
Evaluation de la biodiversité des papillons dans les forêts de l'Est de Madagascar et stratégies de conservation

Auteur : Hannoteau, Robin

Promoteur(s) : Francis, Frédéric

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : sciences agronomiques, à finalité spécialisée

Année académique : 2023-2024

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/21643>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

EVALUATION DE LA BIODIVERSITE DES PAPILLONS DANS LES FORETS DE L'EST DE MADAGASCAR ET STRATÉGIES DE CONSERVATION

ROBIN HANNOTEAU

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN SCIENCES AGRONOMIQUES**

ANNÉE ACADÉMIQUE 2023-2024

PROMOTEUR : PR. FREDERIC FRANCIS

© Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique¹ de Gembloux Agro-Bio Tech.

Le présent document n'engage que son auteur.

¹ Dans ce cas, l'autorité académique est représentée par le promoteur membre du personnel enseignant de GxABT.

**EVALUATION DE LA BIODIVERSITE DES
PAPILLONS DANS LES FORETS DE L'EST DE
MADAGASCAR ET STRATÉGIES DE
CONSERVATION**

ROBIN HANNOTEAU

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN SCIENCES AGRONOMIQUES**

ANNÉE ACADÉMIQUE 2023-2024

PROMOTEUR : PR. FREDERIC FRANCIS

REMERCIEMENTS

Mes premiers remerciements s'adressent à mon promoteur, le Professeur Frédéric Francis, qui m'a offert l'opportunité de mener un si beau projet. Merci de m'avoir laissé la liberté de guider le TFE vers un sujet qui me passionne tant. Également, je ne remercierai jamais assez Grégoire Noël pour son accompagnement, au-delà de mes espérances. Que ce soit à 10 000 km ou au bureau Tfistes, tu as toujours été d'une aide inestimable ; je garde précieusement tes conseils et nos discussions. Merci également à Dame Lallie pour ton soutien depuis le premier jour (jusqu'au dernier). T'avoir eue comme amie à la fac a vraiment guidé mon parcours. Un tout grand merci à toute l'équipe du Département d'Entomologie ; Arnaud, Hugo, Sandra, et tant d'autres qui auront égayé mes pauses cafés. Enfin, merci particulièrement à Jeannine pour vos encouragements depuis la bac 1 et votre confiance dans les divers jobs étudiants qui m'ont permis d'entretenir ma passion pour l'entomologie pendant ces 5 (+2) ans.

Ensuite, ces quelques mois à Madagascar m'ont permis d'ouvrir les yeux sur un monde à part, si exceptionnel. Je tiens à remercier énormément le Professeur Andrianjaka Ravelomanana pour le temps et l'accompagnement consacrés à mon projet. Merci de m'avoir fait confiance et de m'avoir fait découvrir le patrimoine entomologique de ce si beau pays. J'adresse mes chaleureux remerciements à toute l'équipe de la Mention E-CES, professeurs et étudiants, pour leur accueil et leur aide infaillible, surtout à 48h du départ ; j'ai eu la chance de vous rencontrer. Ce travail n'aurait pas été possible sans le soutien de l'Insectarium et son équipe de choc. Finaritra, Brayan, Williano, je garde précieusement nos souvenirs sur le terrain et à l'Insectarium. Merci pour votre patience, votre volonté et tous les bons moments passés. Ça a été un vrai plaisir de partager ces missions avec vous et de découvrir mille choses au quotidien. Je vous souhaite énormément de succès pour la suite. Merci également à Monsieur Vincent et Heritiana d'Havoana Land d'avoir créé un si bel univers autour de cette passion commune. Et enfin, un petit coucou à tous les copains gasy et vazahas ; je reviendrai pour la revanche un jour, dédicace à l'Ambatomistanganation.

Le voyage réalisé à l'occasion de ce travail a été rendu possible grâce au soutien financier de l'ARES, dans le cadre de sa politique de coopération au développement.

En outre, je dédie ce travail à ma famille pour leur soutien infaillible lors de ces sept dernières années. Merci pour votre confiance et de m'avoir permis d'accomplir de grandes choses, et quelques taulées. Je ne vous remercierai jamais assez pour les petits plats et toutes vos marques d'affection qui m'ont cajolé au quotidien. Merci à mon frère d'être mon frère et un énorme, énorme merci à ma sœur Anelore pour les illustrations. Parrain, Mamy, Mamy, ça y est, c'est la fin. Je boirai une Leffe pour vous.

Le meilleur pour la fin, je salue tous mes amis et amies de Gembloux qui ont rendu ce parcours académique trop court (quoique...). Flemme de tous vous citer pour n'oublier personne. Sauf Claire Spiroux, mon bro et mon roc au quotidien. Trop hâte d'emménager chez Caro en septembre. Je n'aurais pas rêvé d'une meilleure copine, jusqu'aux derniers instants. Même si nos TFE nous paraîtrons nuls en septembre, cette amitié sera ma plus belle réussite.

RÉSUMÉ

Madagascar est une île remarquable par sa biodiversité et par les menaces qui pèsent sur son environnement. Au sein de la faune, les invertébrés restent peu étudiés, au détriment de leurs services écosystémiques. Les Lépidoptères bénéficient d'une attention particulière, ce qui leur permet de servir d'indicateurs pour l'ensemble de la biodiversité.

Dans ce contexte, cette étude porte sur l'évaluation de la diversité en papillons entre différentes affectations du paysage : les aires protégées et les zones anthropisées, représentées par la lisière de forêt et l'agroforesterie. Quatre collectes ont été menées dans la forêt de l'Est de Madagascar, où se trouve l'une des plus grandes richesses mondiales de lépidoptères. 418 spécimens de 50 familles différentes ont été identifiés. Deux méthodes de piégeage ont été employées : le filet à papillons et les pièges à Charaxes avec un appât de fruits fermentés. Le filet à papillons a dominé la capture (90%), bien qu'il présente un biais du chercheur. Les pièges à Charaxes ont capturé des espèces particulières, mais à des fréquences plus faibles. Les deux méthodes se sont avérées significativement complémentaires, permettant de représenter des papillons aux régimes alimentaires et aux comportements différents.

Aucune différence significative n'a été détectée par les tests statistiques pour distinguer les modalités du paysage. En revanche, les traits de vie permettent de définir les communautés de papillons présentes. Les forêts protégées rassemblent 80 % d'espèces endémiques, dépendantes de la forêt et de niches écologiques spécialisées. Les zones anthropisées, quant à elles, se caractérisent par des espèces cosmopolites et généralistes, résilientes aux changements. De plus, la fragmentation de l'habitat bénéficie aux papillons en créant des conditions environnementales différentes de la forêt dense.

Enfin, la conservation des papillons passe par leur valorisation, que ce soit pour les expositions naturelles ou le marché des spécimens. La négligence dans la conservation des espèces endémiques est potentiellement liée à leur protection ; les espèces menacées étant victimes de braconnage. L'échantillonnage et l'analyse de la filière ont permis de déterminer les modalités à explorer pour lancer une production de papillons, tout en protégeant leur source. L'élevage de papillons intégré à l'agroforesterie a le potentiel de freiner le morcellement des forêts, en offrant également une source de revenus durable pour les communautés locales.

Mots clés : Madagascar, biodiversité, Lépidoptères, piège à Charaxes, endémisme, élevage de papillons, agroforesterie

ABSTRACT

Madagascar is an island remarkable for its biodiversity and the threats facing its environment. Within its fauna, invertebrates remain understudied, to the detriment of their ecosystem services. Lepidoptera receive particular attention, allowing them to serve as indicators for overall biodiversity.

In this context, this study focuses on assessing butterfly diversity across different landscape uses: protected areas and anthropized zones, represented by forest edges and agroforestry. Four expeditions were conducted in the eastern forest of Madagascar, home to one of the world's richest Lepidoptera populations. A total of 418 specimens from 50 different families were identified. Two trapping methods were employed: butterfly net and fermented fruit bait traps. The butterfly net dominated the captures (90%), although it presents a researcher bias. The fruit bait traps captured unique species but at lower frequencies. Both methods proved to be significantly complementary, representing butterflies with different dietary regimes and behaviors.

No significant differences were detected by statistical tests to distinguish landscape modalities. However, life traits allowed for the definition of the butterfly communities. Protected forests gathered 80% of endemic species, dependent on the forest and specialized ecological niches. In contrast, anthropized areas were characterized by cosmopolitan and generalist species, resilient to changes. Additionally, habitat fragmentation benefits butterflies by creating environmental conditions different from dense forests.

Finally, butterfly conservation relies on their valorization, whether for natural exhibits or the specimen market. Neglect in the conservation of endemic species is potentially linked to their protection; threatened species are victims of poaching. Sampling and analysis of the sector allowed for the determination of methods for launching butterfly production while protecting their source. Integrating butterfly farming into agroforestry has the potential to curb forest fragmentation while also providing a sustainable source of income for local communities.

Keywords : Madagascar, biodiversity, Lepidoptera, fruit bait trap, endemism, butterfly farming, agroforestry

TABLE DES MATIÈRES

Remerciements.....	I
Résumé	II
Abstract	III
Table des matières	IV
Liste des figures	VI
Liste des tableaux	VIII
1. Introduction.....	1
1.1. L'île de Madagascar.....	1
1.1.1. Cadre biogéographique.....	1
1.1.2. Biodiversité et mécanisme d'endémisme	2
1.1.3. Perturbations anthropiques et menaces environnementales	3
1.1.3.1. Déforestation	3
1.1.3.2. Changement climatique.....	3
1.1.3.3. Agriculture.....	4
1.1.3.4. Pauvreté.....	4
1.1.4. Aires protégées	4
1.1.5. Hotspot de biodiversité	5
1.2. Classification des papillons et rôles écosystémiques	6
1.2.1. L'évolution des Arthropodes.....	6
1.2.1. Particularités morphologiques.....	7
1.2.2. Distinction des unités taxonomiques.....	8
1.2.3. Les papillons de Madagascar.....	8
1.3. Services des Lépidoptères.....	10
1.3.1. Interactions papillons-plantes-écosystèmes	10
1.3.2. Indicateur de santé environnementale	11
1.3.3. Autres services	11
1.3.4. Marché des espèces.....	12
1.3.5. Fermes à papillons.....	13
1.4. Effort pour la conservation.....	14
1.4.1. Protection des espèces.....	14
1.4.2. Agroforesterie.....	14
2. Contexte et objectifs	15
3. Matériel et méthodes.....	17
3.1. Echantillonnage de la biodiversité des Lépidoptères.....	17
3.1.1. Choix des localités d'étude	17
3.1.2. Dispositif d'échantillonnage	18

