi un outil de prédiction pour la maintenance de l'écosystème permettant de prioriser les efforts pour la conservation. Les résultats permettent en outre de comprendre la portée de ces organismes à s'adapter aux éventuels changements au sein de leur habitat.

## **Bulletin de la Société zoologique de France 144 (1)**

Les forêts sèches de l'Ouest de Madagascar présentent une diversité structurale considérable due à l'hétérogénéité des substrats édaphiques (MOAT & SMITH, 2007). Un cline climatique le long du gradient latitudinal Nord-Ouest à Sud-Ouest accentue conjointement la variation de la structure de l'habitat avec une diminution nette du gradient de l'humidité (DONQUE, 1975 ; JURY, 2003 ; GOODMAN *et al.*, 2008). Ces habitats, qui vont de la forêt dense sèche à fourré sec épineux, sont en outre caractérisés par une saisonnalité prononcée avec une saison sèche marquée par la défoliation de la plupart des arbres succédée d'une saison humide en pleine feuillaison (KOECHLIN *et al.*, 1997). Ces types d'écosystèmes répondent ainsi convenablement au besoin de comprendre la réponse des Arthropodes et des guildes trophiques face à la modification du climat et de leur habitat. Les forêts tropicales sèches malgaches constituent d'ailleurs un des sites prioritaires pour la conservation étant donné le niveau de micro-endémisme qui est assez élevé (PAULIAN & VIETTE, 2003 ; WILME *et al.*, 2006). L'échantillonnage de l'entomofaune sur le plan vertical dans les forêts sèches permettrait ainsi d'avoir une estimation de la taille et de la diversité de la population d'Arthropode dans le milieu (BASSET *et al.*, 2015).

Le but de cette étude, dans un premier temps, est de compléter les informations sur la répartition verticale de l'entomofaune dans la partie occidentale malgache. Dans un second temps, cette étude vise à comprendre l'écologie ainsi que la réponse des Arthropodes et des guildes trophiques en fonction des variations des conditions environnementales dans les forêts sèches occidentales. Enfin, les données obtenues fournissent des informations pour interpréter la distribution spatiale ainsi que l'écologie alimentaire des vertébrés insectivores au sein des sites d'études. Les objectifs de cette étude sont de :

- 1) déterminer la distribution verticale des Arthropodes en fonction des saisons et selon le gradient latitudinal en partant des forêts sèches du Nord vers les fourrés secs épineux du Sud de Madagascar ;
- 2) faire une analyse saisonnière et latitudinale de l'organisation verticale des guildes trophiques d'Arthropodes ;
- 3) examiner les facteurs qui pourraient influencer la stratification verticale des Arthropodes à travers la variation saisonnière et latitudinale des facteurs climatiques et de la structure de la végétation dans la partie occidentale malgache.

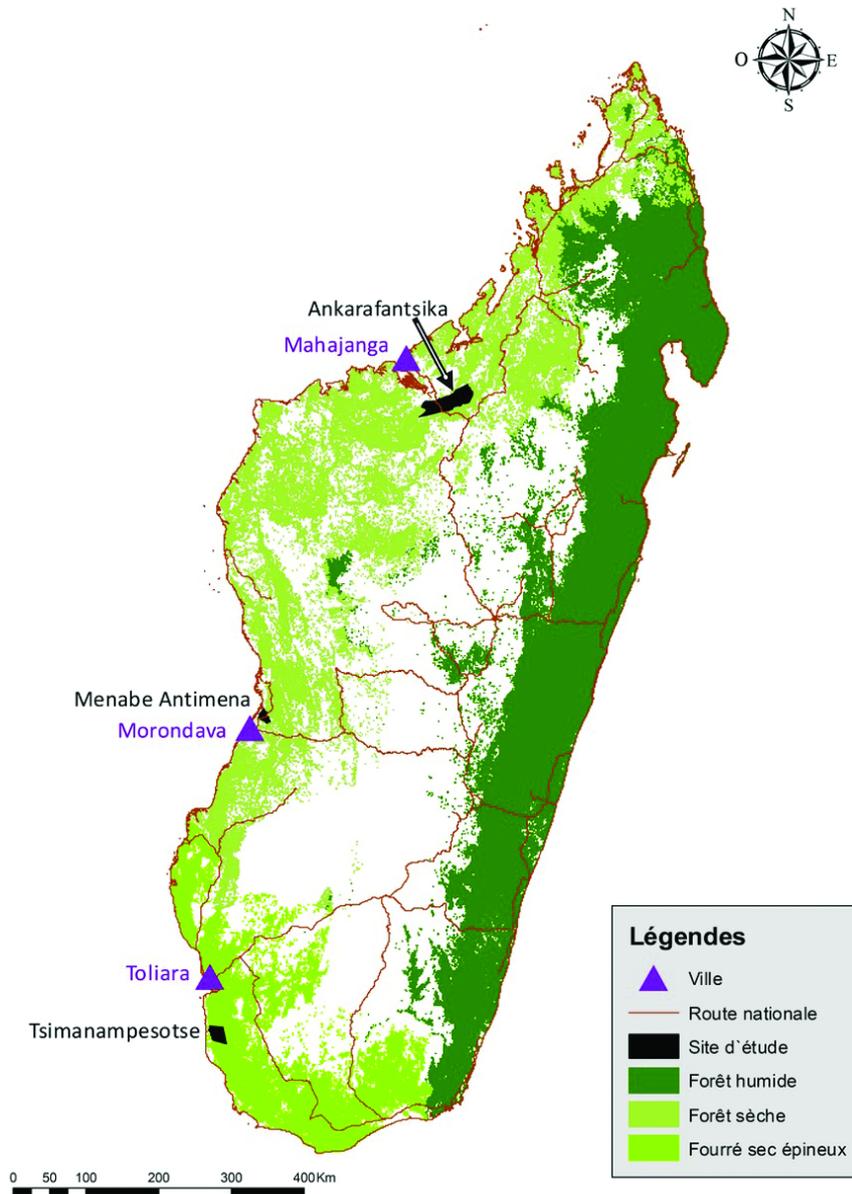
## **Matériel et méthodes**

### **Présentation des sites d'études**

L'étude a été réalisée dans trois aires protégées de la partie occidentale malgache (Figure 1) :

- le Parc National d'Ankarafantsika (16°00' - 16°20'S ; 46°34' - 47°17'E) se situe dans la partie Nord-Ouest de Madagascar, à 115 km au sud de la ville de Mahajanga. Le site couvre une surface de 136 673 ha avec une altitude variant de 30 à 350 m ;
- le Paysage Harmonieux Protégé de Menabe Antimena (20°03' - 20°10'S ; 44°28' - 44°46'E) se trouve dans la partie Centre-Ouest, à 40 km au Nord-Est de la ville de

## Répartition verticale des Arthropodes dans les forêts sèches



**Figure 1**

Localisation géographique des sites d'études (Ankarafantsika, Menabe Antimena et Tsimanampesotse). (Source: BD500 FTM, modifiée par J.A. Rajaonarivelo, 2018).

*Geographic position of the study sites (Ankarafantsika, Menabe Antimena, and Tsimanampesotse). (Source: BD500 FTM, modified by J.A. Rajaonarivelo, 2018.)*

**Bulletin de la Société zoologique de France 144 (1)**

**Tableau 1**

Principales caractéristiques de sites d'études selon GOODMAN *et al.* (2018)  
et présentation des localités d'échantillonnage au sein des sites.

*Main characteristics of study sites according to GOODMAN et al. (2018)  
and position of sampling localities at each site.*

Caractéristiques	Ankarafantsika	Menabe Antimena	Tsimanampesotse
<b>Climat</b>	Sec	Sec	Semi-aride
<b>Pluviométrie annuelle</b> (mm)	1596	954	389
<b>Température moyenne annuelle</b> (valeur minimale et maximale) (°C)	21,0 à 29,9	20,0 à 30,3	19,2 à 30,7
<b>Type de végétation des sites d'échantillonnages</b>	Forêt sèche sur sol sableux humifère du Jardin botanique A (16°19'34,1"S ; 46°48'13,4"E) et Jardin botanique B (16°18'20,5"S ; 46°49'34,7"E)	Forêt sèche sur sol ferrugineux du site N5 (20°03'24,9"S ; 44°39'32,4"E) et CS7 (20°04'26,3"S ; 44°40'17,7"E)	Fourré sec épineux sur sable de la partie Nord (24°00'28,9"S ; 43°44'04,1"E) et Sud (24°01'44,3"S ; 43°44'22,9"E) du campement d'Andranovao

Morondava. Le site s'étend sur une superficie de 201 859 ha dont le niveau topographique généralement plat couvre une altitude entre 18 et 40 m ;

– le Parc National de Tsimanampesotse (24°00' - 24°23'S ; 43°44' - 43°46'E) est localisé dans la partie Sud-Ouest, à 85 km au sud de la ville de Toliara. L'aire protégée possède une surface totale de 201 505 ha avec une gamme altitudinale de 40 à 114 m.

Le long du gradient latitudinal, une diminution des précipitations existe depuis la partie Nord jusqu'au Sud qui est caractérisée par une aridité importante (Tableau 1). Cette variation de la pluviométrie, associée avec l'hétérogénéité des substrats édaphiques, conditionnent les caractéristiques des formations végétales : la partie Nord-Ouest (Ankarafantsika) est dominée par les forêts sèches caducifoliées, l'Ouest central par les forêts denses sèches (Menabe Antimena) et le Sud-Ouest et le Sud (Tsimanampesotse) par les fourrés secs épineux (MOAT & SMITH, 2007). Deux saisons bien distinctes caractérisent les régions occidentales malgache avec une longue saison sèche de sept à neuf mois (mars/mai à novembre) et une saison humide de décembre à mars (JURY, 2003 ; GOODMAN *et al.*, 2008). Vers la partie Sud de ce gradient, la durée de la saison sèche est plus prononcée.

L'étude saisonnière de la stratification verticale des Arthropodes a été effectuée à Menabe Antimena (saison sèche : 24 août-16 septembre 2017 et saison humide : 25 janvier-17 février 2018) et la comparaison latitudinale a été réalisée durant la saison sèche aux deux autres sites (Ankarafantsika : 13 mai-05 juin 2017 et Tsimanampesotse : 02-25 juillet 2017).

## Répartition verticale des Arthropodes dans les forêts sèches

### Collecte des Arthropodes

Afin de mettre en exergue la distribution verticale des Arthropodes à partir du sol jusqu'à la canopée des sites d'études, deux types de pièges ont été utilisés. Des pièges Malaises de type SLAM (110 cm de longueur, 110 cm de largeur et 110 cm de hauteur, MegaView Science, Taiwan) ont été utilisés pour le recensement de l'entomofaune verticale (sous-bois, strate moyenne et canopée). Les pièges ont été installés le long des lignes de transect dont six pistes de 1 000 m distantes de 200 m ont été échantillonnées pour chaque site d'étude. Trois stations de capture ont été mises en place sur chaque ligne de transect dont la position se trouve au début, au milieu et à la fin de la ligne. La hauteur au niveau de laquelle les pièges ont été installés au sein de la canopée varie selon la hauteur générale de la voûte forestière de chaque site qui va de 5 m à 12 m selon l'habitat, ceux de la strate moyenne indiquent l'espace médian et les pièges au niveau du sous-bois ont été placés en dessous de 1,5 m de hauteur.

Des trou-pièges réalisés grâce à la partie basale d'une bouteille plastique (95 mm de diamètre à l'ouverture, 82 mm de diamètre à la base et 100 mm de profondeur) ont été utilisés pour la capture des Arthropodes rampants sur le sol. Le long de chaque transect, six trou-pièges distants de 200 m et remplis au 1/3 de sa hauteur avec de l'éthanol 70° ont été enfoncés dans le sol.

Le piégeage a été réalisé à partir de 06h00 du matin jusqu'à 17h00 le soir pendant 24 jours pour chaque site (quatre jours pour chaque ligne de transect). Ainsi, les résultats obtenus représentent seulement la répartition verticale des Arthropodes diurnes présents au sein des forêts sèches malgaches.