3.1.3.	Méthode d'échantillonnage.....	20
3.1.3.1.	Pièges à Charaxes.....	20
3.1.3.1.1.	Construction des pièges	20
3.1.3.1.2.	Appât.....	20
3.1.3.1.3.	Pose et relève des pièges	20
3.1.3.2.	Filet à papillons.....	20
3.1.3.2.1.	Captures standardisées	20
3.1.3.3.	Drap lumineux.....	21
3.1.3.3.1.	Justification du choix du piège	21
3.1.3.3.2.	Installation.....	21
3.2.	Traitement des collectes.....	23
3.3.	Identification et traits caractéristiques	23
3.4.	Analyse des communautés.....	25
4.	Résultats	26
4.1.	Diversité γ : description de la capture	26
4.1.1.	Description de la capture par site et type d'habitat.....	27
4.1.2.	Description de la capture par méthode de piégeage	30
4.1.3.	Capture du drap lumineux.....	30
4.1.4.	Diversité α : Analyse des communautés	32
4.1.5.	Caractérisation des communautés par site et par type d'habitat	32
4.1.6.	Caractérisation des communautés par méthode de piégeage	34
4.1.7.	Estimations de Chao1	35
4.2.	Diversité β : Comparaison des modalités par une approche multivariée	35
4.3.	G-test : Analyse des traits de vie.....	37
4.4.	Récapitulatif des espèces éligibles à l'élevage	38
5.	Discussion	39
5.1.	Interprétation des observations du drap lumineux	39
5.2.	Appréciation de l'efficacité des deux méthodes de piégeage	39
5.3.	Interprétation de la (non-)significativité de l'étude.....	41
5.4.	Résilience des papillons à la fragmentation de l'habitat	42
5.5.	Stratégies de conservation par la valorisation des spécimens	43
5.5.1.	Critères d'éligibilité des espèces aux expositions.....	43
5.5.2.	Opportunités de l'élevage	44
5.5.3.	Obstacles à la conservation.....	45
6.	Conclusion et perspectives	46
	Contribution personnelle de l'étudiant	47
	Références bibliographiques	48
	Annexes	58

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Géographie, richesse spécifique et zonation biogéographique de Madagascar par Vences et al., 2009. (a) Topographie de Madagascar, montrant les principaux fleuves (largeur >10 m) et les massifs montagneux. (b) Centres d'endémisme. (c) Preuves empiriques du MDE latitudinal. (d) Zonation bioclimatique simplifiée : les zones "humides" et "montagnardes" correspondent approximativement au biome de la forêt tropicale, la zone "subhumide" aux reliques de la forêt tropicale des Hauts Plateaux et aux prairies, la zone "sèche" à la forêt décidue et la zone "subaride" à la forêt épineuse. (e) Principales zones biogéographiques de distribution. (f) Densité de population par km² (SEDAC, 2000)..... 1

Figure 2. Etapes clés de l'histoire tectonique des plaques de Madagascar (Krause et al. 2020). 2

Figure 3. Le cycle de vie du papillon (Dozières et al., 2020). 6

Figure 4. Parties du corps des Lépidoptères : (A) papillon et papillon de nuit ; (B) tête et parties buccales ; (C) écailles vues en microscopie électronique, montrent une structure en tuiles (D) différentes antennes : (a) papillons ; (b) HesperIIDae ; (c, d, e) papillons de nuit ; (E) œil composé (Perveen, 2017; Köchling et al., 2020). 7

Figure 5. Enregistrement du commerce de papillons à travers les frontières (Wang et al., 2023). Chaque ligne relie le vendeur (point orange) au point le plus proche dans la zone d'endémisme de l'espèce. 12

Figure 6. *Papilio demodocus* (Esper, 1798) à Zà Bibikely. 15

Figure 7. Localisation des quatre sites (Google Earth, n.d.) 18

Figure 8. Dispositif d'échantillonnage. 18

Figure 9. Représentation des dispositifs d'échantillonnage sur les quatre sites. 19

Figure 10. A) Piège à Charaxes. B) Piège à Charaxes en hauteur de canopée. C) *Charaxes andranadorus* pris dans un piège à Charaxes. D) Filets à papillons. E) *Melanitis leda* capturé au filet. F) Deux *Chrysidia rhipheus* capturés au filet. G) Drap lumineux placé dans l'agroforesterie de Maromizaha. H) *Coelonia solani* capturé via le drap lumineux. 22

Figure 11. Traitement des captures. A) Etalage des spécimens. B) *Hypolimnias dextithea* étiqueté. C) Papillons mis en boîtes de collection à l'Université. 23

Figure 12. Diagramme d'abondance des genres (incl. uniquement l'identification à l'espèce des captures au filet et au pièges à Charaxes). 26

Figure 13. Graphique circulaire de l'abondance des familles ; légendées par couleur et par abondance relative (%). 26

Figure 14. Distribution de la dépendance proportionnelle par type d'habitat. Un seuil est mis à 50%. 27

Figure 15. Distribution de la dépendance proportionnelle par site. La légende est à droite... 28

Figure 16. Histogramme de la distribution des espèces. La légende des couleurs des sites est à droite (les nuances de vert correspondent aux aires protégées, les nuances de jaune-orange aux zones anthropisées. 28

Figure 17. Diagrammes de Venn de l'occurrence des espèces par site (gauche) et par type d'habitat (droite). Les nuances vertes correspondent aux aires protégées et les nuances orange et jaune aux zones anthropisées. 29

Figure 18. Diagramme de Venn des espèces capturées par méthodes de piégeage. En bleu : le filet à papillons, en rouge, les pièges à Charaxes ; au centre, les espèces communes.....	30
Figure 19. Représentation des espèces capturées via le drap lumineux.....	30
Figure 20. Roue évolutive de l'ensemble de la capture (incl. Les espèces identifiées et capturées au filet à papillons et aux pièges à Charaxes, la morpho-espèce des Satyrini, les familles Hesperiidæ et Lycaenidæ et les captures du drap lumineux). La représentation graphique n'est pas à l'échelle. La classification s'étend de l'ordre aux plus petits taxons identifiés (espèce, tribu ou famille). Les familles correspondent aux couleurs de la légende (droite). Le graphique a été généré à partir de la fonction taxtotree du package (jgmv/comecol) et illustré grâce à l'application graphique Procreate.	31
Figure 21. Courbe d'accumulation du nombre d'espèces par unité expérimentale ; l'équivalent de l'ensemble de l'effort d'échantillonnage.	32
Figure 22. Boxplots de (i) la richesse spécifique, (ii) l'abondance et (iii) l'indice de Shannon par site (colonne de gauche) et par type d'habitat (colonne de droite). Les tests statistiques et les p-valeur sont mentionnés dans les titres respectifs.....	33
Figure 23. Courbes d'accumulation par méthode : filet à papillon (haut) et pièges à Charaxes (bas).....	34
Figure 24. Boxplots de (i) la richesse spécifique, (ii) de l'abondance et (iii) de l'indice de Shannon par méthode.....	34
Figure 25. Analyses en composantes principales. A) PcoA (1,2) et ellipses des quatre sites, B) PcoA (2,3) et ellipses de deux types d'habitat et C) PcoA (1,3) et ellipses des deux méthodes de piège.	36
Figure 26. Distribution des traits de vie par site (gauche) et par type d'habitat (droite). Les valeurs des traits de vie sont représentés proportionnellement en fonction de la modalité. Le regroupement par type d'habitat (Analamazaotra et Maromizaha_FP pour représenter les aires protégées ; Mantadia et Maromizaha_AF pour représenter les zones anthropisées) est confirmé par le G-test qui les distingue en deux groupes (a et b).	37

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Papillons malagasy : classification (famille, sous-famille, tribu), nombre de genres et d'espèces (Lees et al., 2022).	9
Tableau 2. Abondance et richesse spécifique par site et type d'habitat.	27
Tableau 3. Représentation des espèces par famille et par site. La colonne de gauche correspond aux aires protégées et la colonne de droite aux zones anthropisées. Les sources des images sont disponibles en Annexe 5. L'affichage imite la représentation à l'échelle. Le tableau a été illustré grâce à l'application graphique Procreate.	29
Tableau 4. Représentation des espèces par famille et par méthode de piégeage.	30
Tableau 5. Estimateur de Chao1 pour les différentes modalités.	35
Tableau 6. Succès des pièges à Charaxes selon les sites et les types d'habitat : en fonction de l'abondance de spécimens capturés, la richesse spécifique, le nombre d'unité expérimentale (i. e. le nombre de pièges fructueux) et le ratio abondance/UE	35
Tableau 7. PERMANOVA des modalités pour l'interprétation des PCoA.	36
Tableau 8. Significativité des sites deux à deux.	36
Tableau 9. G-test par modalité.	37

1. INTRODUCTION

1.1. L'île de Madagascar

1.1.1. Cadre biogéographique

Madagascar est un État indépendant situé dans l'Océan Indien et s'étend de 11°57' à 25°32' de latitude sud. Détachée du Gondwana il y a 165 millions d'années, au niveau de l'actuelle côte Somalie-Kenya-Tanzanie, Madagascar est depuis isolée de l'Afrique par le Canal du Mozambique. D'une superficie de 587 040 km², cette île est considérée comme une île-continent et la cinquième plus grande île au monde (Jeanne et al., 2002).

Le climat de Madagascar est tropical, avec deux saisons principales : un hiver froid et sec (mai-septembre) et un été chaud et humide (octobre-avril), avec des saisons transitoires courtes. La diversité bioclimatique du pays est due à son étendue et à sa position géographique. La région centrale, comprenant les massifs montagneux (*Fig. 1. a*), a un Est plus humide et un Ouest plus sec, avec une température annuelle moyenne de 15 à 20°C et 2 000 mm/an de précipitations.

Historiquement, les biomes étaient définis comme des types de végétation qui forment les principales caractéristiques du paysage. Bien qu'ils aient été définis sur le plan botanique, les biomes comprennent également la faune de ces habitats (Génin et al., 2022). Les principaux biomes de Madagascar présentent des frontières nettes : des extrêmes bioclimatiques tropicaux humides à subarides, comprenant les forêts humides de l'Est, les forêts décidues sèches de l'Ouest et les forêts épineuses subarides du Sud-Ouest (*Fig. 1. d*) (Vences et al., 2009).

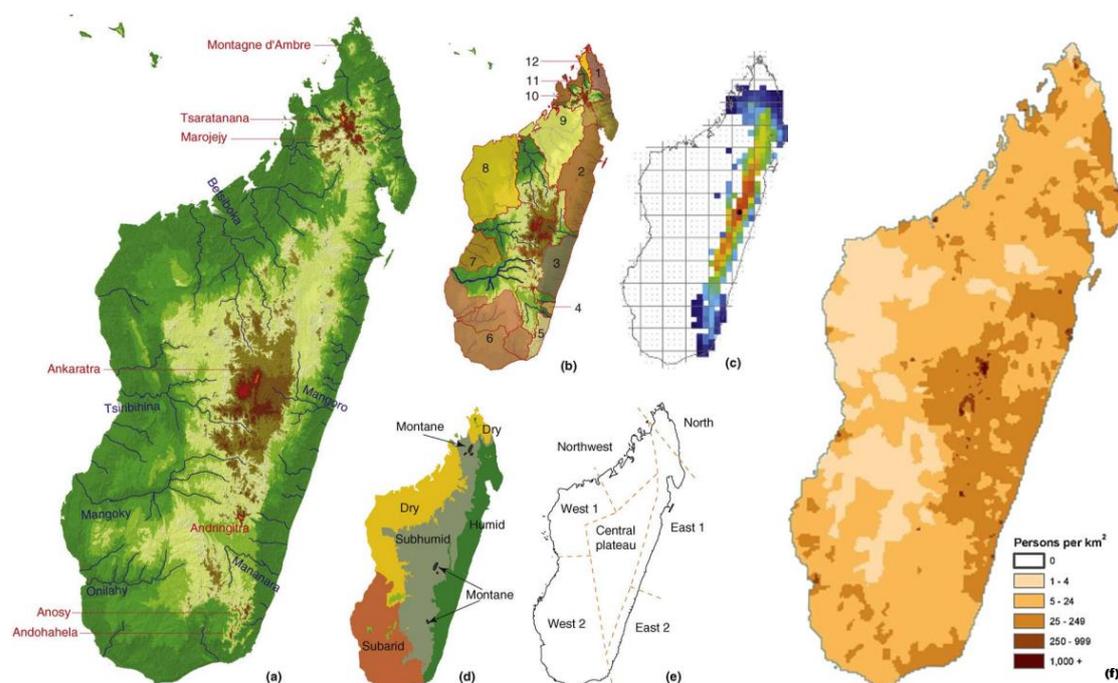


Figure 1. Géographie, richesse spécifique et zonation biogéographique de Madagascar par Vences et al., 2009. (a) Topographie de Madagascar, montrant les principaux fleuves (largeur >10 m) et les massifs montagneux. (b) Centres d'endémisme. (c) Preuves empiriques du MDE latitudinal. (d) Zonation bioclimatique simplifiée : les zones "humides" et "montagnardes" correspondent approximativement au biome de la forêt tropicale, la zone "subhumide" aux reliques de la forêt tropicale des Hauts Plateaux et aux prairies, la zone "sèche" à la forêt décidue et la zone "subaride" à la forêt épineuse. (e) Principales zones biogéographiques de distribution. (f) Densité de population par km² (SEDAC, 2000)

1.1.2. Biodiversité et mécanisme d'endémisme

La particularité de Madagascar réside dans son extrême diversité : la variété du relief et du climat a favorisé la diversité de sa flore et de sa faune. Environ 12 000 espèces de plantes vasculaires se trouvent à Madagascar, avec plus de 90 % d'endémisme (Schatz et al., 2000). Quant aux vertébrés, y sont présentes plus de 700 espèces avec des taux d'endémisme de 92 à 100 % pour les vertébrés. La richesse totale pour les groupes de macro-invertébrés est supérieure à 6 000 espèces, dont 86 % endémiques à l'île (Goodman et al., 2005).

De nombreuses lignées endémiques résultent de la dispersion outre-mer d'individus fondateurs africains, tandis que d'autres sont des reliques de la fragmentation des continents² (Fig. 2). Les radiations de ces lignées ont entraîné une richesse en espèces endémiques par spéciation allopatrique : une nouvelle espèce se forme suite à un isolement géographique de la population mère. Sans flux génétique, l'isolement reproductif et l'adaptation locale se développent progressivement, influencés par la dérive génétique et la sélection naturelle (Hoskin et al., 2005). Cependant, cette classification ne capture pas toujours la complexité de la spéciation (Butlin et al., 2008; Anderson et al., 2022).

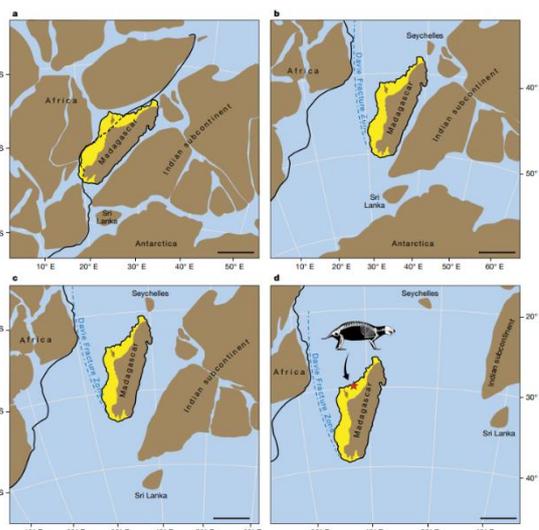


Figure 2. Etapes clés de l'histoire tectonique des plaques de Madagascar (Krause et al. 2020).

L'évolution de la biodiversité est liée aux biomes principaux (forêt tropicale, forêt décidue, forêt épineuse et prairies) et est assez inégale, la richesse spécifique étant en moyenne plus élevée dans la forêt tropicale de l'Est (centres endémiques 2 et 3, Fig. 1. b) et plus faible dans les prairies actuelles (Goodman et al., 2005; Lees et al., 2007). Cependant, même dans la bande de forêt tropicale (Fig. 1. d), la richesse spécifique n'est pas répartie de manière égale, avec des maxima observés dans de nombreux taxons vers des altitudes et des latitudes intermédiaires. Cette diversité a inspiré le développement du mid-domain effect³ (MDE), un modèle stochastique pour la variation spatiale de la richesse spécifique (Fig. 1.c) (Vences et al., 2009).

Enfin, d'un point de vue systématique, Madagascar présente une faune très déséquilibrée ou disharmonique, avec certains taxons surreprésentés et d'autres sous-représentés par rapport à leur zone source (Briggs, 1987). En effet, la faune se caractérise par un nombre significatif de grandes radiations endémiques et des lignées continentales africaines majeures qui semblent ne pas s'être du tout établies sur l'île (Lopez-Vaamonde et al., 2019).

² 183–158 Ma : séparation de l'Afrique, 96–65 Ma, de l'Inde et 130 Ma de l'Antarctique, avec des ponts terrestres et de connexion avec l'Amérique du Sud jusqu'à 90–80 Ma (Ali et al., 2008; Krause et al., 2020).

³ le MDE exclut l'influence environnementale sur la richesse spécifique et suppose une indépendance de la localisation des espèces et de leur histoire évolutive, ce qui est souvent enfreint dans les radiations endémiques à une certaine région (Vences et al. 2009).

1.1.3. Perturbations anthropiques et menaces environnementales

Les besoins humains en nourriture, fibres et autres services (issus des écosystèmes naturels et cultivés) entraînent des changements de couverture terrestre, affectent les cycles de l'eau et des nutriments et le climat (Foley et al., 2005; Turner et al., 2007). La déforestation est l'une des préoccupations les plus largement discutées, notamment dans les régions tropicales, riches en biodiversité et cruciales pour les écosystèmes, qui continuent de diminuer malgré les efforts de conservation (1.4.) (Zaehring et al., 2015; Curtis et al., 2018).

1.1.3.1. Déforestation

Il est estimé que Madagascar a déjà perdu 80 % de ses espaces naturels, dont une perte et une dégradation de plus de 90 % du couvert forestier d'origine et continue à perdre environ 200 000 hectares de forêt par an (Armstrong et al., 2011; Vieilledent et al., 2018).

En cause de cette déforestation : l'activité humaine, qui peut être attribuée à l'augmentation de la population, à la pratique de l'agriculture sur brûlis et au pâturage (cause primaire, 1.1.3.3.), à l'exploitation forestière⁴, aux projets de développement économique, à l'extraction minière et à l'urbanisation (Curtis et al., 2018; Suzzi-Simmons, 2023).

Face à cette déforestation extrême, la survie de nombreuses espèces végétales et animales est gravement menacée ; 90 % des espèces endémiques à Madagascar dépendent de la forêt (Cota et al., 2021).

1.1.3.2. Changement climatique

La déforestation entraîne une fragmentation des forêts, créant en lisière des conditions différentes de température, d'humidité et de lumière (Gibson et al., 2013). Parallèlement, le changement climatique est le deuxième facteur majeur de perte de biodiversité mondiale. L'augmentation récentes des sécheresses, des cyclones et des inondations montre que les effets du changement climatique sont déjà marqués à Madagascar (Hending et al., 2022). Ce phénomène entraîne des altérations de la végétation, avec des pertes substantielles de forêts, qui sont progressivement converties en savanes, prairies et zones arides (Silva et al., 2019).

Le changement climatique a des conséquences directes sur les écosystèmes et les cycles de vie, l'abondance et la répartition de nombreuses espèces (Thuillier et al., 2006). Les espèces les plus menacées sont celles étroitement spécialisées et incapables de s'adapter aux conditions environnementales changeantes (Slatyer et al., 2013).

⁴ Bois de chauffage, de construction ou commerce de bois précieux comme le bois de rose (Waeber et al., 2019)

1.1.3.3. Agriculture

L'expansion agricole dans les prochaines décennies devrait majoritairement avoir lieu dans les régions tropicales humides (Laurance et al., 2014). La conversion des forêts en terres agricoles participe au changement climatique, en contribuant aux émissions de carbone et à l'altération des cycles hydrologiques (Snyder et al., 2004; Sterling et al., 2012). Les populations rurales et l'État malagasy tirent une grande partie de leurs revenus de la culture de rente sur les marchés étrangers (Llopis et al., 2019). Ces cultures coexistent avec l'agriculture de subsistance aux frontières des forêts, créant un paysage en mosaïque hétérogène (Zaehring et al., 2015).

De nombreuses ethnies sont constituées d'agriculteurs et de pasteurs nomades (Mariel et al., 2023). Elles pratiquent le *tavy*, une technique d'abattis-brûlis qui nécessite un défrichage de la forêt. La végétation est brûlée pour préparer la plantation avant les pluies et fournir du fourrage frais pour le bétail (Ward, 2002). Après quelques cycles, la terre s'appauvrit et oblige à défricher de nouvelles parcelles. La culture sur brûlis est à l'origine de 80 à 95% de la déforestation de Madagascar (Rakotondratandra, 2023).