### Conservation, identification des Arthropodes et leur structure trophique

Les spécimens collectés sur le terrain ont été conservés dans l'éthanol à 70° et identifiés au sein du laboratoire de « California Academy of Science » (CAS), Tsimbazaza, Antananarivo. Les échantillons d'Arthropodes ont été identifiés jusqu'au niveau famille selon la clé de détermination de BORROR *et al.* (1989) et DELVARE & ABERLENC (1989). Les araignées ont été identifiées selon le guide de DIPPENAAR-SCHOEMAN & JOCQUÉ (1997). L'attribution des Arthropodes selon leur guildes trophique a été effectuée selon la classification de MORAN & SOUTHWOOD (1982) et de RAVOAHANGIMALALA *et al.* (2007) à savoir : les phytophages, les xylophages, les mycophages, les saprophages, les parasitoïdes, les prédateurs, les fourmis et les autres guildes trophiques regroupant les insectes piqueurs-suceurs, lécheurs-suceurs, parasites et ceux dont le régime alimentaire n'a pas pu être déterminé.

### Mesure des variables climatiques

La température et l'humidité relative au niveau des strates verticales (sous-bois, strate moyenne et canopée) ont été enregistrées tous les 15 minutes à l'aide d'un data-logger « Tinytag View 2 TV-4500 » (Gemini Data Logger, Chichester) au cours des périodes de piégeage. Les appareils ont été installés verticalement au milieu de la ligne de transect dans des zones ombragées afin d'éviter l'effet direct de l'insolation.

## Bulletin de la Société zoologique de France 144 (1)

### Caractérisation verticale de l'habitat

La structure de l'habitat a été décrite le long des lignes de transect selon la méthode de relevé linéaire de GAUTIER *et al.* (1994). La description de l'habitat a été réalisée de part et d'autre du transect pour la fiabilité des données due à l'hétérogénéité de la structure de la végétation dans les forêts sèches. Il est à noter que seule la complexité structurale verticale de l'habitat a été mise en évidence sans tenir compte de la composition taxonomique des plantes. Le long de la piste de 1000 m, un jalon gradué de 8 m de hauteur a été dressé verticalement tous les 20 m. Les hauteurs des contacts entre les masses végétales et le bâton ont été notées. Au-delà de 8 m, les mesures ont été visuellement estimées. L'épaisseur de la litière a été en outre mesurée tous les 20 m pour chaque transect où cinq mesures ont été effectuées de part et d'autre de la ligne.

### Analyse des données

Pour chaque strate (litière, sous-bois, strate moyenne et canopée) de chaque site d'étude, la richesse familiale (nombre de familles), l'abondance (nombre d'individus de chaque famille) et la diversité familiale des Arthropodes ont été estimées. Une mesure de la diversité a été obtenue en calculant l'indice de Shannon-Weaver (IS) à partir du « package vegan » (OKSANEN, 2018). Afin de mettre en exergue la différence ou la similarité des communautés d'Arthropodes présentes au sein des différentes catégories de strates des sites d'études, l'indice de similarité de Jaccard a été calculé avec le « package ade4 » (DRAY *et al.*, 2018). L'influence de la stratification verticale (sous-bois, strate moyenne et canopée) sur l'abondance des Arthropodes au sein des sites, en fonction des saisons et entre les zones d'études a été testée à partir du modèle linéaire généralisé (analyse univariée des variances). Pour voir la variation de la température et de l'humidité relative le long des strates verticales (sous-bois, strate moyenne et canopée), le test non paramétrique de Kruskal-Wallis a été utilisé. Le niveau de relation entre l'épaisseur de la litière et l'abondance des Arthropodes rampants au sol a été testé avec la corrélation de Spearman. La régression linéaire multiple a été utilisée afin de voir l'influence des variables environnementales (température minimale, maximale et moyenne, recouvrement végétal,

**Tableau 2**

Richesse (**Ri**), abondance (**Ab**) et indice de Shannon (**IS**) des Arthropodes au sein des strates verticales de Menabe Antimena cours de la saison sèche et humide.  
*Richness (Ri), abundance (Ab), and Shannon index (IS) of arthropods in the vertical strata of Menabe Antimena during the dry and wet seasons.*

Type de pièges	Strate	Saison sèche			Saison humide		
		Ri	Ab	IS	Ri	Ab	IS
Piège Malaise	Canopée	53	262	3,1	86	1380	3,0
	Strate moyenne	58	333	3,1	75	1877	2,5
	Sous-bois	64	548	3,3	97	6651	1,5
Trou-piège	Litière	37	3002	0,8	71	2394	1,9

## Répartition verticale des Arthropodes dans les forêts sèches

humidité minimale, maximale et moyenne) sur la répartition verticale des Arthropodes en partant de la canopée vers le sous-bois. Pour tous les tests statistiques, la valeur de la probabilité  $p < 0,05$  indique une différence significative ou l'existence d'une corrélation entre les variables. Le logiciel statistique R version 3.5.0 (R CORE TEAM, 2018) a été utilisé pour l'analyse des données.

## Résultats

### Répartition verticale des Arthropodes

#### Variation saisonnière : Menabe Antimena

D'une manière générale, le nombre d'individus d'Arthropodes collecté avec les différentes méthodes de capture utilisées (piège Malaise et trou-piège) est beaucoup plus faible au cours de la saison sèche (4 145 individus : 19 ordres et 116 familles) que celui collecté au cours de la saison humide (12 302 individus : 19 ordres et 151 familles). Si la litière du sol héberge le plus d'effectif, composé surtout de fourmis, au cours de la saison sèche (3 002/1 143) que les autres strates, le sous-bois contient le plus grand nombre d'Arthropodes (6 651/5 651), dominés par les Collemboles (Entomobryidae, Hypogastruridae et Sminthuridae) au cours de la saison humide. Mais quelle que soit la saison, la canopée abrite l'effectif le plus faible d'Arthropodes. La plus grande diversité se trouve toutefois au sein de la canopée durant la saison humide (IS : 3,0), alors que le sous-bois est le plus diversifié durant la saison sèche (IS : 3,3) (Tableau 2). L'utilisation de ces strates verticales par les Arthropodes en partant de la canopée vers le sous-bois varie par ailleurs significativement entre les deux saisons (Modèle linéaire généralisé :  $ddl = 2$  ;  $p < 0,001$ ). Les Diptères (Chloropidae), les Hyménoptères (Ceraphronidae) et les Myriapodes collectés uniquement au cours de la saison humide font partie des Arthropodes recensés seulement au niveau de la litière (Tableau 5). Les Hémiptères tels que les Aradidae et les Saldidae, certaines familles dans l'ordre des Hyménoptères comme les Chalcididae et les Cynipidae par exemple, trouvés seulement dans le sous-bois, n'ont été recensés qu'au cours de cette saison. Les Diptères comme les Bibionidae, les

**Tableau 3**

Richesse (**Ri**), abondance (**Ab**) et indice de Shannon (**IS**) des Arthropodes au sein des strates verticales des sites d'études pendant la saison sèche.  
*Richness (Ri), abundance (Ab), and Shannon index (IS) of arthropods in the vertical strata of the study sites during the dry season.*

Type de pièges	Strate	Ankarafantsika			Menabe Antimena			Tsimanampesotse		
		Ri	Ab	IS	Ri	Ab	IS	Ri	Ab	IS
Piège Malaise	Canopée	54	321	3,2	53	262	3,1	34	158	2,8
	Strate moyenne	46	199	3,2	58	333	3,1	44	252	3,1
	Sous-bois	45	179	3,3	64	548	3,3	48	346	3,0
Trou-piège	Litière	24	459	0,9	37	3002	0,8	38	492	1,8

**Bulletin de la Société zoologique de France 144 (1)**

**Tableau 4**

Indice de similarité de Jaccard des différentes catégories de strates (**Li** : litière, **Ss** : sous-bois, **Sm** : strate moyenne et **Ca** : canopée) des sites d'études, présenté en dessous de la diagonale et nombre de familles communes entre les strates, présenté en dessus de la diagonale.

*Jaccard index of similarity of different strata (Li: litter, Ss: under-story, Sm: mid-story, Ca: canopy) of the study sites presented below the diagonal and number of families in common between strata presented above the diagonal.*

Site		Ankarafantsika				Menabe Antimena				Tsimanampesotse			
Strate		Li	Ss	Sm	Ca	Li	Ss	Sm	Ca	Li	Ss	Sm	Ca
Ankarafantsika	<b>Li</b>	-	7	6	10	12	9	10	8	12	7	4	7
	<b>Ss</b>	0,06	-	30	29	11	28	27	24	9	32	27	20
	<b>Sm</b>	0,04	0,28	-	36	10	30	21	20	6	26	25	20
	<b>Ca</b>	0,07	0,22	0,33	-	16	35	36	24	11	29	27	22
Menabe Antimena	<b>Li</b>	0,13	0,08	0,07	0,11	-	19	17	12	21	9	7	6
	<b>Ss</b>	0,07	0,19	0,23	0,25	0,13	-	38	27	12	31	21	21
	<b>Sm</b>	0,07	0,20	0,21	0,26	0,12	0,27	-	26	11	30	26	19
	<b>Ca</b>	0,06	0,18	0,14	0,18	0,08	0,17	0,17	-	8	21	17	16
Tsimanampesotse	<b>Li</b>	0,13	0,07	0,05	0,07	0,23	0,07	0,07	0,05	-	10	11	7
	<b>Ss</b>	0,05	0,29	0,20	0,21	0,06	0,21	0,21	0,14	0,07	-	30	21
	<b>Sm</b>	0,03	0,25	0,22	0,22	0,05	0,18	0,19	0,12	0,08	0,28	-	18
	<b>Ca</b>	0,07	0,19	0,18	0,18	0,05	0,15	0,14	0,12	0,06	0,18	0,17	-

Hyménoptères incluant les Pteromalidae et les Sphecidae recensés uniquement durant la saison humide sont restreints au sein de la strate moyenne. Les Diptères (Simuliidae), les Hémiptères (Coreidae) collectés seulement durant la saison humide comptent parmi les Arthropodes strictement recensés au niveau de la canopée au cours de cette période (Tableau 5).

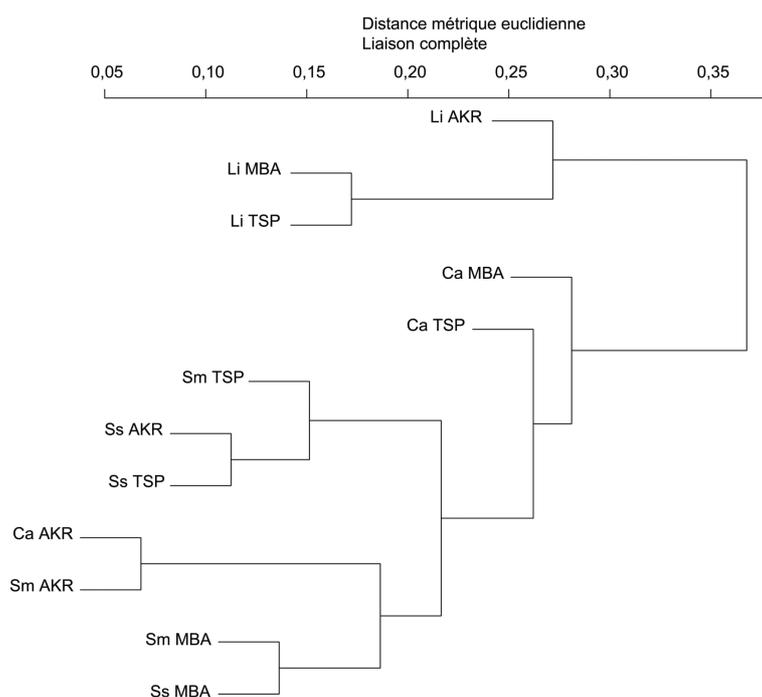
**Variation inter-site**

En combinant les données obtenues par piège Malaise et trou-piège, un total de 1 158 Arthropodes représentés par 15 ordres et répartis dans 89 familles a été collecté à Ankarafantsika. Pour Menabe Antimena, 116 familles d'Arthropodes appartenant à 19 ordres dans un total de 4 145 individus ont été échantillonnées pour l'ensemble des techniques de capture utilisées. Le nombre des individus collectés par piège Malaise et trou-piège à Tsimanampesotse a été de 1 248 au total, distribué dans 16 ordres avec 96 familles. Peu importe les sites d'études considérés, la litière abrite toujours un grand nombre d'Arthropodes par rapport aux strates verticales en dessus, alors que la diversité sur le sol semble très faible (Tableau 3). Toutefois, la comparaison de la distribution des Arthropodes recensés entre les strates verticales (sous-bois, strate moyenne et canopée) des sites d'études montre une variation statistiquement significative (Modèle linéaire généralisé : ddl = 4 ; p < 0,001), indiquant une hétérogénéité de l'utilisation des strates par ces organismes d'un site à un autre. En effet, à Ankarafantsika, la canopée est caractérisée par une grande abondance et richesse alors que dans les deux autres sites, le sous-bois abrite une grande richesse.