1.1.3.4. Pauvreté

Madagascar est l'un des pays les plus pauvres du monde et connaît une insécurité alimentaire généralisée. Avec 18,5 millions d'habitants et un taux de croissance de 2,8 % par an, 27 % de la population vit en zones urbaines (*Fig. 1. f*), 55 % n'ont pas accès à l'eau potable ou à l'électricité, 30 % des adultes sont analphabètes, et 42 % sont sous-alimentés. Enfin, 70 % vivent sous le seuil de pauvreté avec moins d'un dollar par jour (La Banque mondiale, 2022).

Le pays présente une grande diversité ethnique et des disparités sociales et régionales qui impactent la dynamique socio-économique (Desbureaux et al., 2015). La dégradation environnementale est étroitement liée à la pauvreté. En 2003, plus de 50 % des revenus de l'État dépendaient des ressources naturelles, et neuf emplois sur dix étaient dans des secteurs fortement tributaires de l'environnement (CITES, 2013).

1.1.4. Aires protégées

Madagascar dispose d'un réseau de 114 aires protégées couvrant les principaux types de forêts, soit 11% de l'île (Rafanoharana et al., 2021). Malgré les efforts déployés ces dernières années, la déforestation continue de manière implacable (Jones et al., 2021). En raison de l'instabilité politique, de réglementations forestières confuses et d'une corruption omniprésente dans le secteur forestier, la surexploitation des forêts perdure (Waeber et al., 2019).

Le tourisme est une source vitale de revenus, représentant 16,6 % du produit intérieur brut en 2017, et les visites dans les aires protégées sont en augmentation (Jones et al., 2019). Cependant, les recettes touristiques sont extrêmement variables, notamment en fonction de la situation politique instable (Jones et al., 2021).

1.1.5. Hotspot de biodiversité

En raison de sa richesse en espèces (1.1.2.) et des menaces pesant sur son environnement (1.1.3.), Madagascar est considérée comme l'un des *hotspots* de la biodiversité à travers le monde (Cota et al., 2021). Les hotspots de biodiversité sont définis comme des zones présentant une richesse spécifique exceptionnelle et une concentration d'espèces endémiques, ainsi que la perte de plus de 70 % de la végétation primaire d'origine (Myers et al., 2000).

Les effets de la déforestation sont principalement documentés sur les vertébrés et les plantes. Les arthropodes, eux, sont rarement pris en compte dans la conservation, malgré leur diversité et leurs services écosystémiques (Tracewski et al., 2016).

Les insectes restent largement peu documentés, alors qu'une perte de 75% de leur biomasse mondiale a été observée (Jactel et al., 2020). Ils représentent 56 % des 1,7 million d'espèces vivantes décrites. Hors, leur nombre total dans le monde est estimé entre 3,6 et 10 millions (Fonseca, 2009). De nombreuses espèces sont susceptibles de disparaître sans être découvertes.

A la différence des autres insectes, la plupart des papillons sont bien documentés, relativement faciles à identifier et populaires auprès du grand public (Thomas, 2005). Ils servent souvent d'indicateurs pour d'autres taxons d'invertébrés (Munyuli, 2012; Checa et al., 2019).

La conversion des forêts tropicales réduit la diversité des papillons. Les papillons forestiers y sont plus sensibles car ils occupent des niches écologiques étroites, avec une grande spécificité de plantes-hôtes (Bonebrake et al., 2010). De plus, le changement climatique perturbe les interactions entre espèces, ce qui peut avoir des lourdes conséquences pour l'écosystème entier.

La prochaine section aborde la description des Lépidoptères (1.2.) et leur différents services (1.3.), notamment comme indicateurs de biodiversité.

1.2. Classification des papillons et rôles écosystémiques

1.2.1. L'évolution des Arthropodes

Les Arthropodes sont des animaux segmentés à exosquelette chitineux. Leur croissance s'effectue par des mues successives. La superclasse des Hexapodes, les insectes, constitue le groupe le plus vaste et évolué. Ils se distinguent par un corps segmenté en trois régions, tête – thorax - abdomen, une paire d'antennes, six pattes et deux paires d'ailes (Ebeling, 2002).

La prolifération des plantes à fleurs il y a 100 millions d'années coïncide avec l'apparition des premiers papillons, qui se sont développés en association avec elles (Jactel et al., 2020). L'ordre des Lépidoptères est le deuxième plus grand groupe d'insectes en nombre d'espèces, représentant environ 16% de tous les insectes vivants (Freitas et al., 2021).

Les papillons font partie des Holométaboles, les insectes se développant par métamorphose complète (Jactel et al., 2020). Ils passent par quatre étapes : œuf, chenille (larve), chrysalide (nymphe) et le papillon (imago) (Fig. 3). Les femelles choisissent⁵ les plantes pour pondre. À l'éclosion, les chenilles, dotées d'un appétit vorace, croissent rapidement et muent quatre à cinq fois. Les formes et couleurs variées des chenilles leur permettent de se camoufler ou de dissuader les prédateurs. La croissance et la métamorphose sont régulées par un ensemble complexe d'hormones (Futahashi et al., 2008).

Une fois leur taille finale atteinte, elles se métamorphosent en chrysalide. À l'intérieur de la chrysalide, leurs tissus et structures se reconstituent pour former l'imago (Carter, 2023). Le choix du partenaire par les femelles se fait par des signaux visuels et olfactifs, notamment les phéromones, qui facilitent l'acceptation, l'identification spécifique et sexuelle et la régulation des interactions entre mâles (Andersson et al., 2007).

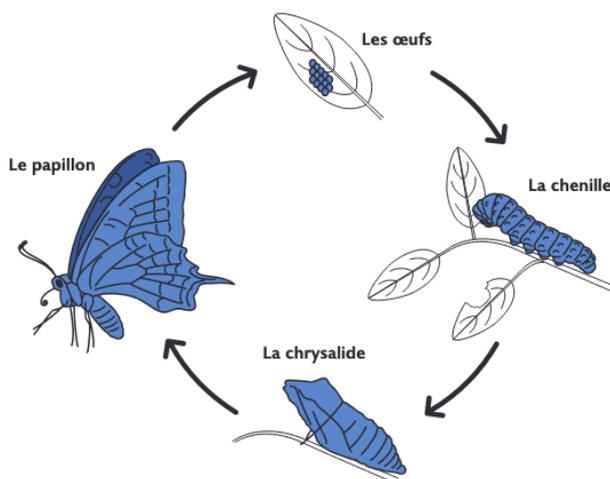


Figure 3. Le cycle de vie du papillon (Dozières et al., 2020).

⁵ Par la vue et de l'odeur, elles disposent de chémorécepteurs sur leurs pattes (Wang, Dicke, et al., 2023). Le choix de la plante hôte se fait en fonction de la capacité des larves à détoxifier ou à tolérer les métabolites secondaires de défense (Näsvalld et al., 2021). Cette adaptation répond ensuite à leurs besoins nutritionnels et l'acquisition des composés secondaires sert comme précurseurs de phéromones (Van Nouhuys et al., 2003).

1.2.1. Particularités morphologiques

La distinction entre papillons et papillons de nuit est majoritairement arbitraire, certains papillons de nuit étant plus proches des papillons « diurnes » que d'autres « nocturnes » (Fig. 4. A). Quelques papillons de nuit sont également actifs en journée (Glassberg et al., 2000).

Les papillons *stricto sensu* sont colorés et possèdent des antennes avec une massue ou un crochet au bout. En revanche, la majorité des papillons de nuit, souvent ternes, ont des antennes filiformes ou plumeuses (Fig. 4. D). (Carter, 2023). Ils étaient anciennement distingués en deux sous-ordres, les Rhopalocères et les Hétérocères, mais l'appellation est désormais obsolète.

De plus, les ailes des papillons sont repliées verticalement au repos, alors que les papillons de nuit maintiennent leurs ailes à l'horizontale ou repliées sur le dos (NC State, 2024). Beaucoup présentent un système de couplage des ailes, des structures appelées frenulum et retinaculum, qui relie l'aile antérieure à l'aile postérieure (Glassberg et al., 2000).

Le proboscis des papillons (Fig. 4. B), dont la longueur varie de moins de 1 mm à près de 30 cm, a évolué pour aspirer des liquides, tels que le nectar. Les galeae maxillaires, reliées par des legulae dorsales et ventrales, forment un tube étanche (Monaenkova et al., 2011).

L'œil composé, avec jusqu'à 17 000 ommatidies (Fig. 4. E), offre une vision en mosaïque. Ils possèdent aussi deux ocelles pour la perception des UV et des motifs des ailes (Perveen, 2017).

Enfin, le nom Lépidoptères provient de la présence d'écailles (Fig. 4. C). La tête, le thorax, l'abdomen, et en particulier les ailes sont recouvertes de minuscules écailles lamellaires. Les couleurs des ailes, dues aux nanostructures plutôt qu'à des pigments, servent à l'accouplement, au camouflage et à la thermorégulation. De plus, la structure des écailles contribue à l'aérodynamisme, l'auto-nettoyage et la libération des toiles d'araignées (Köchling et al., 2020).

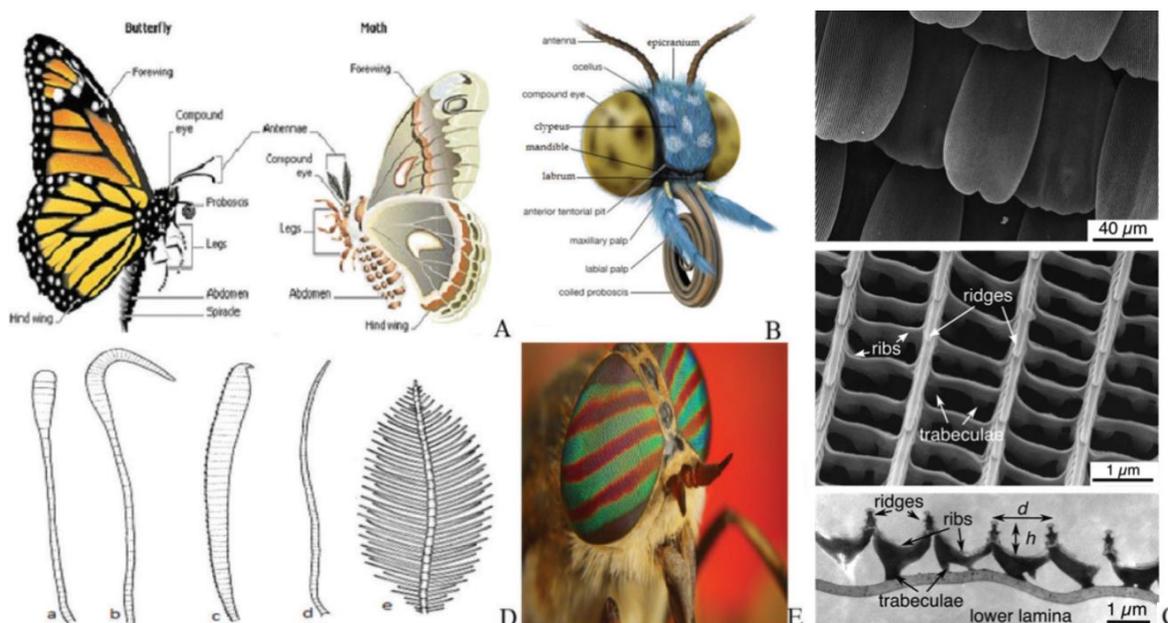


Figure 4. Parties du corps des Lépidoptères : (A) papillon et papillon de nuit ; (B) tête et parties buccales ; (C) écailles vues en microscopie électronique, montrent une structure en tuiles (D) différentes antennes : (a) papillons ; (b) Hesperidae ; (c, d, e) papillons de nuit ; (E) œil composé (Perveen, 2017; Köchling et al., 2020).

1.2.2. Distinction des unités taxonomiques

La distinction entre les différentes familles de diurnes se fait morphologiquement, notamment en observant les antennes, la disposition et les nervures des ailes, les griffes des tarses, la taille des pattes, les yeux et la présence d'un ruban (ou appendice) caudal⁶. Similairement, les papillons de nuit se distinguent par ces critères et par l'observation du proboscis, des palpes labiaux et la présence d'organes tympanaux (Mignon et al., 2021; NC State, 2024).

La richesse en Lépidoptères suit un gradient latitudinal, avec un nombre d'espèces augmentant vers les tropiques où ils représentent 90 % des espèces mondiales (Brown, 2014). Cependant, ils restent peu documentés dans ces régions en raison des obstacles socioéconomiques et du manque de ressources (Dongmo et al., 2023).

Selon Lees et al. (2022), 1 418 genres et 5 016 espèces de Lépidoptères sont décrits à Madagascar, avec un endémisme moyen de 89,5 % pour les 24 familles. Les recensements sont cependant biaisés en faveur des familles les plus connues (Lopez-Vaamonde et al., 2019).

La suite concerne uniquement les papillons *sensus stricto* (« diurnes »), correspondant à la super-famille des Papilionoidea. Mondialement, ils réunissent 18 768 espèces, divisées en sept familles : HesperIIDae (4113 sp), Papilionidae (570 sp), Pieridae (1164 sp), Lycaenidae (5201 sp), Riodinidae (1532 sp), Hedyliidae (36 sp), Nymphalidae (6152 sp) (Freitas et al., 2021).

1.2.3. Les papillons de Madagascar

Les évaluations de la diversité des papillons, *sensus stricto*, à Madagascar sont incomplètes, reposant principalement sur des spécimens de musées et des inventaires axés majoritairement sur les forêts, au détriment d'autres usages des terres (Wurz, Grass, et al., 2022). De plus, certains aspects de leur biologie restent peu connus, tels que les premiers stades et les plantes-hôtes. Actuellement, 317 espèces de papillons, de 90 genres différents, ont été recensées à Madagascar (*Tableau 1*).

Les niveaux d'endémisme, basés vaguement sur des évaluations subjectives par les taxonomistes, sont toujours utiles à citer comme une indication de l'unicité d'une faune par rapport à d'autres régions (Lees et al., 2003). Malgré qu'environ 74 % des espèces de papillons vivent uniquement là-bas, l'endémisme des unités taxonomiques supérieures est rare, l'endémisme au niveau des espèces et des genres prédomine (Wiorek et al., 2021).

Les genres endémiques sont : un chez les Riodinidae, un chez les Papilionidae et aucun chez les Lycaenidae et Pieridae. Les HesperIIDae font exception avec sept genres endémiques, bien que sujet à une réévaluation. Deux genres des Nymphalidae, *Heteropsis* et *Strabena*, ont connu de vastes radiations adaptatives à Madagascar, représentant ensemble plus d'un tiers de la richesse spécifique totale (60 espèces) de l'île (Pyrzcz et al., 2020). Ils sont en révision constante et restent complexe à étudier vu le manque de clés de diagnostic claires (Lees et al., 2022).

⁶ Qui servirait à l'aérodynamisme et comme stratégie évolutive, visant à détourner les attaques des zones vitales et à préserver la capacité de vol après ablation (Choi et al., 2006; Hendrick et al., 2022). Certains papillons de nuit en possèdent également, comme leurres pour tromper les chauves-souris (Barber et al., 2015).

Tableau 1. Papillons malagasy : classification (famille, sous-famille, tribu), nombre de genres et d'espèces (Lees et al., 2022).

Famille	Sous-famille	Tribu	Genre	Espèce	Genre et espèces inclus
Papilionidae			3	13	
	Papilioninae		3	13	
		Leptocircini	1	3	Graphium
		Troidini	1	1	Pharmacophagous
		Papilionini	1	9	Papilio
Hesperiidae			19	57	
	Coeliadinae		3	6	Coeliades (4 spp.), Tekliades ramanatek (Boisduval, 1833), Pyrrhiades pansa Hewitson, [1867]
	Tagiadinae		3	7	
		Celaenorrhini	1	3	Celaenorrhinus
		Tagiadini	2	4	Eagris, Tagiades (2 spp. chacun)
	Malazinae		1	3	Malaza (= Manarina)
	Heteropterinae	Heteropterini	1	5	Hovala
	Hesperiinae		11	36	Genres principaux : Borbo (4 spp.), Fulda (5 spp.), Perrotia (= Miraja) (15 spp.)
Pieridae			11	28	
	Coliadinae		2	6	Catopsilia (2 spp.), Eurema (4 spp.)
	Pierinae		9	22	
		Leptosiaini	1	2	Leptosia
		Nepheroniini	1	1	Nepheronia pauliani Bernardi, 1958
		Teracolini	3	7	Colotis (5 spp.), Gideona lucasi (Grandidier, 1867), Pinacopteryx mabiliei Aurivillius, [1899]
		Pierini	4	12	Appias (2 spp.), Belenois (6 spp.), Dixeia charina (Boisduval, 1836), Mylothris (3 spp.)
Riodinidae			1	4	
	Nemeobiinae	Abisarin	1	4	Saribia
Lycaenidae			25	44	
	Miletinae		2	2	
		Lachnocnemini	1	1	Lachnocnema bibulus (Fabricius, 1793)
		Spalgini	1	1	Spalgis tintinga (Boisduval, 1833)
	Theclinae		5	12	
		Iolaini	1	2	Iolais (Trichiolaus)
		Deudorigini	1	5	Deudorix
		Hypolycaenini	3	5	Hemiolais (3 spp.), Hypolycaena philippus (Fabricius, 1793), Leptomyrina phidias (Fabricius, 1793)
	Polyommatinae		18	30	
		Lycaenesthini	1	1	Anthene princeps (Butler, 1876)
		Polyommagini	18	29	Genres principaux : Eicochrysops (3 spp.), Euchrysops (3 spp.), Lepidochrysops (5 spp.)
Nymphalidae			31	171	
	Libytheinae		1	2	Libythea
	Danainae		2	2	Amauris nossima (Ward 1870), Danaus chrysippus (Linnaeus, 1758)
	Charaxinae	Charaxini	1	10	Charaxes (= Euxanthe, Polyura)
	Satyrinae		4	100	
		Melanitini	2	2	Gnophodes betsimena (Boisduval, 1833), Melanitis leda (Linnaeus, 1758)
		Satyrini	2	98	Heteropsis (63 spp.), Strabena (35 spp.)
	Heliconiinae		5	22	
		Acraeini	2	18	Acraea (7 spp.), Telchinia (11 spp.)
		Vagrantini	1	1	Smerina manoro (Ward, 1871)
		Argynnini	2	3	Pardopsis punctatissima (Boisduval, 1833), Phalanta (2 spp.)
	Limnithidinae		5	9	
		Cymothoini	1	2	Cymothoe
		Adoliadini	2	2	Aterica rabena Boisduval, 1833, Euptera kinugnana (Grose-Smith, 1889)
		Pseudacraeini	1	3	Pseudacraea
		Neptini	1	2	Neptis
	Biblidinae		4	7	
		Biblidini	3	4	Byblia anvatarata (Boisduval, 1833), Eurytela (2 spp.), Neptidopsis (Boisduval, 1833)
		Eunicini	1	3	Sevenia
	Cyrestinae		1	1	Cyrestis camillus
	Apaturinae		1	2	Apaturoopsis
	Nymphalinae		7	16	
		Nymphalini	2	2	Vanessa cardui (Linnaeus, 1758), V. hippomene (Hübner, [1823])
		Junoniini	5	14	Hypolimnas (5 spp.), Precis (2 spp.), Protogoniomorpha duprei (Vinson, 1863), Salamis anteva (Ward, 1870), Junonia (5 spp.)

1.3. Services des Lépidoptères

1.3.1. Interactions papillons-plantes-écosystèmes

Alors que la diversité taxonomique définit le nombre et l'abondance des espèces, la diversité fonctionnelle décrit leurs traits de vie, tels que les rôles écologiques et les stratégies évolutives. Le lien entre les deux n'est pas entièrement clair, mais il peut aider à comprendre les mécanismes de réassemblage des communautés face aux changements (Zhou et al., 2022). Les papillons fournissent des services vitaux et économiquement importants ; tels que le recyclage des nutriments, les chaînes alimentaires et la pollinisation (Merckx et al., 2013).

Les insectes herbivores, dont les papillons, jouent un rôle majeur dans la biodiversité mondiale, la spécialisation des ressources et la coévolution. Comprendre la spécificité entre plantes et insectes aide à appréhender la dynamique des écosystèmes (Ballesteros Mejia et al., 2020). La relation étroite entre les papillons et leurs plantes-hôtes a déjà été mise en avant comme une explication de la mégadiversité tropicale (Bonebrake et al., 2010). Additionnellement, la disparition d'espèces de papillons a directement été attribuée à la disparition de leurs plantes-hôtes spécifiques, témoignant de la co-extinction d'espèces interdépendantes (Koh et al., 2004).

Selon leur alimentation adulte, les papillons peuvent être grossièrement divisés en deux groupes : (1) les nectarivores : se nourrissant de nectar en visitant les fleurs (Devries et al., 2016) et (2) les saprophages : se nourrissant de fruits et d'autres matières organiques (saprophage). Le deuxième groupe représente notamment 50 à 75 % des Nymphalidae tropicaux, dont les Charaxinae, les Biblidinae et les Satyrinae. On y retrouve aussi quelques Pieridae et Hesperiiidae à plus faible fréquence (Freitas et al., 2014; Hill et al., 2019). Un grand nombre d'espèces⁷ complètent leur alimentation en buvant de l'eau riche en sel et des liquides provenant d'excréments et de carcasses (Carter, 2023). Les papillons peuvent être divisés en deux groupes, selon si les adultes se nourrissent de fruit ou de nectar.