### Répartition verticale des Arthropodes dans les forêts sèches

En analysant la présence et l'absence des familles d'Arthropodes au sein des différentes catégories de strates des sites d'études, l'indice de similarité de Jaccard montrant l'affinité entre les communautés d'Arthropodes des strates des sites étudiés a été obtenu (Tableau 4). En considérant deux à deux les diverses catégories de strates, la strate moyenne et la canopée d'Ankarafantsika sont les plus similaires dont l'indice de Jaccard est le plus élevé (0,33) tandis que le plus faible indice, de l'ordre de 0,03, se trouve entre la litière d'Ankarafantsika et la strate moyenne de Tsimanampesotse. La strate moyenne et le sous-bois de Menabe Antimena possèdent cependant le plus grand nombre d'Arthropodes communs (38) constitués essentiellement par les araignées, les Coléoptères et les Hyménoptères (Tableau 5) alors que la strate moyenne de Tsimanampesotse et la litière du sol d'Ankarafantsika partage le moins de familles communes (4).

À partir du dendrogramme (Figure 2), une division des communautés d'Arthropodes en deux groupes bien distincts a été observée, ceux qui se trouvent sur



**Figure 2**

Dendrogramme montrant la similarité en faune entomologique des différentes catégories de strates (**Li** : litière, **Ss** : sous-bois, **Sm** : strate moyenne et **Ca** : canopée) des sites d'études (**AKR** : Ankarafantsika, **MBA** : Menabe Antimena et **TSP** : Tsimanampesotse).

*Dendrogram showing similarity of the entomological fauna between different strata (Li: litter, Ss: under-story, Sm: mid-story, Ca: canopy) at the study sites (AKR: Ankarafantsika, MBA: Menabe Antimena, TSP: Tsimanampesotse).*

Tableau 5

Répartition des familles d'Arthropodes collectées au sein des strates verticales (**Li** : lièvre, **Ss** : sous-bois, **Sm** : strate moyenne et **Ca** : canopée) d'Ankarafantsika (**AKF**) et de Menabe Antimena (**MBA**) durant la saison sèche (**Se**) et humide (**Hu**) ainsi que de Tsimanampesoise (**TSP**), ( ) indique l'assignation des guildes trophiques tels que : phytophage (**Phy**), xylophage (**Xyl**), mycophage (**Myc**), saphrophage (**Sap**), parasitoïde (**Par**), prédateur (**Pre**), fourmi (**For**) et autre (**Au**) selon MORAN & SOUTHWOOD (1982) et RAVOAHANGIMALALA *et al.* (2007), \* désigne la présence de la famille dans la strate.

*Distribution of arthropod families collected in the vertical strata (Li: litter, Ss: under-story, Sm: mid-story, Ca: canopy) at Ankarafantsika (AKF) and Menabe Antimena (MBA) during the dry (Se) and wet (Hu) seasons, and at Tsimanampesoise (TSP), ( ) indicates trophic guild assignment, including phytophage (Phy), xylophage (Xyl), fungivore (Myc), scavenger (Sap), parasitoid (Par), predator (Pre), ant (For), other (Au), following MORAN & SOUTHWOOD (1982) and RAVOAHANGIMALALA *et al.* (2007). \* indicates family present in the stratum.*

Taxon/Guilde	AKF			MBA (Se)			MBA (Hu)			TSP			
	Li	Ss	Sm	Li	Ss	Sm	Li	Ss	Sm	Li	Ss	Sm	Ca
Acarina													
Non identifiée (Au)		*	*				*				*	*	*
Araneida													
Ageleidae (Pre)	*			*									
Anaurobiidae (Pre)	*						*			*			
Anyphaenidae (Pre)							*						
Araneidae (Pre)							*						
Barychelidae (Pre)										*			
Clubionidae (Pre)		*	*		*	*		*	*	*		*	
Corinnidae (Pre)							*	*	*	*		*	
Ctenidae (Pre)				*			*			*			
Dysderidae (Pre)				*									
Gallieniellidae (Pre)				*	*	*		*	*	*		*	
Hersiliidae (Pre)			*		*	*		*	*	*		*	
Heteropodidae (Pre)					*	*		*	*	*		*	
Lycosidae (Pre)	*						*			*			



## Bulletin de la Société zoologique de France 144 (1)

Taxon/Guilde (suite)	AKF				MBA (Se)				MBA (Hu)				TSP			
	Li	Ss	Sm	Ca	Li	Ss	Sm	Ca	Li	Ss	Sm	Ca	Li	Ss	Sm	Ca
Anthribidae (Myc)		*	*	*			*	*	*	*	*	*				
Brentidae (Xyl)									*	*						
Bruchidae (Phy)		*		*			*	*			*	*				*
Buprestidae (Xyl)		*		*		*	*	*						*	*	*
Carabidae (Pre)	*			*					*				*			*
Cerambycidae (Xyl)		*	*	*		*	*	*			*	*			*	*
Chrysomelidae (Phy)				*			*	*			*	*			*	*
Cicindelidae (Pre)				*			*	*	*		*	*			*	*
Cleridae (Pre)		*	*	*		*	*	*			*	*		*	*	*
Colydiidae (Xyl)				*			*	*			*	*			*	*
Corylophidae (Myc)				*			*	*			*	*			*	*
Cryptophagidae (Myc)				*			*	*			*	*			*	*
Cucujidae (Myc)				*	*		*	*			*	*			*	*
Curculionidae (Phy)		*	*	*		*	*	*			*	*		*	*	*
Dermestidae (Sap)				*		*	*	*			*	*			*	*
Elatridae (Au)		*		*			*	*			*	*			*	*
Eucinetidae (Myc)				*			*	*			*	*			*	*
Histeridae (Pre)				*			*	*			*	*			*	*
Lagriidae (Phy)		*		*			*	*			*	*			*	*
Lathridiidae (Myc)		*	*	*			*	*			*	*			*	*
Lycidae (Xyl)				*			*	*			*	*			*	*
Melandryidae (Au)		*	*	*		*	*	*			*	*			*	*
Mordellidae (Au)				*			*	*			*	*		*	*	*
Myceteridae (Pre)				*	*		*	*		*	*	*		*	*	*







## Bulletin de la Société zoologique de France 144 (1)

Taxon/Guilde (suite)	AKF				MBA (Se)				MBA (Hu)				TSP			
	Li	Ss	Sm	Ca	Li	Ss	Sm	Ca	Li	Ss	Sm	Ca	Li	Ss	Sm	Ca
Saldidae (Pre)				*		*						*				*
Tropiduchidae (Phy)															*	
<b>Hymenoptera</b>																
Andrenidae (Au)	*											*				
Aphelinidae (Par)						*	*					*				
Apidae (Au)									*							
Bethylidae (Par)		*			*	*	*		*		*	*	*	*	*	*
Braconidae (Par)		*	*	*		*	*	*			*	*		*	*	*
Ceraphronidae (Par)									*							
Chalcididae (Par)									*							
Chrysididae (Par)									*		*					
Colletidae (Phy)														*		
Cynipidae (Par)																
Diapriidae (Par)				*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Encyrtidae (Par)									*	*	*	*	*	*	*	*
Eulophidae (Par)		*		*							*	*			*	*
Eupelmidae (Par)							*	*			*	*			*	*
Eurytomidae (Par)									*		*	*			*	*
Evanidae (Par)					*							*				
Formicidae (For)	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Ichneumonidae (Par)			*	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Megaspilidae (Par)		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Mutillidae (Par)					*				*		*	*	*	*	*	*
Mymaridae (Par)			*								*	*	*	*	*	*



## Bulletin de la Société zoologique de France 144 (1)

Taxon/Guilde (suite)	AKF				MBA (Se)				MBA (Hu)				TSP			
	Li	Ss	Sm	Ca	Li	Ss	Sm	Ca	Li	Ss	Sm	Ca	Li	Ss	Sm	Ca
<b>Pseudoscorpionida</b>																
Non identifiée (Au)				*		*			*				*	*		
<b>Psooptera</b>																
Amphipsocidae (Myc)		*	*	*						*						*
Caeciliusidae (Myc)		*	*	*		*				*		*		*	*	*
Hemipsocidae (Myc)							*									
Lachesillidae (Myc)											*					
Lepidopsocidae (Myc)			*	*		*				*		*		*		
Liposcelidae (Myc)						*				*		*		*	*	
Pachytroctidae (Myc)						*	*									
Peripsocidae (Myc)								*								
Psocidae (Myc)		*	*	*		*	*			*	*	*		*	*	*
Psoquillidae (Myc)										*						
Psyllipsocidae (Myc)						*										
<b>Scolopendromorpha</b>																
Cryptopidae (Pre)									*							
Scolopendridae (Pre)									*							
<b>Scorpiones</b>																
Non identifiée (Pre)									*				*			
<b>Myriapoda</b>																
Non identifiée (Sap)	*								*							
<b>Thysanoptera</b>																
Phlaeothripidae (Phy)						*			*		*			*		
Thripidae (Phy)									*		*			*		
<b>Trichoptera</b>																
Lepidostomatidae (Phy)									*		*			*		
Leptoceridae (Au)			*	*					*	*	*			*		

### Répartition verticale des Arthropodes dans les forêts sèches

la litière du sol formés surtout par les Coléoptères (Scarabeidae, Staphylinidae et Tenebrionidae), les Diptères (Phoridae), les Hyménoptères (Formicidae) et les Orthoptères (Gryllidae), puis ceux qui se trouvent sur les strates en-dessus. La communauté d'Arthropodes présente au sein des strates verticales en dessus est subdivisée en cinq groupements en fonction de leur similarité en termes de famille. Le premier groupe comprend la strate moyenne et le sous-bois de Menabe Antimena. Le deuxième groupe est formé par la canopée et la strate moyenne d'Ankarafantsika. Le troisième groupe comprend la strate moyenne et le sous-bois de Tsimanampesotse ainsi que le sous-bois d'Ankarafantsika dont, parmi les familles communes de ce groupe, font partie les Anthribidae, les Buprestidae et les Cleridae (Coléoptères), les Cecidomyiidae et les Ceratopogonidae (Diptères), les Bethyidae ainsi que les Scelionidae (Hyménoptères) (Tableau 5). Le quatrième groupe représente la canopée de Tsimanampesotse et le cinquième est constitué par la canopée de Menabe Antimena.