Les interactions prédatrices, parasitaires, compétitives, symbiotiques et mutualistes influencent également la diversité et la dynamique dans les tropiques (Bonebrake et al., 2010). Les chenilles constituent une base alimentaire essentielle, mais la prédation des adultes est également un élément clé des écosystèmes. Pour échapper aux prédateurs, les papillons peuvent accumuler des toxines (aposématisme), imiter d'autres espèces toxiques (mimétisme), éviter la détection en restant peu remarquables (cryptisme ou camouflage), ou ressembler à des parties de plantes non comestibles (mascarade) (NCBS, 2020).

Enfin, les insectes phytophages, dont les chenilles, causent des dégâts considérables en agro-alimentaire et en foresterie (Huang et al., 2010; Mohite et al., 2023). Les chenilles peuvent également être utilisées en biocontrôle contre les plantes invasives (Varone et al., 2015).

⁷ Ce sont principalement les mâles cherchant du sodium et de l'albumine pour augmenter leur succès reproductif (Krenn, 2008). Étant donné la faible teneur en sodium des plantes, les réserves minérales accumulées pendant la phase larvaire peuvent être insuffisantes. Lors de la reproduction les mâles transmettent des spermatophores complexes contenant, en plus des spermatozoïdes, divers cadeaux nuptiaux : des minéraux comme le sodium ou le phosphate de calcium, des métabolites végétaux et des nutriments comme des acides aminés (Beck et al., 1998).

1.3.2. Indicateur de santé environnementale

Les papillons, en raison de leur cycle de vie holométabolique complexe (1.2.1.) et de leurs interactions dans les écosystèmes (1.3.1.) sont particulièrement sensibles aux changements d'habitat (Bonebrake et al., 2010).

Les papillons sont fréquemment utilisés comme indicateurs biologiques (Thomas, 2005). En effet, leur abondance, leur richesse spécifique, ainsi qu'une taxonomie assez bien résolue et la facilité d'échantillonnage, leur permettent de représenter efficacement d'autres taxons d'invertébrés (Checa et al., 2019). Ils ont également des cycles de vie courts et un grand nombre de générations par rapport aux vertébrés, ce qui les rend particulièrement réactifs aux changements environnementaux (Li et al., 2010).

Toutes les espèces de papillons tropicaux ne sont pas confinées à la forêt, mais beaucoup se trouvent dans des zones (semi-)ouvertes modifiées par l'homme (Wurz, Grass, et al., 2022). Ils sont de précieux outils pour évaluer l'impact des pratiques de gestion et des perturbations dans les agroécosystèmes tropicaux, ainsi que pour le suivi de la biodiversité (Munyuli, 2012).

1.3.3. Autres services

Les papillons et les chenilles sont un taxon modèle pour la recherche⁸. Ils sont également source d'inspiration pour la biotechnologie. En effet, les nanostructures de leurs écailles permettent d'atteindre des capacités physiques remarquables (Davis et al., 2020; Tsai et al., 2020).

L'intérêt pour les insectes comme source de protéines durable et respectueuse de l'environnement est en pleine croissance (Olivadese et al., 2023). Les chenilles figurent parmi les insectes comestibles les plus diversifiés au monde (Bonneau, 2021).

À Madagascar, l'entomophagie est associée à la vie rurale, les insectes comestibles étant principalement récoltés dans les rizières ou les forêts, à l'exception de certaines espèces de vers à soie élevées pour la sériciculture (Randrianandrasana et al., 2015). En effet, certaines espèces de papillons, notamment parmi les Saturniidae, Bombycidae et Apatelodidae, produisent de la soie à l'état larvaire (Razafimanantsoa et al., 2012).

⁸ Notamment dans l'évolution, l'éthologie, la génétique, le développement de variétés résistantes aux bioagresseurs, la médecine et l'écologie chimique (Nelson et al., 2001; Staff, 2023).

1.3.4. Marché des espèces

Les papillons ont longtemps bénéficié d'un statut privilégié parmi les insectes, mis en avant pour l'éducation ou à titre ornemental. À travers le monde, les Lépidoptères représentent 10% des 2,5 milliards d'objets de collection d'histoire naturelle (Perveen, 2017).

La collecte de papillons est devenue un passe-temps populaire à l'époque Victorienne. Cependant, un nouvel intérêt a pris de l'ampleur ces trente dernières années (Thompson, 2022). Aujourd'hui, certaines espèces sont très prisées et vendues à des prix exorbitants⁹, en fonction de leur valeur esthétique et de l'unicité des spécimens. La majorité des collectionneurs provient des États-Unis, d'Europe et du Japon (Chin, 2023).

Chaque année, plusieurs centaines de milliers de papillons sont expédiés à travers le monde pour être vendus en collection (CNA, 2023). Le trafic de papillons représenterait 200 millions de dollars par an (Speart, 2012). Une étude de Wang et al. a surveillé pendant un an la plateforme eBay.com, recueillant des transactions de 3 767 espèces, représentant près de 20% des espèces mondiales. Le prix médian d'un papillon non étalé était de 6,75 \$, soit l'équivalent d'un tiers du salaire journalier moyen dans les pays d'origine des spécimens (Wang, et al., 2023).

Les vendeurs étaient situés dans 44 pays, répartis sur cinq continents (Fig. 5). 96 % des espèces nécessitaient le transport des spécimens à travers les hémisphères. Cette étude fournit un aperçu spatial et temporel détaillé du mouvement transfrontalier de la faune, probablement le plus exhaustif de tout groupe taxonomique.

Les captures s'organisent notamment dans les communautés avoisinant les forêts tropicales. Des réseaux, impliquant parfois des familles entières, peuvent attraper de 5 000 à 10 000 papillons par jour (Teague, 2018). La vente de papillons peut facilement devenir leur première source de revenus (CNA, 2023). C'est notamment le cas à Madagascar¹⁰, où des villages de collecteurs s'organisent dans l'Est du pays, là où se réfugient les plus beaux papillons. Les captures sont acheminées à la capitale pour être exportées ou vendues aux touristes. Certains collecteurs parviennent à capturer les papillons dès leur émergence, ces derniers ayant plus de valeur lorsqu'ils sont intacts. Les collecteurs sembleraient disposer de connaissances approfondies sur les cycles biologiques et les aires de répartition.



Figure 5. Enregistrement du commerce de papillons à travers les frontières (Wang et al., 2023). Chaque ligne relie le vendeur (point orange) au point le plus proche dans la zone d'endémisme de l'espèce.

⁹ Le prix le plus élevé jamais payé pour un papillon serait de 22 000 000 yens (env. 140 000 €) (CNA, 2023).

¹⁰ Informations fournies par Mlle Finaritra Ravalison.

1.3.5. Fermes à papillons

Les papillons destinés au commerce peuvent également provenir d'élevages, ce qui est notamment le cas pour les expositions de papillons. Depuis leurs débuts en Grande-Bretagne et au Japon à la fin des années 1970, l'industrie des expositions de papillons vivants est devenue une entreprise mondiale multimillionnaire (Gordon et al., 2003). Les chrysalides sont achetées auprès d'éleveurs pour être exportées en occident. Les papillons évoluent ensuite dans des environnements simulant leur biotope où le public peut être sensibilisé à l'importance de la conservation des forêts tropicales (Harberd, 2005).

L'élevage de papillons est particulièrement bien adapté comme source de revenus pour les communautés vivant près des forêts. Il nécessite peu d'investissement, utilise des équipements simples généralement disponibles localement, et les compétences de base s'acquièrent facilement (Gordon et al., 2003). Ce type d'élevage implique la libération de femelles, sauvages ou élevées en captivité, dans des enclos remplis de plantes indigènes. Les œufs sont ensuite collectés et surveillés jusqu'à leur développement en chrysalides (Rodgers et al., 2002). Les œufs et/ou chrysalides peuvent aussi être récoltés directement sur les plantes-hôtes sauvages ou cultivées (Moyle et al., 2014).

De plus, l'élevage de papillons est étroitement lié à la conservation des habitats forestiers, car la disponibilité des papillons et des plantes nourricières dépend de leur présence continue. Cela crée un lien direct et quotidien entre les moyens de subsistance des éleveurs et la conservation des forêts (Gordon et al., 2003).

1.4. Effort pour la conservation

La récolte de papillons tropicaux dans ces circonstances peut être dévastatrice, mais elle n'a probablement pas d'effet significatif sur la plupart des populations, surtout lorsqu'on la compare à des menaces plus imminentes.

Alors que les efforts de conservation des papillons tempérés sont principalement axés sur des espèces spécifiques, dans les tropiques, le manque de connaissances et de ressources entraîne une protection axée sur les habitats (New, 2009). « Rien ne sert de désigner des espèces protégées lorsque leurs biotopes peuvent être modifiés ou détruits » (Blab et al., 1988).

1.4.1. Protection des espèces

Une septantaine d'espèces de papillons malagasy, soit plus de 21% de la faune décrite, peuvent être qualifiées comme vulnérables selon les critères de l'UICN¹¹ (1996). Ces critères incluent une aire de répartition restreinte (<2000 km²) ou une étendue d'occurrence limitée (<20 000 km²), ou les deux, ainsi qu'un habitat fragmenté en déclin rapide (Lees et al., 2003). Très peu d'espèces sont officiellement classés par IUCN, les seules endémiques sont *Papilio grosemithi*, *Papilio morondavana* et *Papilio mangoura* (IUCN, 2024).

En 1975, Madagascar a ratifié la Convention sur le commerce international des espèces sauvages menacées d'extinction. La CITES offre un cadre légal pour assurer des niveaux de prélèvement durables ("Annexe II") ou, si nécessaire, interdire totalement le commerce international afin de garantir la survie des espèces ("Annexe I") (CITES, 2013). Environ 17 % des espèces animales de Madagascar répertoriées sur la liste rouge de l'UICN sont soumises à la CITES, mais aucun invertébré n'y figure (Andriatsarafara et al., 2007).

1.4.2. Agroforesterie

La moitié des forêts de Madagascar (46%) est à moins de 100 m de la lisière (Vieilledent et al., 2018). Malgré la surface grandissante des aires protégées, l'expansion est limitée par les fronts urbain et agricole. La déforestation est constante, témoignant de la destruction des zones non protégées et des fragments isolés (Rivas et al., 2021).

Le maintien de la biodiversité et des services écosystémiques doit s'intégrer au paysages agricoles (Mendenhall et al., 2016). D'après Schroth et al. (2004), dans de tels paysages hautement fragmentés et hétérogènes, l'agroforesterie¹² est promue comme une option d'utilisation des terres rentables et respectueuse de la biodiversité. En effet, l'agroforesterie peut augmenter la connectivité des fragments de forêts et former une frontière entre habitat naturel et agriculture, tout en garantissant un rendement agricole (Atangana et al., 2014).

¹¹ Union internationale pour la conservation de la nature. La Liste rouge de l'UICN est la source d'information la plus complète au monde sur le statut de risque d'extinction des espèces (IUCN, 2024).

¹² L'agroforesterie est un système de gestion des terres qui intègre des arbres, des cultures et des animaux sur une même parcelle pour optimiser les interactions entre ces éléments et améliorer la productivité ainsi que la durabilité des systèmes agricoles (Nair et al., 2021).

2. CONTEXTE ET OBJECTIFS

Ce travail de fin d'études est issu de la collaboration entre le Département d'Entomologie fonctionnelle et évolutive de Gembloux Agro-Bio Tech (ULiège), la mention E-CES (Entomologie – Culture, Elevage et Santé) du Département d'Entomologie de l'Université d'Antananarivo et l'Insectarium Zà Bibikely.

Cette collaboration vise à valoriser la richesse du patrimoine entomologique de Madagascar en réunissant des experts de différentes institutions. L'insectarium, inauguré en 2023, accueille des projets de recherche à travers l'île, favorisant la formation et la sensibilisation aux enjeux liés à la biodiversité des insectes. Zà Bibikely renforce également la coopération internationale autour de l'entomologie en accueillant des chercheurs et étudiants malagasy et étrangers ; tout en fournissant un espace didactique au grand public.

Au sein de l'insectarium, la pièce principale présente une diversité de plantes et fleurs où les visiteurs peuvent côtoyer différents arthropodes, notamment des papillons en semi-liberté (Fig. 6). Ces papillons sont issus de captures et d'élevages réalisés à l'insectarium, qui dispose d'une maison de pontes et d'une pépinière. L'approvisionnement en F0 se fait via des collecteurs basés dans différents biomes de l'Île, principalement au Nord et au Centre-Est.

En 2022, un élevage a été initié à Ambohidray¹³ pour approvisionner l'insectarium en chenilles et cocons, en réduisant ainsi la dépendance aux collectes sauvages. Une partie de la production serait également relâchée pour minimiser l'impact des premières captures fondatrices.



Figure 6. *Papilio demodocus* (Esper, 1798) à Zà Bibikely.

L'élevage a été confié à des membres de la communauté adjacente à l'aire protégée. Après un premier cycle, le projet n'a pas été renouvelé, faute de moyens. En effet, la formation des éleveurs et la rémunération sont encore un défi.

Plusieurs missions étaient initialement prévues à Ambohidray pour évaluer la diversité des Lépidoptères et rétablir des conditions d'élevage *in situ*. Malheureusement, l'insécurité aggravante dans la région¹⁴ a empêché toute prospection et la recherche d'un nouveau lieu compatible à l'élevage a été débutée.

¹³ Nouvelle aire protégée régie par l'Université d'Antananarivo, à 155 km de la capitale (Andrianjafy et al., 2020).

¹⁴ Les *dahalo* (« voleurs de zébus ») sont un sous-groupe ethnique lourdement armés, spécialisés dans le vol de bétail (Pellerin, 2017). La route d'accès à l'aire protégée a fréquemment été lieux d'affrontements.

Comme décrit précédemment, la déforestation, notamment dues à l'agriculture, conduit à la disparition de nombreuses espèces, dont les papillons non résilients au changement. Les lacunes de connaissances sur la biodiversité et la biologie¹⁵ des Lépidoptères sont un obstacle à leur conservation. Les parcelles d'agroforesterie et les cultures intégrant l'élevage de papillons pourraient abriter des espèces de papillons forestiers, à la manière de zones tampon, tout en garantissant des pratiques agricoles rentables en périphérie des aires protégées.

Dès lors, le **premier objectif** vise à évaluer la diversité des papillons entre forêt protégée, lisière de forêt et zone d'agroforesterie. Il cherche également à déterminer les modalités d'échantillonnage les plus appropriées.

Le **deuxième objectif** est d'étudier la répartition de la lépidofaune entre les aires protégées et les zones anthropisées. Il s'agit de déterminer quels papillons dépendent de la forêt et lesquels se trouvent dans les zones anthropisées.

Enfin, le **troisième objectif** consiste à examiner la faisabilité de l'élevage de papillons *in situ*, tant au niveau du choix des espèces compatibles que des modalités appropriées pour le respect de la conservation des espèces.

Afin d'atteindre ces objectifs, des recensements de Lépidoptères ont été réalisés dans quatre sites différents : trois fragments de forêts et une parcelle d'agroforesterie adjacente à une zone protégée.

¹⁵ A la fois sur leur abondance, leur cycle de développement et leurs plantes-hôtes.

3. MATÉRIEL ET MÉTHODES

3.1. Echantillonnage de la biodiversité des Lépidoptères

3.1.1. Choix des localités d'étude

La région d'Andasibe, située à 150 km de Antananarivo et 200 km de Toamasina, fait partie de la province de Toamasina, en région d'Alaotra-Mangoro¹⁶. Elle contient différents fragments de forêt¹⁷ dense humide sempervirente de moyenne altitude (800 à 1200 m) (*Fig. 7*). C'est une région assez touristique où s'y trouve une grande radiation de biodiversité¹⁸ endémique.

Le Parc national de Mantadia, créé en 1989, s'étend sur 15 480 ha de forêt dense, principalement de forêts primaires (80%). La Réserve Spéciale d'Analamazaotra, annexe du parc national, est aire protégée de 810 ha. L'échantillonnage s'est fait dans la forêt protégée d'Analamazaotra, comme zone témoin, et à la lisière de Mantadia pour étudier l'effet de bordure et la pression du front agricole sur les populations de papillons.

Également, la Réserve de Maromizaha, est gérée par le Groupe d'Étude et de Recherche sur les Primates de Madagascar (GERP). C'est un aire protégée de 1880 ha, dont la partie Nord du parc est bordée d'une zone agroforestière dédiée au développement communautaire. Là y sont cultivées différentes cultures vivrières (dont maïs, manioc, arbres fruitiers) et pépinières. Un premier échantillonnage a été mené dans l'agroforesterie pour évaluer la diversité lépidoptérique présente, suivi d'une deuxième collecte dans la forêt protégée afin d'estimer le gradient de répartition des papillons entre zone anthropisée et aire protégée.

Chaque site a été prospectée durant trois jours :

- Maromizaha, agroforesterie : 06 au 09 mars 2024
- Ananamazaotra, forêt protégée : 11 à 14 mars 2024
- Mantadia, lisière de forêt : 18 au 21 avril 2024
- Maromizaha, forêt protégée : 22 au 25 avril 2024

¹⁶ En 2010, Alaotra-Mangoro possédait 1.19 Mha de forêt naturelle, s'étendant sur 44% de sa superficie. En 2023, elle a perdu 28.9 kha de forêt naturelle, l'équivalent de 15.5 Mt d'émissions de CO₂ (Global Forest Watch, 2024).

¹⁷ Les forêts pluviales de basse altitude se caractérisent par des peuplements d'arbres à feuilles persistantes denses avec des canopées rarement dépassant et généralement inférieures à 30 mètres de hauteur (Armstrong et al., 2011).

¹⁸ Ses fragments présentent des hauts taux de biodiversité intacte et sont classés comme « Biodiversité importante à l'échelle mondiale (Hill et al., 2019), avec un des MDE les plus élevés du pays (Lees et al., 1999).

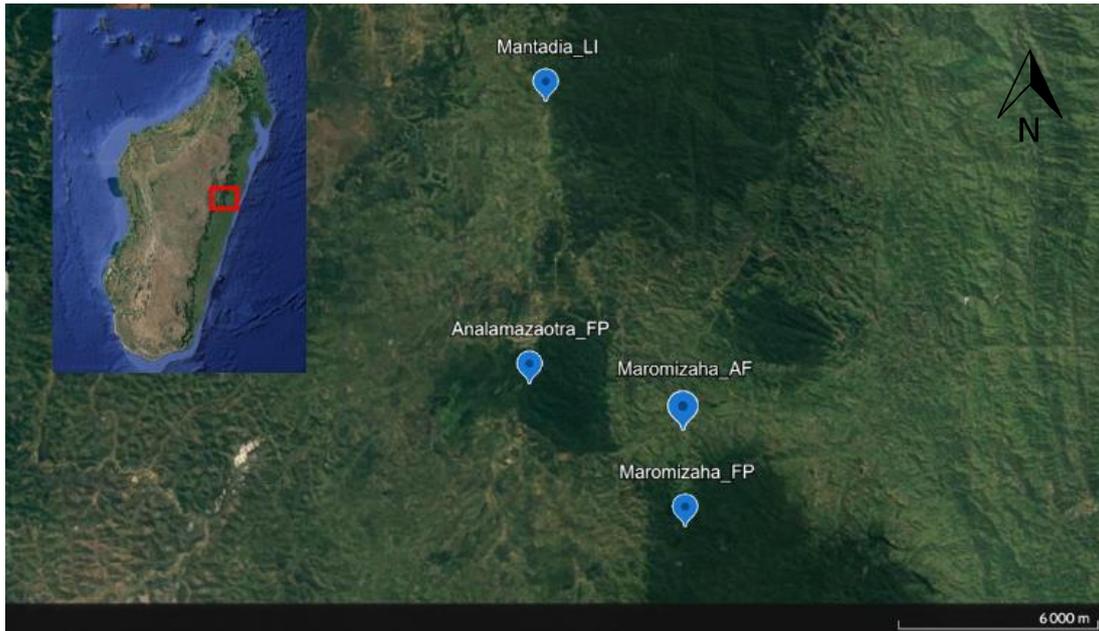


Figure 7. Localisation des quatre sites (Google Earth, n.d.)

3.1.2. Dispositif d'échantillonnage

Un triangle est délimité par site, en fonction de l'état du terrain. Chaque sommet est surplombé d'une zone d'échantillonnage (*sample unit*) de 30 mètres de rayon. Une distance minimale de 100 m entre chaque zone d'échantillonnage doit être maintenue pour assurer l'indépendance entre les zones (Fig. 8) (Freitas et al., 2021). Une capture au filet a lieu au sein du triangle.

Chaque zone contient cinq pièges à Charaxes, installés à environ 25 mètres du centre (Fig. 8).