#### Répartition verticale des guildes trophiques

##### *Variation saisonnière : Menabe Antimena*

*Répartition des guildes trophiques le long des strates verticales à partir de la litière du sol jusqu'à la canopée*

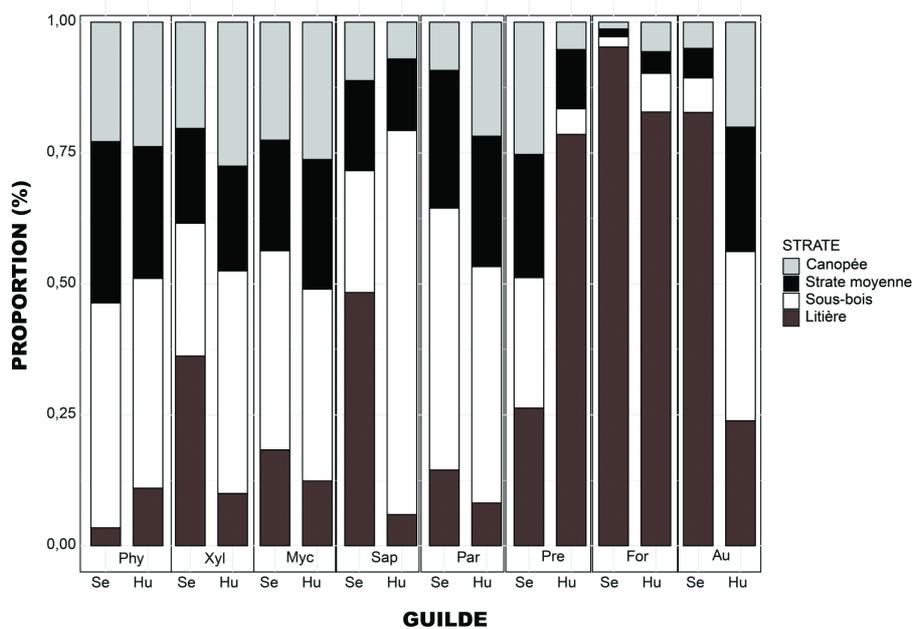
Que ce soit durant la saison sèche ou humide, les mycophages constitués essentiellement par les Psocoptères semblent plus fréquents sur le sous-bois par rapport aux autres strates verticales (Figure 3). Une variation saisonnière a été cependant observée pour les xylophages qui exploitent souvent la litière au cours de la saison sèche, alors que le sous-bois semble le plus exploité durant la saison humide. Les autres guildes trophiques formées principalement par les Phoridae font aussi partie des groupes dominants sur le sol au cours de la saison sèche. Les fourmis et les prédateurs constitués, surtout par les araignées, les scolopendres et les scorpions, sont toutefois les guildes dominantes au niveau de la litière, que ce soit durant la saison sèche ou la saison humide. Une diminution de l'abondance des saprophages sur la litière du sol a été cependant aperçue durant la saison humide au cours de laquelle l'abondance de ce groupe constitué par les Collembolles semble élevée au niveau du sous-bois (Figure 3). L'utilisation évidente de la canopée et de la strate moyenne par les guildes trophiques semble cependant moins importante par rapport aux strates en dessous au cours des deux saisons d'études.

*Répartition des guildes trophiques le long des trois strates verticales (sous-bois, strate moyenne et canopée)*

L'analyse de la répartition des guildes trophiques entre le sous-bois, la strate moyenne et la canopée a montré une variation non significative pour les mycophages, les fourmis et les autres guildes durant la saison sèche (Tableau 6). L'abondance de ces guildes trophiques diffère cependant d'une strate à une autre au cours de la saison humide dont le sous-bois contient le plus d'individus (Figure 3, Tableau 6). Quoiqu'il en soit, la comparaison de la répartition verticale de ces deux groupes

**Bulletin de la Société zoologique de France 144 (1)**

indique une similarité de la stratification entre les deux saisons. Les xylophages ne montrent pas également une variation significative de la stratification verticale entre les saisons d'études mais aussi durant chaque saison, c'est-à-dire au cours de la saison sèche et humide. Pour les phytophages et les parasitoïdes en revanche, durant les deux saisons d'études, la répartition de ces groupes trophiques varie significativement d'une strate à une autre dont le sous-bois contient le plus grand nombre d'individus (Figure 3, Tableau 6). La comparaison de la répartition verticale des phytophages et des parasitoïdes entre les saisons sèche et humide présente d'ailleurs une variation statistiquement non significative (Tableau 6). L'utilisation des strates verticales par les saprophages varie par contre entre les saisons d'études (Modèle linéaire généralisé : ddl = 2 ;  $p < 0,001$ ). D'ailleurs, ce groupe trophique ne montre pas une distribution verticale statistiquement uniforme que ce soit durant la saison sèche (Modèle linéaire généralisé : ddl = 2 ;  $p < 0,01$ ) ou la saison humide (Modèle linéaire généralisé : ddl = 2 ;  $p < 0,001$ ). Durant les deux saisons, les saprophages semblent



**Figure 3**

Proportion d'utilisation des strates verticales par les différentes guildes trophiques (**Phy** : phytophage, **Xyl** : xylophage, **Myc** : mycophage, **Sap** : saprophage, **Par** : parasitoïde, **Pre** : prédateur, **For** : fourmi et **Au** : autre), durant la saison sèche (**Se**) et humide (**Hu**) à Menabe Antimena.

*Proportion of utilization of vertical strata by different trophic guilds (**Phy**: phytophage, **Xyl**: xylophage, **Myc**: fungivore, **Sap**: scavenger, **Par**: parasitoid, **Pre**: predator, **For**: ant, **Au**: other), during the dry (**Se**) and wet (**Hu**) seasons at Menabe Antimena.*

## Répartition verticale des Arthropodes dans les forêts sèches

**Tableau 6**

Résultats du modèle linéaire généralisé sur l'influence de la stratification verticale (sous-bois, strate moyenne et canopée) sur l'abondance saisonnière des guildes trophiques (**Phy** : phytophage, **Xyl** : xylophage, **Myc** : mycophage, **Sap** : saprophage, **Par** : parasitoïde, **Pre** : prédateur, **For** : fourmi et **Au** : autre) de Menabe Antimena.

*Results of the general linear model on the influence of vertical stratification (under-story, mid-story, and canopy) on the seasonal abundance of trophic guilds (Phy: phytophage, Xyl: xylophage, Myc: fungivore, Sap: scavenger, Par: parasitoid, Pre: predator, For: ant, Au: other) at Menabe Antimena.*

Guilde	Saison sèche			Saison humide			Variation saisonnière		
	ddl	Déviante	p	ddl	Déviante	p	ddl	Déviante	p
Phy	2	16,74	***	2	51,48	***	2	1,19	ns
Xyl	2	1,61	ns	2	3,44	ns	2	0,85	ns
Myc	2	4,03	ns	2	5,76	*	2	0,30	ns
Sap	2	9,33	**	2	5433,30	***	2	54,6	***
Par	2	23,68	***	2	25,63	***	2	5,83	ns
Pre	2	0,19	ns	2	43,97	***	2	22,40	***
For	2	1,54	ns	2	8,53	*	2	1,19	ns
Au	2	0,68	ns	2	21,51	***	2	0,31	ns

\*\*\*p < 0,001 ; \*\*p < 0,01 ; \*p < 0,05 ; ns : non significative

plus abondants au niveau du sous-bois. Toutefois, la canopée et la strate moyenne semblent plus utilisées par ce groupe au cours de la saison sèche comparées au cas observé en saison humide (Figure 3). Concernant les prédateurs, la répartition verticale de ce groupe trophique varie également d'une saison à une autre (Modèle linéaire généralisé : ddl = 2 ; p < 0,001). Durant la saison sèche, la distribution des prédateurs entre les catégories de strates verticales est assez uniforme (Figure 3, Tableau 6), alors que durant la saison humide, une variation significative a été observée (Tableau 6) dont les prédateurs semblent plus abondants au sein de la strate moyenne.

### Variation inter-site

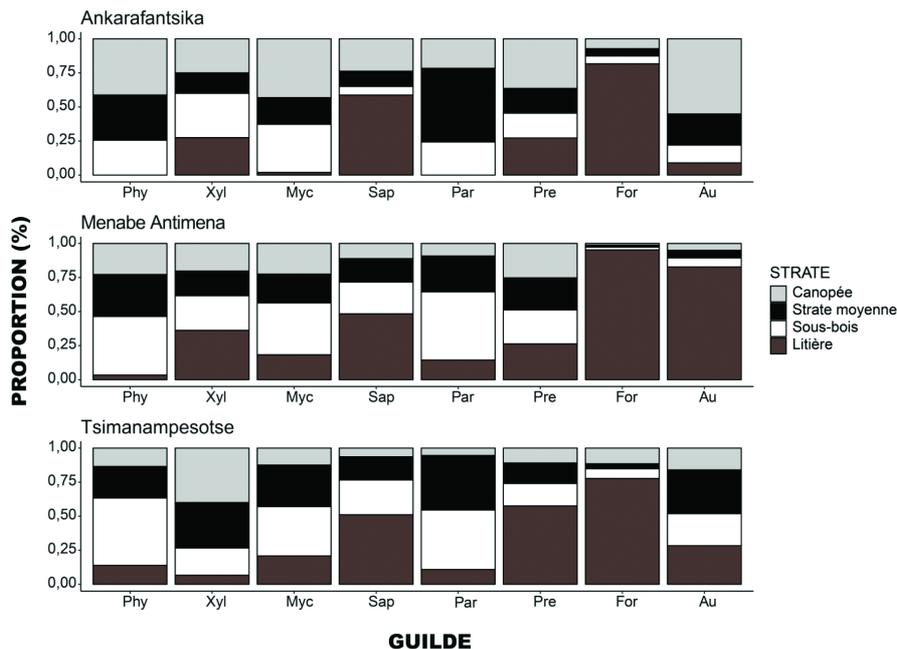
*Répartition des guildes trophiques le long des strates verticales à partir de la litière du sol jusqu'à la canopée*

D'une manière générale, les fourmis dominent au niveau de la litière des trois sites d'études avec une moindre abondance au niveau des trois strates supérieures (Figure 4). La canopée semble en revanche largement occupée à Ankarafantsika par les autres guildes trophiques, constituées spécialement par les insectes piqueurs-suceurs (Ceratopogonidae et Culicidae). Par ailleurs, dans ce site, la canopée semble plus utilisée par la majorité des guildes trophiques contrairement aux cas observés dans les deux autres sites d'études. Les xylophages formés essentiellement par les Buprestidae constituent en effet les seules guildes dominantes observées au niveau de la canopée de Tsimanampetsotse tandis qu'aucune guildes dominante ne semble fréquenter la canopée de Menabe Antimena.

**Bulletin de la Société zoologique de France 144 (1)**

*Répartition des guildes trophiques le long des trois strates verticales (sous-bois, strate moyenne et canopée)*

En comparant statistiquement l'utilisation du sous-bois, de la strate moyenne et de la canopée entre les sites d'études par les guildes trophiques, une variation non significative a été observée pour les xylophages et les prédateurs (Tableau 7). L'abondance des saprophages semble cependant varier significativement d'une strate à une autre entre les sites d'études (Modèle linéaire généralisé : ddl = 4 ;  $p < 0,001$ ). En effet, à Tsimanampesotse, l'influence de la stratification de la forêt sur ce groupe n'est pas significative (Tableau 7), c'est-à-dire que l'abondance des saprophages ne présente pas de variation significative en fonction des strates verticales du site, tandis qu'une différence significative sur l'utilisation des strates par les saprophages a été constatée au sein de chacun de deux autres sites. À Ankarafantsika, les saprophages sont plus abondants au niveau de la canopée en utilisant faiblement la strate moyenne et le sous-bois. Pour Menabe Antimena, ce groupe semble plus abondant dans le sous-bois, modestement représenté dans la strate moyenne et utilise faible-



**Figure 4**

Proportion d'utilisation des strates verticales par les différentes guildes trophiques (**Phy** : phytophage, **Xyl** : xylophage, **Myc** : mycophage, **Sap** : saprophage, **Par** : parasitoïde, **Pre** : prédateur, **For** : fourmi et **Au** : autre) au sein des sites d'études.

*Proportion of utilization of vertical strata by different trophic guilds (**Phy**: phytophage, **Xyl**: xylophage, **Myc**: fungivore, **Sap**: scavenger, **Par**: parasitoid, **Pre**: predator, **For**: ant, **Au**: other) at the study sites.*

## Répartition verticale des Arthropodes dans les forêts sèches

**Tableau 7**

Résultats du modèle linéaire généralisé sur l'influence de la stratification verticale (sous-bois, strate moyenne et canopée) sur l'abondance des guildes trophiques (**Phy** : phytophage, **Xyl** : xylophage, **Myc** : mycophage, **Sap** : saprophage, **Par** : parasitoïde, **Pre** : prédateur, **For** : fourmi et **Au** : autre) au sein des sites d'études.

*Results of the general linear model on the influence of vertical stratification (under-story, mid-story, and canopy) on the abundance of trophic guilds (Phy: phytophage, Xyl: xylophage, Myc: fungivore, Sap: scavenger, Par: parasitoid, Pre: predator, For: ant, Au: other) at the study sites.*

Gilde	Ankarafantsika			Menabe Antimena			Tsimanampesotse			Variation inter-site		
	ddl	Déviante	p	ddl	Déviante	p	ddl	Déviante	p	ddl	Déviante	p
Phy	2	6,33	*	2	16,74	***	2	60,70	***	4	48,44	***
Xyl	2	0,004	ns	2	1,61	ns	2	2,10	ns	4	4,86	ns
Myc	2	4,76	ns	2	4,03	ns	2	9,31	**	4	11,70	*
Sap	2	8,20	*	2	9,33	**	2	5,80	ns	4	18,99	***
Par	2	5,52	ns	2	23,68	***	2	21,41	***	4	10,79	*
Pre	2	4,71	ns	2	0,19	ns	2	0,86	ns	4	5,01	ns
For	2	3,31	ns	2	1,54	ns	2	15,35	***	4	12,07	*
Au	2	69,02	***	2	0,68	ns	2	17,00	***	4	70,77	***

\*\*\*p < 0,001 ; \*\*p < 0,01 ; \*p < 0,05 ; ns : non significative

ment la canopée (Figure 4). Pour les phytophages, l'exploitation des strates verticales varie également de manière significative d'un site à un autre (Tableau 7). À Ankarafantsika, ce groupe est surtout aperçu au niveau de la canopée, tandis que dans les deux autres sites (Menabe Antimena et Tsimanampesotse), les phytophages sont souvent observés au niveau du sous-bois (Figure 4). Pour Menabe Antimena, cette gilde trophique est assez fréquente sur la strate moyenne par rapport au cas à Tsimanampesotse où les phytophages exploitent faiblement la strate moyenne.

### Facteurs climatiques : température et humidité relative

Une stratification verticale de la température et de l'humidité relative a été aperçue au sein des sites d'études sauf pour le cas de Tsimanampesotse dont l'humidité reste uniforme sur le plan vertical (Test de Kruskal-Wallis :  $H = 5,62$  ;  $ddl = 2$  ;  $p = 0,06$ ) (Tableau 8). D'une manière générale, la température diminue progressivement de 1°C à partir de la canopée vers la strate moyenne jusqu'au sous-bois. Inversement, l'humidité s'accroît significativement de 3 % à 5 % le long des strates verticales en partant de la canopée vers le sous-bois.

### Structure verticale de l'habitat

La structure verticale de l'habitat au sein des sites d'études a été obtenue à partir de la moyenne des données relevées le long des six lignes de transect correspondantes. La structure verticale de la végétation entre les saisons sèche et humide à Menabe Antimena ne présente pas de changement majeur (Figure 5a). Toutefois, une diminution du taux de la couverture végétale au sein du sous-bois a été aperçue

**Bulletin de la Société zoologique de France 144 (1)**

**Tableau 8**

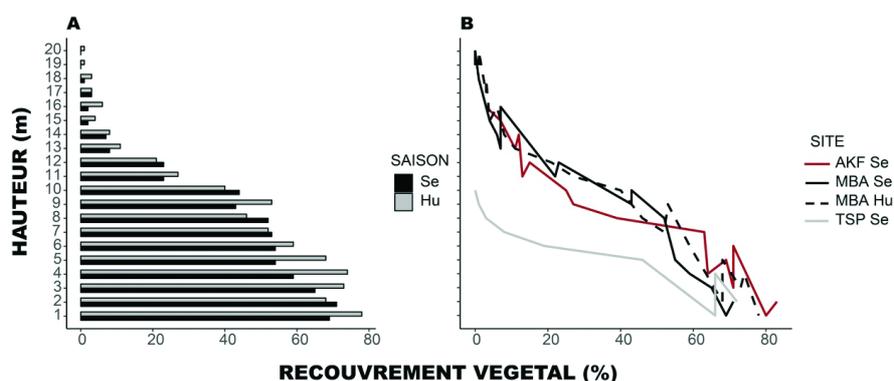
Répartition de la température et de l'humidité relative le long des strates verticales  
(**Ss** : sous-bois, **Sm** : strate moyenne et **Ca** : canopée) d'Ankarafantsika, de Menabe Antimena  
durant la saison sèche (**Se**) et humide (**Hu**) ainsi que de Tsimanampesotse.  
*Distribution of temperature and relative humidity across vertical strata  
(Ss: under-story, Sm: mid-story, Ca: canopy) at Ankarafantsika and Menabe Antimena  
during the dry (Se) and wet (Hu) seasons, and at Tsimanampesotse.*

Site	Température moyenne journalière (°C)				Humidité moyenne journalière (%)			
	Ss	Sm	Ca	p	Ss	Sm	Ca	p
Ankarafantsika (Se)	27,9	28,1	29,4	***	58,0	55,1	50,9	***
Menabe Antimena (Se)	27,6	28,9	29,2	***	54,7	51,9	51,9	**
Menabe Antimena (Hu)	28,4	29,6	30,7	***	79,5	74,2	70,3	***
Tsimanampesotse (Se)	24,5	25,2	25,3	*	56,7	54,9	55,2	ns

\*\*\*p < 0,001 ; \*\*p < 0,01 ; \*p < 0,05 ; ns : non significative

au cours de la saison sèche. En comparant la structure verticale de l'habitat entre les trois sites d'études, le sous-bois est généralement caractérisé par un taux de recouvrement végétal assez élevé (plus de 50 %) qui décline au fur et à mesure que la hauteur s'élève (Figure 5b). La hauteur moyenne à Ankarafantsika et à Menabe Antimena varie de 10 à 12 m, tandis que la hauteur de la canopée de Tsimanampesotse est plus basse entre 4 à 5 m.

Concernant l'épaisseur de la litière, pour Menabe Antimena, durant la saison humide, l'épaisseur de la litière est plus fine ( $1,58 \pm 0,68$ , n = 3000) par rapport à



**Figure 5**

Profil structural vertical de l'habitat au sein des sites d'études. (A) variation saisonnière (**Se** : sèche, **Hu** : humide) à Menabe Antimena ; (B) variation latitudinale (**AKF** : Ankarafantsika, **MBA** : Menabe Antimena, **TSP** : Tsimanampesotse).

*Vertical structural profile of the habitat at the study sites. (A) seasonal variation (Se: dry, Hu: wet) at Menabe Antimena; (B) latitudinal variation (AKF: Ankarafantsika, MBA: Menabe Antimena, TSP: Tsimanampesotse).*

## Répartition verticale des Arthropodes dans les forêts sèches

**Tableau 9**

Résultats de la régression linéaire multiple sur l'influence des variables environnementales (**T. min** : température minimale, **T. max** : température maximale, **T. moy** : température moyenne, **Recou** : recouvrement végétal, **H. min** : humidité minimale, **H. max** : humidité maximale et **H. moy** : humidité moyenne) sur l'abondance (**Ab**) et la richesse (**Ri**) des Arthropodes au sein des strates verticales d'Ankarafantsika (**AKF**), de Menabe Antimena (**MBA**) durant la saison sèche (**Se**) et humide (**Hu**) ainsi que de Tsimanampesotse (**TSP**).

*Results of the multiple linear regression on the influence of different environmental variables (**T. min**: minimum temperature, **T. max**: maximum temperature, **T. moy**: mean temperature,*

***Recou**: vegetation cover, **H. min**: minimum humidity, **H. max**: maximum humidity, **H. moy**: mean humidity) on the abundance (**Ab**) and richness (**Ri**) of arthropods in the vertical strata at Ankarafantsika (**AKF**) and Menabe Antimena (**MBA**) during the dry (**Se**) and wet (**Hu**) seasons, and at Tsimanampesotse (**TSP**).*

Site	AKF		MBA (Se)		MBA (Hu)		TSP	
	Ab	Ri	Ab	Ri	Ab	Ri	Ab	Ri
T. min	(0,19)**	(0,60)***	(0,15)***	(0,76)***	(0,31)***	(0,70)***	ns	(0,57)***
T. max	(0,24)***	(0,63)***	(0,16)***	(0,76)***	(0,29)***	(0,67)***	ns	(0,57)***
T. moy	(0,21)***	(0,66)***	(0,18)**	(0,76)***	(0,28)***	(0,66)***	ns	(0,55)***
Recou	(0,38)***	(0,69)*	(0,36)*	(0,83)***	(0,38)**	(0,79)***	ns	(0,76)***
H. min	(0,19)**	(0,59)***	(0,16)**	(0,75)***	(0,27)***	(0,66)***	ns	(0,48)***
H. max	(0,22)*	(0,60)***	(0,19)**	(0,77)***	(0,29)***	(0,68)***	ns	(0,53)***
H. moy	(0,20)**	(0,58)***	(0,16)**	(0,78)***	(0,29)***	(0,66)***	ns	(0,52)***

\*\*\*p < 0,001 ; \*\*p < 0,01 ; \*p < 0,05 ; ns : non significative

( ) : niveau de relation entre les variables dépendantes (abondance et richesse des Arthropodes) et les variables environnementales.

celle de la saison sèche qui est assez épaisse ( $2,25 \pm 0,92$ , n = 3000). Entre les sites d'études, l'épaisseur de la litière ne varie pas beaucoup dont, pour Ankarafantsika ( $1,80 \pm 0,76$ , n = 3000), Menabe Antimena ( $2,25 \pm 0,92$ , n = 3000) et ( $1,06 \pm 0,98$ , n = 3000) pour Tsimanampesotse.

### Influence des variables environnementales sur la répartition verticale des communautés d'Arthropodes

#### *Communauté d'Arthropodes vivant dans la litière du sol*

L'abondance des Arthropodes rampants au sol à Ankarafantsika est liée avec l'épaisseur de la litière (Corrélation de Spearman : p = 0,006) avec un niveau de relation de 43 %. Pour Tsimanampesotse, il n'y a pas de relation entre l'abondance des Arthropodes et l'épaisseur de la litière (Corrélation de Spearman : p = 0,19 ; r = -0,15). De même que pour Menabe Antimena, que ce soit durant la saison sèche (Corrélation de Spearman : p = 0,33 ; r = 0,10) ou au cours de la saison humide (Corrélation de Spearman : p = 0,9 ; r = -0,008), aucune corrélation n'est confirmée.

#### *Communauté d'Arthropodes présente le long des trois strates verticales (sous-bois, strate moyenne et canopée)*

La température, l'humidité et le recouvrement végétal semblent exercer un effet significatif sur l'abondance des Arthropodes au sein des strates verticales

**Bulletin de la Société zoologique de France 144 (1)**

**Tableau 10**

Résultats de la régression linéaire multiple sur l'influence des variables environnementales (voir Tableau 9 pour les définitions) sur l'abondance des guildes trophiques (**Phy** : phytophage, **Xyl** : xylophage, **Myc** : mycophage, **Sap** : saprophage, **Par** : parasitoïde, **Pre** : prédateur, **For** : fourmi et **Au** : autre) au sein des strates verticales des trois sites d'études et en fonction de la saison à Menabe Antimena.

*Results of the multiple linear regression on the influence of different environmental variables (see Table 9 for definitions) on the abundance of trophic guilds (**Phy**: phytophage, **Xyl**: xylophage,*

***Myc**: fungivore, **Sap**: scavenger, **Par**: parasitoid, **Pre**: predator, **For**: ant, **Au**: other) in the vertical strata at the three study sites and according to season at Menabe Antimena.*

Variable	T. min	T. max	T. moy	Recou	H. min	H. max	H. moy	
<b>AKR</b>	<b>Phy</b>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
	<b>Xyl</b>	ns	ns	ns	(0,28)*	ns	ns	(0,10)*
	<b>Myc</b>	ns	(0,25)**	(0,15)**	(0,19)*	(0,15)*	ns	ns
	<b>Sap</b>	(0,15)*	(0,25)***	(0,22)***	(0,31)***	(0,18)**	(0,14)*	(0,15)*
	<b>Par</b>	ns	ns	ns	(0,35)**	ns	ns	ns
	<b>Pred</b>	ns	ns	ns	(0,39)***	ns	ns	ns
	<b>For</b>	ns	(0,23)***	(0,23)***	(0,26)*	(0,11)*	ns	ns
	<b>Au</b>	(0,10)*	(0,10)*	(0,10)*	(0,29)**	(0,24)***	(0,25)***	(0,32)***
<b>MBA (Se)</b>	<b>Phy</b>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
	<b>Xyl</b>	ns	ns	(0,11)*	ns	ns	ns	
	<b>Myc</b>	ns	ns	(0,16)**	(0,17)*	ns	ns	
	<b>Sap</b>	ns	ns	(0,18)**	ns	ns	ns	
	<b>Par</b>	(0,11)*	(0,19)**	(0,22)***	(0,28)*	ns	(0,13)*	(0,11)*
	<b>Pred</b>	ns	ns	(0,16)**	ns	ns	ns	
	<b>For</b>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
	<b>Au</b>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
<b>MBA (Hu)</b>	<b>Phy</b>	(0,14)*	(0,14)*	(0,14)*	(0,25)*	(0,13)*	(0,18)**	(0,12)*
	<b>Xyl</b>	ns	ns	ns	(0,28)*	ns	ns	
	<b>Myc</b>	(0,24)***	ns	ns	ns	ns	(0,15)*	ns
	<b>Sap</b>	(0,52)***	(0,52)***	(0,52)***	(0,65)***	(0,46)***	(0,53)***	(0,51)***
	<b>Par</b>	ns	(0,12)*	(0,23)***	ns	ns	(0,14)*	(0,18)**
	<b>Pred</b>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
	<b>For</b>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
	<b>Au</b>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
<b>TSP</b>	<b>Phy</b>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
	<b>Xyl</b>	ns	ns	ns	(0,23)*	ns	ns	
	<b>Myc</b>	ns	ns	(0,11)*	ns	ns	ns	
	<b>Sap</b>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
	<b>Par</b>	ns	ns	(0,18)**	(0,20)*	ns	ns	
	<b>Pred</b>	ns	ns	ns	(0,37)**	ns	ns	
	<b>For</b>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
	<b>Au</b>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	

\*\*\*p < 0,001 ; \*\*p < 0,01 ; \*p < 0,05 ; ns : non significative

### Répartition verticale des Arthropodes dans les forêts sèches

d'Ankarafantsika et de Menabe Antimena, mais avec un niveau de relation assez faible de 15 à 38 % par rapport à celui de la richesse en famille d'Arthropodes qui varie de 58 à 83 % (Tableau 9). À Tsimanampesotse, la variation de l'abondance des Arthropodes sur le plan vertical ne serait pas liée aux facteurs environnementaux.

Concernant les guildes trophiques à Ankarafantsika, la variation de l'abondance des phytophages constitués essentiellement par les Cecidomyiidae, les Cercopidae, les Curculionidae et les Pentatomidae le long des strates verticales ne semble pas liée à aucun des facteurs environnementaux considérés (Tableau 10). Par contre, l'organisation verticale des autres guildes trophiques formées surtout par les insectes piqueurs-suceurs tels que les Ceratopogonidae et les Culicidae est significativement corrélée avec la température, l'humidité et le recouvrement végétal. Au cours de la saison humide à Menabe Antimena, les paramètres environnementaux étudiés jouent un rôle significatif (Régression linéaire multiple :  $p < 0,001$ ) sur la variation de l'abondance des saprophages constitués surtout par les Collembolles (Entomobryidae, Hypogastruridae et Sminthuridae). Pour Tsimanampesotse en revanche, généralement, la température, l'humidité et le recouvrement végétal influencent faiblement la stratification verticale de la majorité des guildes trophiques. En fait, l'humidité relative n'a pas d'effet significatif sur la répartition verticale de toutes les guildes. L'influence de la température est également non significative à l'exception de la température moyenne qui influence uniquement les mycophages et les parasitoïdes mais à un niveau assez faible. Enfin, le recouvrement végétal présente un effet significativement faible sur la présence des parasitoïdes, des prédateurs et des xylophages au sein des strates verticales, alors que son influence est non significative pour le reste des guildes trophiques (Tableau 10).

## Discussion et conclusion

### Répartition verticale des Arthropodes

D'une manière générale, les Arthropodes au sein des forêts sèches (Ankarafantsika et Menabe Antimena) et dans les fourrés secs épineux (Tsimanampesotse) de la partie occidentale malgache sont verticalement stratifiés. Pour Menabe Antimena et Tsimanampesotse, une grande abondance et richesse ont été observées au niveau du sous-bois, alors qu'elles sont moins importantes en canopée. La communauté d'Arthropodes au niveau du sous-bois et de la strate moyenne de chacun des deux sites d'études est nettement similaire par rapport à celle de la canopée. La variation des conditions climatiques le long des strates verticales serait à l'origine de cette répartition pour certaines guildes. Dans la partie plus au sud de Madagascar comme les strates de Menabe Antimena et de Tsimanampesotse, le climat est plus aride que la partie plus au nord, la plupart des insectes fréquentent ainsi les strates inférieures plus fraîches que la canopée. Dans ce cas, la communauté d'Arthropodes de la canopée qui vit sous des conditions écologiques extrêmes diffère de celle des strates inférieures qui est plutôt adaptée à un environnement plus tamponné. Les conditions climatiques locales influençant la méthode de capture pour-

**Bulletin de la Société zoologique de France 144 (1)**

raient également être à l'origine des résultats obtenus. En effet, selon PARKER (1995), par rapport au sous-bois, la canopée subit de fréquentes fluctuations du vent qui est nettement plus fort. L'effet de la turbulence au niveau de la canopée réduit ainsi l'activité des insectes volants mais aussi le taux de capture par piège Malaise (BUTLER *et al.*, 1999). Toutefois, l'influence des conditions climatiques telles que le vent le long des strates verticales d'un type de forêt peut ne pas être applicable dans d'autres habitats (RAMBO & NORTH, 2009) car d'autres facteurs conditionneraient cette distribution tels que la disponibilité de la nourriture et les exigences écologiques de chaque taxon. D'ailleurs, à Ankarafantsika, la richesse et l'abondance des Arthropodes ont été plus grandes au sein de la canopée qu'aux niveaux des autres strates. Les résultats de cette aire protégée, c'est-à-dire d'Ankarafantsika, semblent être conformes avec ceux sur les Arthropodes de forêts humides de l'Est (ABERLENC *et al.*, 2007 ; RAVOAHANGIMALALA *et al.*, 2007). La variation de la composition taxonomique entre les sites d'études dont certaines familles montrent une stratification préférentielle pourrait aussi expliquer cette variation de la distribution verticale. Certaines familles comme les Cecidomyiidae, par exemple, sont spécialistes de la canopée (PANIAGUA *et al.* 2009), tandis que les Scarabeidae se trouvent surtout sur le sol (DAVIS *et al.*, 2011), d'autres cependant ne montrent pas une stratification verticale définie (BASSET *et al.*, 2003), mais sont capables d'exploiter une niche écologique plus large.

Par rapport aux strates verticales en dessus, la communauté d'Arthropodes au sein de la litière du sol est assez distincte. Le sol constitue en fait un habitat à part dont les conditions écologiques (biotique et abiotique) semblent très différentes, provoquant la spécialisation des Arthropodes présents dans ce milieu. L'abondance des Arthropodes vivant dans la litière reste par ailleurs importante comparée aux trois strates en dessus, tandis que la diversité y est plus faible. Ce résultat reflète une différence apparente du type et de l'efficacité des techniques d'échantillonnages utilisées notamment les pièges Malaises et les trous-pièges. Certes, la méthode de capture par piège Malaise déployée au sein du sous-bois, de la strate moyenne et de la canopée est peu productive étant donné que c'est un piège d'interception qui capture passivement et sélectivement les insectes (MCCRAVY *et al.*, 2016). Elle collectionne néanmoins différents groupes d'insectes permettant ainsi l'évaluation de la diversité spécifique des Arthropodes (SHEIKH *et al.*, 2016) tandis que les trous-pièges capturent quantitativement certains groupes d'Arthropodes actifs sur la surface du sol (FISHER, 1999). Mais aussi comme les efforts d'échantillonnage réalisés lors du piégeage sur la litière et les strates en dessus ne sont pas les mêmes, elles pourraient biaiser les résultats concernant la comparaison des abondances d'Arthropodes des différents niveaux.

Les facteurs environnementaux tels que la température, l'humidité et le recouvrement végétal expliquent environ 15 à 38 % de la variation de l'abondance des Arthropodes le long des strates verticales de forêts sèches d'Ankarafantsika et de Menabe Antimena. Ce résultat reflète la variation de la réponse des Arthropodes selon les groupes taxonomiques en fonction de leurs exigences écologiques. En guise d'exemple, la température influence généralement la dynamique des populations

### Répartition verticale des Arthropodes dans les forêts sèches

d'Arthropodes, certaines familles comme les Gryllidae et les Scarabeidae abondent avec l'augmentation de la température, d'autres tels que les Curculionidae diminuent, tandis que l'abondance des Carabidae et des Cryptophagidae ne varie pas du tout (LEE *et al.*, 2016). D'une manière générale, la température agit sur la reproduction et le cycle de développement des Arthropodes, alors que l'humidité influence le voltinisme des insectes (BASSET *et al.*, 2003). L'influence de la température maximale sur la communauté d'Arthropodes ne diffère pas toutefois de celle des températures minimales et moyennes dont le même résultat a été trouvé par LEE *et al.* (2016). La structure de la végétation joue plutôt un rôle dans la répartition spatiale des individus en l'utilisant comme abri ou perchoir et constitue en outre des sources de nourriture pour certains groupes d'Arthropodes comme les nectarivores et les herbivores (DOLCH, 2003). La variation de la richesse des Arthropodes le long des strates verticales des sites d'études pourrait être due, entre autres, aux besoins écologiques de chaque espèce et aux interactions interspécifiques. Selon des auteurs, elle est fortement liée aux facteurs environnementaux étudiés étant donné la fluctuation des interactions spécifiques selon les conditions environnementales régulant la diversité et la structure des communautés (WALTHER *et al.*, 2002 ; TYLIANAKIS *et al.*, 2008 ; KIRITANI, 2013).

Dans les forêts épineuses de Tsimanampesotse, les paramètres environnementaux mesurés lors de notre échantillonnage n'exercent pas d'effet significatif sur l'abondance des Arthropodes. La température et l'humidité au sein de cette aire protégée étaient plus faibles que celles de forêts sèches. Ceci peut être dû au fait que l'échantillonnage dans la forêt épineuse a été réalisé durant la période la plus froide de la saison sèche. D'une manière générale, la partie Sud de Madagascar est caractérisée par une aridité et une sécheresse accentuées puisque la moyenne annuelle de la précipitation est autour de 350 mm (DONQUE, 1975 ; GOODMAN *et al.*, 2008). Cela suggère dans ce cas une grande plasticité des Arthropodes qui vivent sous climat semi-aride due à leur adaptation à des conditions climatiques extrêmes (LINGBEEK *et al.*, 2017). D'ailleurs, les écosystèmes résilients au changement climatique sont surtout constitués par ceux qui sont résistants à la sécheresse et à l'augmentation de la chaleur (KIRITANI, 2013).

### Répartition verticale des guildes trophiques

Les phytophages dominent généralement en termes d'abondance au sein du sous-bois qui est la strate présentant un pourcentage plus élevé de la couverture végétale au cours de cette étude, infirmant les hypothèses des autres chercheurs statuant que ce groupe se trouve surtout dans la canopée (BASSET, 1992 ; BASSET *et al.*, 1992 ; RAVOAHANGIMALALA *et al.*, 2007). Une grande abondance des masses végétales qui leur sert de nourriture pourrait alors influencer la présence des phytophages au niveau du sous-bois. Cependant, il n'y a pas de corrélation entre l'épaisse couverture végétale et l'abondance des phytophages confirmant les résultats de BASSET (1992) ; BASSET *et al.* (1992) dans les forêts tropicales de l'Australie et du Cameroun. Le taux de recouvrement végétal durant la saison humide à Menabe Antimena influence toutefois l'abondance des phytophages due à l'apparition des

**Bulletin de la Société zoologique de France 144 (1)**

jeunes feuilles qui possèdent de grandes qualités nutritionnelles (SILVA & NEVES, 2014). La spécialisation des phytophages à des hôtes particuliers les isolant dans des habitats particuliers pourrait expliquer également le choix de leur habitat dans les forêts tropicales (DOLCH, 2003). Le sous-bois avec un recouvrement végétal important des sites leur offre un abri favorable face à l'ensoleillement et à la température ambiante élevée. RINKER & LOWMAN (2004) ont également noté que la pression de prédation modifie le comportement des phytophages dont l'épaisse couverture végétale du sous-bois leur sert d'abri contre les prédateurs. La spécificité de phytophages pour certaines plantes, fait qu'ils requièrent plus de temps lors de la quête de leur hôte nécessitant ainsi un milieu favorisant la protection contre les prédateurs comme les oiseaux ou les reptiles (BASSET *et al.*, 2003).

Le cantonnement des parasitoïdes au sein du sous-bois de Menabe Antimena et de Tsimanampesotse est étroitement associé avec l'abondance des phytophages dans le milieu. Quoiqu'il en soit, les parasitoïdes ne montrent pas de stratification verticale précise à Ankarafantsika due au fait que leur habitat dépend surtout de celle de leur hôte. Les résultats de PANIAGUA *et al.* (2009) dans les forêts tropicales du Panama ont montré en effet que la diversité des parasitoïdes au niveau du sous-bois est fortement liée avec l'abondance de leur hôte incluant les herbivores responsables des galles des plantes. Des conditions climatiques optimales contribuent néanmoins au processus physiologique des parasitoïdes dont la température influence l'encapsulation des œufs sur les hôtes des Encyrtidae par exemple (BLUMBERG, 1991). La stratification verticale des insectes piqueurs-suceurs tels que les Culicidae et les Ceratopogonidae dépend également des facteurs climatiques dont l'humidité exerce un effet dominant. Ces insectes, classés dans le groupe des autres guildes trophiques dans la présente étude, occupent surtout la canopée de la forêt sèche d'Ankarafantsika. Similairement, les études de CERNY *et al.* (2011) dans les forêts tempérées de la République Tchèque, de même que les résultats de PINTO *et al.* (2009) dans les forêts tropicales brésiliennes ont abouti aux mêmes conclusions. Les recherches d'EYO *et al.* (2014) ont notés la hausse des activités des insectes piqueurs avec l'augmentation de l'humidité. La forte luminosité et l'élévation de la température au niveau de la canopée favorisent en outre le développement des stades larvaires de ces Diptères (BASSET *et al.*, 2003).

La litière du sol est fortement dominée par les saprophages formés essentiellement par les Gryllidae, les Myriapodes et les Staphylinidae qui sont d'excellents décomposeurs de la litière et des mousses. L'abondance de ces Arthropodes rampants est liée faiblement avec l'épaisseur de la litière. D'ailleurs, la diversité des Arthropodes rampants à Tsimanampesotse a été la plus élevée alors que l'épaisseur de la litière dans ce site a été la plus fine comparée à celles des forêts sèches. En effet, comme il s'agit d'une forêt épineuse où l'adaptation à la sécheresse est très accentuée, les feuilles sont fortement réduites en taille, ou transformées en épines, rendant ainsi la couche de la litière plus fine que celle des blocs forestiers se trouvant plus au nord où les feuillages sont plus importants. Selon COLE *et al.* (2016), la composition biochimique de la litière, le niveau de perturbation des sites, les conditions physico-chimiques du sol incluant l'humidité et le pH du sol par exemple, la diversité

### Répartition verticale des Arthropodes dans les forêts sèches

des espèces de plantes et l'hétérogénéité de l'habitat influencent également la communauté d'Arthropodes rampants. Les études de BETSCH & CASSAGNAU (1996) sur les groupes de microarthropodes fouisseurs malgaches ont montré que les Collemboles sont les principaux représentants des organismes vivants sur le sol. La présente étude montre cependant une faible abondance des Collemboles au niveau de la litière tandis que les fourmis sont considérablement abondantes. Les trous-pièges sont en fait surtout adaptés pour la capture des fourmis plutôt que des organismes spécifiques de la litière (FISHER, 1999). Aussi, d'autres techniques comme l'utilisation des tamis Winkler pour la litière constitue une des méthodes appropriées pour le recensement des Arthropodes de cette couche. La dominance des fourmis sur le sol comparée aux strates en dessus reflète aussi la socialité de ces insectes sur la nécessité de l'établissement d'une colonie (BASSET *et al.*, 2015). À part les fourmis, les prédateurs tels que les araignées se trouvent en abondance sur le sol. Comme pour les parasitoïdes, la sélection de l'habitat des prédateurs dépend de la quantité de proies que la litière héberge. Une variation de la stratification des prédateurs suggère alors une fluctuation verticale de la disponibilité des ressources alimentaires.

Durant la saison sèche, les saprophages tels que les Collemboles se trouvent surtout sur le sol, alors qu'au cours de la saison humide, ces Arthropodes exploitent surtout le sous-bois. Ces résultats semblent suggérer une préférence en strate de ces insectes en fonction de la saison. Comme le sol est boueux et inondé au cours de la saison des pluies, il ne serait pas un endroit favorable pour la plupart des insectes, provoquant ainsi leur déplacement vers des parties supérieures plus sèches. LENSING *et al.* (2005) ont d'ailleurs notés les mêmes remarques concernant le mouvement vertical saisonnier des Collemboles. Le froid et le déficit hydrique sont en outre des facteurs limitants de leur distribution (BETSCH, 2003) expliquant la présence de ces Arthropodes dans les parties basses ombragées et humides des forêts sèches plutôt qu'au sein de la canopée relativement sèche. Une forte humidité et une température modérée favorisent par ailleurs la germination des champignons et des spores (TALLEY *et al.*, 2002). L'utilisation des mycophages du sous-bois pourrait certainement être liée avec la diversité des champignons dans le milieu qui sont vulnérables au stress hydrique. Le niveau des relations entre les mycophages et les facteurs climatiques varie pourtant selon les saisons et les types d'habitats. La variation de la composition de cette guildes trophique selon les saisons et les sites dont chaque groupe taxonomique est adapté à des conditions optimales spécifiques complique l'interprétation. Beaucoup de microorganismes fongiques s'associent par ailleurs avec des Arthropodes xylophages qui leur fournissent des nutriments (nitrogène et vitamine), tandis que les galeries faites par les xylophages constituent les habitats des mites et des insectes parasites (SCHOWALTER, 2017). D'une manière générale, les xylophages se nourrissent de la cellulose et de la lignine d'un type de bois particulier et colonisent également les bois morts sur le sol ou les bois morts qui se tiennent encore debout. Toutefois, certains xylophages infestent particulièrement les branches dans la couronne des arbres puis migrent progressivement vers le sous-bois en vue du déclin de l'arbre (ULYSHEN, 2011).

### Bulletin de la Société zoologique de France 144 (1)

En conclusion, les Arthropodes au sein des forêts sèches et des fourrés épineux de la partie occidentale malgache montrent une distribution non uniforme sur le plan vertical. Les facteurs environnementaux tels que la température, l'humidité et le recouvrement végétal jouent un rôle significatif sur la répartition verticale de ces Arthropodes ayant probablement des répercussions sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers secs malgaches. À partir des données obtenues, l'organisation verticale des vertébrés insectivores dont les oiseaux forestiers malgaches qui montrent une nette préférence de stratification pourrait être expliquée. Une étude sur la variation saisonnière de la répartition verticale des Arthropodes à Ankarafantsika et à Tsimanampesotse serait toutefois à recommander afin de compléter les données. La combinaison de différentes techniques de capture comme la méthode de battage, les pièges lumineux et les pièges à glue serait également à suggérer afin de maximiser l'échantillonnage de tous les groupes d'Arthropodes.

#### Remerciements

Nous remercions Madagascar National Parks, le Centre National de Formation, d'Étude, de Recherche en Environnement et de Foresterie (CNFEREF) et la Direction Générale des forêts pour leur autorisation sur la réalisation de la recherche. Nos vifs remerciements s'adressent aussi à Leona M. et Harry B. Helmsley Charitable Trust, ainsi qu'à Adele Simmons pour avoir financé ce projet de recherche. Nous remercions également les personnels du « California Academy of Science » (CAS) pour leur conseil lors de l'identification des spécimens au laboratoire ; Miary Raselimanana pour son assistance lors de la réalisation de la carte ; Jean de Dieu Rakotoarimanana d'Ankarafantsika, Jean Gregoire Sinaotsy de Menabe Antimena, Romuald Gabriel Ralainirina et Nicolas Odilon Germany de Tsimanampesotse qui ont apporté leur aide sur le terrain. Enfin, nous remercions l'examinateur anonyme de ce manuscrit pour ses corrections et ses critiques constructives.

#### RÉFÉRENCES

- ABERLENC, H.-P., ANDRIAMAMPANINA, L., FAURE, E., LEES, D.C., MINET, J., OLLIVIER, L., RAFAMANTANANTSOA, C., RANDRIANANDRASANA, M. & RAZAFINDRAKOTOMAMONJY, A. (2007).- Le radeau des cimes au Parc National de Masoala (Madagascar). Première partie : éléments pour un inventaire des Lépidoptères. *Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon*, **76**, 141-154.
- BASSET, Y. (1992).- Influence of leaf traits on the spatial distribution of arboreal arthropods within an over-story rainforest tree. *Ecol. Entomol.*, **17**, 8-16.
- BASSET, Y., ABERLENC, H.-P. & DELVARE, G. (1992).- Abundance and stratification of foliage arthropods in a lowland rain forest of Cameroon. *Ecol. Entomol.*, **17**, 310-318.
- BASSET, Y., HAMMOND, P.M., BARRIOS, H., HOLLOWAY, J.D. & MILLER, S.E. (2003).- Vertical stratification of arthropod assemblages. In Basset, Y., Novotny, V., Miller, S.E. & Kitching, R.L. (eds). *Arthropods of tropical forests, spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BASSET, Y., CIZEK, L., CUÉNOUD, P., DIDHAM, R.K., NOVOTNY, V., ØDEGAARD, F., ROSLIN, T., TISHECHKIN, A.K., SCHMIDL, J., WINCHESTER, N.N., ROUBIK, D.W., ABERLENC, H.-P., BAIL, J., BARRIOS, H., BRIDLE, J.R., CASTAÑO-MENESES, G., CORBARA, B., CURLETTI, G., DUARTE DA ROCHA, W., DE BAKKER, D., DELABIE, J.H.C., DEJEAN, A., FAGAN, L.L., FLOREN, A., KITCHING, R.L., MEDIANERO, E., GAMA DE OLIVEIRA,

### Répartition verticale des Arthropodes dans les forêts sèches

- E., ORIVEL, J., POLLET, M., RAPP, M., RIBEIRO, S.P., ROISIN, Y., SCHMIDT, J.B., SORENSEN, L., LEWINSOHN, T.M. & LEPONCE, M. (2015).- Arthropod distribution in a tropical rainforest: tackling a four dimensional puzzle. *PLoS ONE*, **10**, e0144110.
- BETSCH, J.-M. (2003).- Collembola, springtails. In Goodman, S.M. & Benstead, J.P. (eds). *The natural history of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago.
- BETSCH, J.-M. & CASSAGNAU, P. (1996).- Origine, différenciation locale et endémisme de quelques groupes de microarthropodes du sol et de la litière à Madagascar. In Lourenço, W.R. (ed). *Biogéographie de Madagascar*. ORSTOM, Paris.
- BLUMBERG, D. (1991).- Seasonal variations in the encapsulation of eggs of the encyrtid parasitoid *Metaphycus stanleyi* by the pyriform scale, *Protospulvinaria pyriformis*. *Entomol. Exp. Appl.*, **58**, 231-237.
- BORROR, D.J., TRIPLEHORN, C.A. & JOHNSON, N.F. (1989).- *An introduction to the study of insects*. 6<sup>th</sup> edition. Harcourt Brace College Publishers, Orlando, 875 p.
- BREHM, G. (2007).- Contrasting patterns of vertical stratification in two moth families in a Costa Rican lowland rain forest. *Basic Appl. Ecol.*, **8**, 44-54.
- BROKAW, N.V. & LENT, R.A. (1999).- Vertical structure. In Hunter, M.L. (ed). *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BUTLER, L., KONDO, V., BARROWS, E.M. & TOWNSEND, E.C. (1999).- Effects of weather conditions and trap types on sampling for richness and abundance of forest Macrolepidoptera. *Environ. Entomol.*, **28**, 795-811.
- CERNY, O., VOTYPKA, J. & SVOBODOVA, M. (2011).- Spatial feeding preferences of ornithophilic mosquitoes, blackflies and biting midges. *Med. Vet. Entomol.*, **25**, 104-108.
- COLE, R.J., HOLL, K.D., ZAHAWI, R.A., WICKEY, P. & TOWNSEND, A.R. (2016).- Leaf litter arthropod responses to tropical forest restoration. *Ecol. Evol.*, **6**, 5158-5168.
- DAVIS, A.J., SUTTON, S.L. & BRENDELL, M.J.D. (2011).- Vertical distribution of beetles in a tropical rainforest in Sulawesi: the role of the canopy in contributing to biodiversity. *Sepilok Bulletin*, **13-14**, 59-83.
- DELVARE, G. & ABERLENC, H.-P. (1989).- *Les insectes d'Afrique et d'Amérique tropicale. Clés pour la reconnaissance des familles*. PRIFAS/CIRAD, Montpellier, 302 p.
- DIPPENAAR-SCHOEMAN, A.S. & JOCQUÉ, R. (1997).- *African spiders. An identification manual*. Biosystematics Division, ARC-Plant Protection Research Institute, Pretoria, 392 p.
- DOLCH, R. (2003).- Insect-plant interactions: their importance for biodiversity and ecological functioning. In Goodman, S.M. & Benstead, J.P. (eds). *The natural history of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago.
- DONQUE, G. (1975).- *Contribution géographique à l'étude du climat de Madagascar*. Nouvelles Imprimerie des Arts Graphiques, Antananarivo, 477 p.
- DRAY, S., DUFOUR, A.-B. & THIOULOUSE, J. (2018).- Ade4: analysis of ecological data, exploratory and Euclidean methods in environmental sciences. R package version 1.7-11. <http://CRAN.R-project.org/package=ade4>.
- EYO, J.E., ONAH, I.E., UBACHUKWU, P.O., IVOKE, N. & EKEH, F.N. (2014).- Effects of climatic conditions on the biting density and relative abundance of *Simulium damnosum* complex in a rural Nigerian farm settlement. *Ann. Agric. Environ. Med.*, **21**, 699-702.
- FISHER, B.L. (1999).- Improving inventory efficiency: a case study of leaf-litter ant diversity in Madagascar. *Ecol. Appl.*, **9**, 714-731.
- GAUTIER, L., CHATELAIN, C. & SPICHIGER, R. (1994).- Presentation of a relevé method for vegetation studies based on high resolution satellite imagery. In Seyani, J.H. & Chikuni, A.C. (eds). *Proceedings of XIII<sup>th</sup> plenary meeting of AETFAT*. National Herbarium and Botanic Gardens of Malawi, Zomba.

**Bulletin de la Société zoologique de France 144 (1)**

- GOODMAN, S.M., RAHERILALAO, M.J., RASELIMANANA, A., RALISON, J., SOARIMALALA, V. & WILME, L. (2008).- Introduction. *Dans* Goodman, S.M. & Wilmé, L. (eds). Les forêts sèches de Madagascar. *Malagasy Nature*.
- GOODMAN, S.M., RAHERILALAO, M.J. & WOHLHAUSER, S. (2018).- *Les Aires Protégées terrestres de Madagascar : leur histoire, description et biote / The terrestrial protected areas of Madagascar: their history, description and biota*. Association Vahatra, Antananarivo, 1716 p.
- GOSSNER, M.M. (2009).- Light intensity affects spatial distribution of Heteroptera in deciduous forests. *Eur. J. Entomol.*, **106**, 241-252.
- GREENSLADE, P., SUTRISNO & FLORENTINE, S.K. (2016).- Differences in composition and vertical distribution of Collembola from canopies of three Australian rainforests. *Soil Organisms*, **88**, 175-192.
- GRIMBACHER, P.S. & STORK, N.E. (2007).- Vertical stratification of feeding guilds and body size in beetle assemblages from an Australian tropical rainforest. *Austral Ecol.*, **32**, 77-85.
- HASHIMOTO, Y., MORIMOTO, Y., WIDODO, E.S., MOHAMED, M. & FELLOWES, J.R. (2010).- Vertical habitat use and foraging activities of arboreal and ground ants (Hymenoptera: Formicidae) in a Bornean tropical rainforest. *Sociobiology*, **56**, 1-14.
- JURY, M.R. (2003).- The climate of Madagascar. *In* Goodman, S.M. & Benstead, J.P. (eds). *The natural history of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago.
- KIRITANI, K. (2013).- Different effects of climate change on the population dynamics of insects. *Appl. Entomol. Zool.*, **48**, 97-104.
- KOECHLIN, J., GUILLAUMET, J.-L. & MORAT, P. (1997).- *Flore et végétation de Madagascar*. Cramer Verlag, Vaduz, 687 p.
- LEE, C.M., KWON, T.-S., KIM, S.-S., PARK, G.-E. & LIM, J.-H. (2016).- Prediction of abundance of arthropods according to climate change scenario RCP 4.5 and 8.5 in South Korea. *J. Asia-Pac. Biodivers.*, **9**, 116-137.
- LENSING, J.R., TODD, S. & WISE, D.H. (2005).- The impact of altered precipitation on spatial stratification and activity-densities of springtails (Collembola) and spiders (Araneae). *Ecol. Entomol.*, **30**, 194-200.
- LINGBEEK, B.J., HIGGINS, C.L., MUIR, J.P., KATTES, D.H. & SCHWERTNER, T.W. (2017).- Arthropod diversity and assemblage structure response to deforestation and desertification in the Sahel of western Senegal. *Glob. Ecol. Conserv.*, **11**, 165-176.
- MCCRAVY, K.W., GEROFF, R.K. & GIBBS, J. (2016).- Malaise trap sampling efficiency for bees (Hymenoptera: Apoidea) in a restored tallgrass prairie. *Fla. Entomol.*, **99**, 321-323.
- MOAT, J. & SMITH, P. (2007).- *Atlas de la végétation de Madagascar*. Royal Botanic Gardens, Kew, 124 p.
- MONTE-ALEGRE, A., RAKOTOMALALA, Z., LEVEUGLE, M., COULIER, F. & FAURE, E. (2005).- Ecological, vertical and elevational distributions of *Heteropsis* (Lepidoptera, Satyrinae) in the rainforest of Masoala (NE Madagascar). *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, **43**, 214-222.
- MORAN, V.C. & SOUTHWOOD, T.R.E. (1982).- The guild composition of arthropod communities in trees. *J. Anim. Ecol.*, **51**, 289-306.
- NOVAIS, S.M.A., ALVARENGA, A.S., FALCÃO, L.A.D. & NEVES, F.S. (2015).- Vertical stratification and effect of petiole and dry leaf size on arthropod feeding guilds in *Cecropia pachystachya* (Urticaceae). *Braz. J. Biol.*, **75**, 517-523.
- ØDEGAARD, F. (2000).- How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. *Biol. J. Linn. Soc.*, **71**, 583-597.
- OKSANEN, J. (2018).- Vegan: ecological diversity. R package version 2.5-2. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

### Répartition verticale des Arthropodes dans les forêts sèches

- OZANNE, C.M.P., ANHUF, D., BOULTER, S.L., KELLER, M., KITCHING, R.L., KÖRNER, C., MEINZER, F.C., MITCHELL, A.W., NAKASHIZUKA, T., SILVA DIAS, P.L., STORK, N.E., WRIGHT, S.J. & YOSHIMURA, M. (2003).- Biodiversity meets the atmosphere: a global view of forest canopies. *Science*, **301**, 183-186.
- PANIAGUA, M.R., MEDIANERO, E. & LEWIS, O.T. (2009).- Structure and vertical stratification of plant galler-parasitoid food webs in two tropical forests. *Ecol. Entomol.*, **34**, 310-320.
- PARKER, G.G. (1995).- Structure and microclimate of forest canopies. In Lowman, M.D. & Nadkarni, N.M. (eds). *Forest canopies*. Elsevier, San Diego.
- PAULIAN, R. & VIETTE, P. (2003).- An introduction to terrestrial and freshwater invertebrates. In Goodman, S.M. & Benstead, J.P. (eds). *The natural history of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago.
- PINTO, C.S., CONFALONIERI, U.E.C. & MASCARENHAS, B.M. (2009).- Ecology of *Haemagogus* sp. and *Sabethes* sp. (Diptera: Culicidae) in relation to the microclimates of the Caxiuana National Forest, Pará, Brazil. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **104**, 592-598.
- R CORE TEAM (2018).- R: a language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- RAMBO, T.R. & NORTH, M.P. (2009).- Canopy microclimate response to pattern and density of thinning in a Sierra Nevada forest. *For. Ecol. Manag.*, **257**, 435-442.
- RAVOAHANGIMALALA, R.O., ABERLENC, H.-P., BARRIOS, H., ANDRIAMANANTENINA, L., CURLETTI, G., MINET, J., OLLIVIER, L., RAKOTOARIVONY, H.L. & RANDRIAMASIMANANA, D. (2007).- Le radeau des cimes au Parc National de Masoala (Madagascar). Deuxième partie : recherches entomologiques dans la canopée supérieure et le sous-bois de la forêt humide. *Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon*, **76**, 165-182.
- RINKER, H.B. & LOWMAN, M.D. (2004).- Insect herbivory in tropical forests. In Lowman, M.D. & Rinker, H.B. (eds). *Forest canopies*. Elsevier, San Diego.
- SAMWAYS, M.J., MCGEOCH, M.A. & NEW, T.R. (2010).- *Insect conservation: a handbook of approaches and methods*. Oxford University Press, New York, 441 p.
- SANGLE, P.M., SATPUTE, S.B., KHAN, F.S. & RODE, N.S. (2015).- Impact of climate change on insects. *Trends Biosci.*, **8**, 3579-3582.
- SCHOWALTER, T. (2017).- Arthropod diversity and functional importance in old-growth forests of North America. *Forests*, **8**, 1-17.
- SHEIKH, A.H., THOMAS, M., BHANDARI, R. & MESHARAM, H. (2016).- Malaise trap and insect sampling: mini review. *Bio Bulletin*, **2**, 35-40.
- SILVA, J.O. & NEVES, F.S. (2014).- Insect herbivores associated with an evergreen tree *Goniorrhachis marginata* Taub. (Leguminosae: Caesalpinioideae) in a tropical dry forest. *Braz. J. Biol.*, **74**, 623-631.
- TALLEY, S.M., COLEY, P.D. & KURSAR, T.A. (2002).- The effects of weather on fungal abundance and richness among 25 communities in the intermountain west. *BMC Ecol.*, **2**, 1-11.
- TYLIANAKIS, J.M., DIDHAM, R.K., BASCOMPTE, J. & WARDLE, D.A. (2008).- Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.*, **11**, 1351-1363.
- ULYSHEN, M.D. (2011).- Arthropod vertical stratification in temperate deciduous forests: implications for conservation-oriented management. *For. Ecol. Manag.*, **261**, 1479-1489.
- WALTHER, G.-R., POST, E., CONVEY, P., MENZEL, A., PARMESAN, C., BEEBEE, T.J.C., FROMENTIN, J.-M., HOEGH-GULDBERG, O. & BRAILEIN, F. (2002).- Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389-395.
- WILME, L., GOODMAN, S.M. & GANZHORN, J.U. (2006).- Biogeographic evolution of Madagascar's microendemic biota. *Science*, **312**, 1063-1065.

(reçu le 05/11/2018 ; accepté le 18/01/2019)

mis en ligne le 16/03/2019