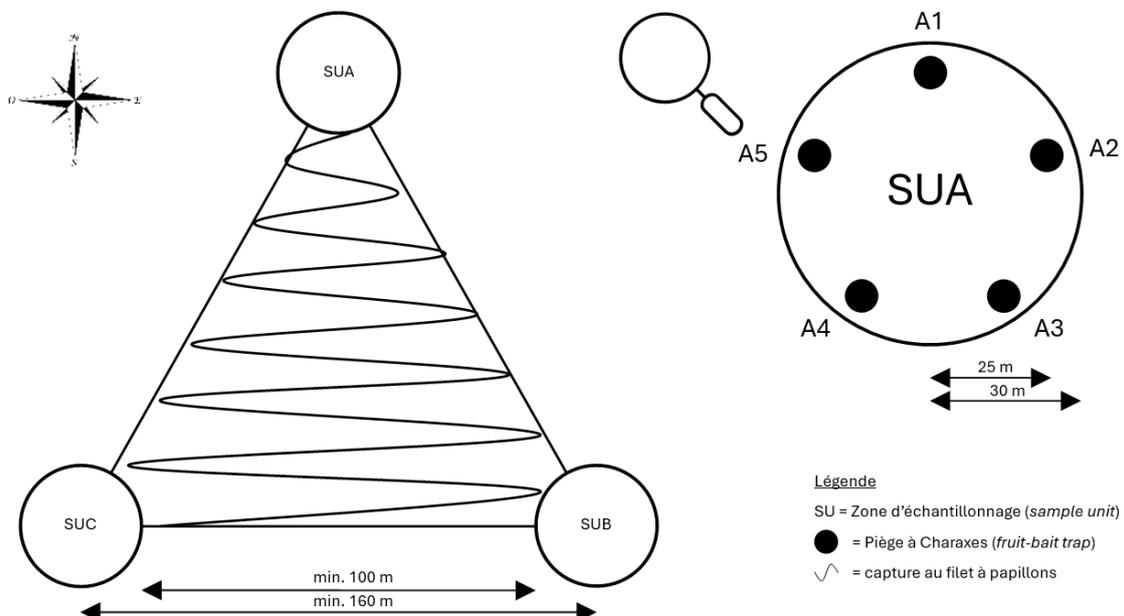


Figure 8. Dispositif d'échantillonnage.

Le dispositif expérimental est défini par 64 unités expérimentales :

$$64 \text{ UE} = (1 \text{ UE}_{\text{filet}} + 1 \text{ UE}_{\text{Piège à Charaxes}} * 5 \text{ pièges} * 3 \text{ Sample Unit}) * 4 \text{ sites}$$

Les zones d'échantillonnage sont nommées par des lieux-dits (*Fig. 9*) :

- Maromizaha_AF : A : parcelle d'arbres fruitiers (néfliers, litchis) ; B : lisière de forêt d'eucalyptus avec bananiers ; C : pépinière de bambous et champs de manioc.
- Analamazaotra : A : bordure de lac ; B : forêt dense ; C : le long d'une pisciculture.
- Mantadia : A, B et C : le long de la route, limite protégée du parc.
- Maromizaha_FP : au sein de chaque campement installés en forêt : A : campement 1 ; B : campement 2 ; C : campement 1.

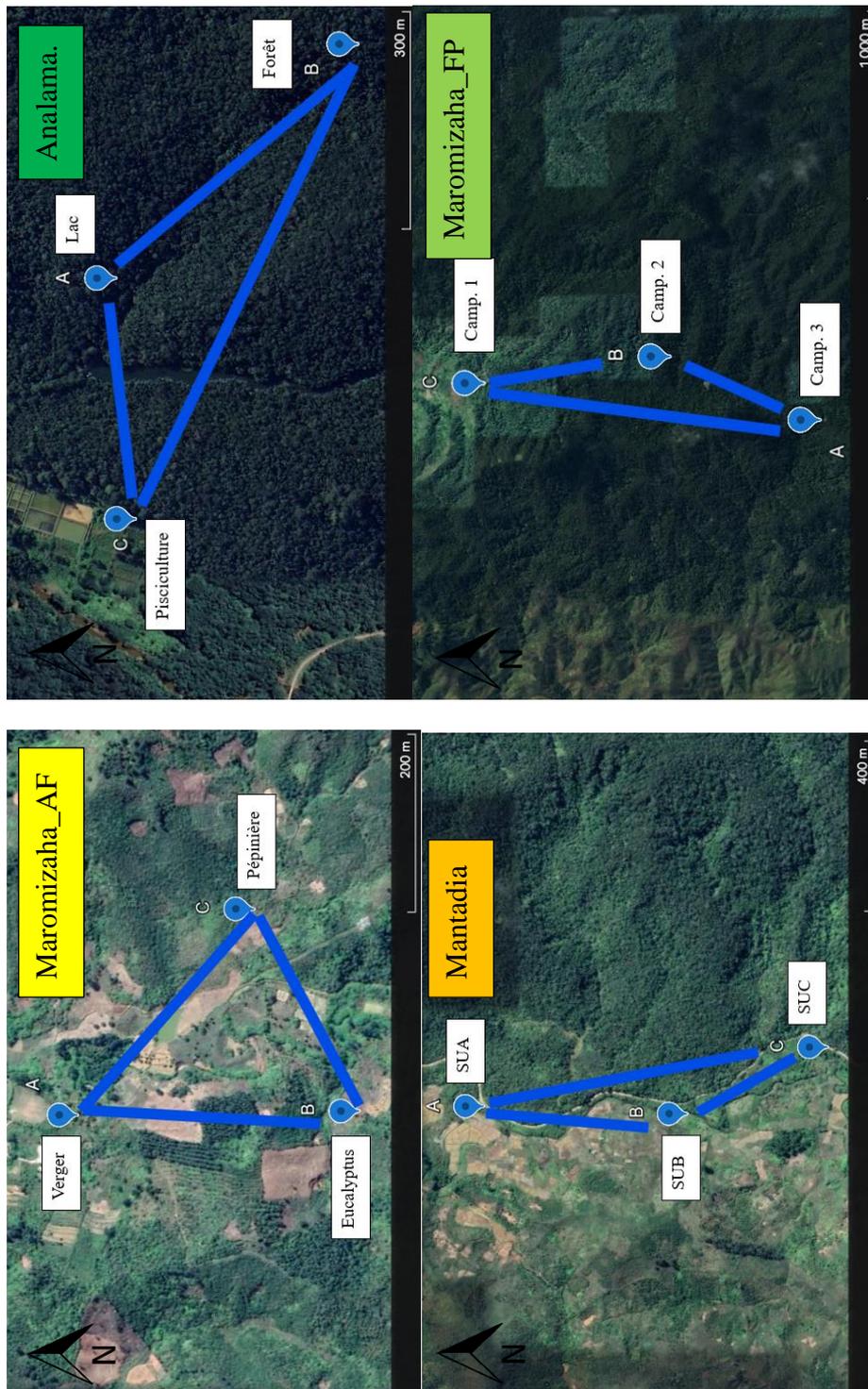


Figure 9. Représentation des dispositifs d'échantillonnage sur les quatre sites (Google Earth, n.d.)

3.1.3. Méthode d'échantillonnage

3.1.3.1. Pièges à Charaxes

3.1.3.1.1. Construction des pièges

Quinze pièges sont construits sur le modèle des pièges Van Someren-Rydon (*Fig. 10. A*), décrits par Devries et al., 2016. Les pièges sont composés d'un cylindre en toile, de 80 cm de hauteur et 30 cm de diamètre, monté de deux arceaux métalliques. La partie supérieure est fermée et la partie basse est ouverte, avec un entonnoir inversé à la base, d'une ouverture de 25 cm pour permettre l'entrée de papillons à large envergure. Une assiette en plastique de 40 cm de diamètre est suspendue à 5 cm sous le piège pour permettre l'atterrissage des papillons.

3.1.3.1.2. Appât

Un contenant est fixé au centre de la planche, contenant l'appât. Le contenant doit être légèrement plus élevé que la hauteur de suspension pour réduire la vision de fuite (Swaay et al., 2015).

Le choix de l'appât permet de capturer les papillons saprophages, se nourrissant de fruits fermentés (Hill et al., 2019). Deux bananes par piège (et autres fruits) sont coupées et fermentées avec un peu de bière dans un récipient fermé 48h avant usage (Checa et al., 2019; Wurz et al., 2022). 200 ml d'appât sont placés la veille du premier jour. Un supplément (50 ml) est ajouté le deuxième jour pour maintenir une attractivité équivalente au long de l'expérience (Freitas et al., 2014).

3.1.3.1.3. Pose et relève des pièges

Les pièges doivent être placés en hauteur car les communautés de papillons sont distinctes entre la canopée et le sous-bois (Devries et al., 2016). Chaque piège est hissé à l'aide d'une corde pour se rapprocher des cimes des arbres, en fonction de l'accessibilité (minimum 3 mètres) (*Fig. 10. B*).

Les pièges sont relevés deux fois par jour (matin et après-midi).

3.1.3.2. Filet à papillons

3.1.3.2.1. Captures standardisées

Une capture au filet (*Fig. 10. D*) a lieu chaque matin (entre 9h et 12h) et chaque après-midi (entre 14h et 17h), quand les conditions sont idéales : pas de précipitations et vent faible. La marche dure trois heures, à vitesse constante, parcourant la zone d'étude. Les papillons à proximité, dans un espace imaginaire de 5*5*5 m³ autour de l'observateur, sont capturés.

3.1.3.3. Drap lumineux

3.1.3.3.1. Justification du choix du piège

L'étude porte sur papillons séricigènes, le but étant de déterminer leur présence dans l'environnement. Les spécimens recherchés sont : *Ceranchia apollina*, *Argema mittrei*, *Borocera sp.*, *Bombyx mori*, *Antherina suraka*, *Deborrea sp.*, *Hypsoides singularis* ; ce sont les espèces notamment utilisées par une ONG du Nord de Madagascar pour la fabrication de soie (SEPALI, 2023).

3.1.3.3.2. Installation

Il consiste d'un drap de 2 mètres² suspendu sur une corde, avec quatre lampes UV (*Fig. 10. G*). Les lampes sont d'éclairage LED à 40 diodes, à 395 – 405 nm de longueur d'onde, longueur optimale pour l'attraction de papillons de nuit (van Langevelde et al., 2011). Elles sont alimentées par quatre batteries de 12V.

Le drap est placé au sein du triangle, dans une espace dégagé pour améliorer la visibilité ; idéalement par temps chaud et éclairci. Les lumières sont activées de 18h à 21h pour cibler l'activité des papillons au crépuscule. Le relevé des espèces recherchées est fait toutes les demi-heures.

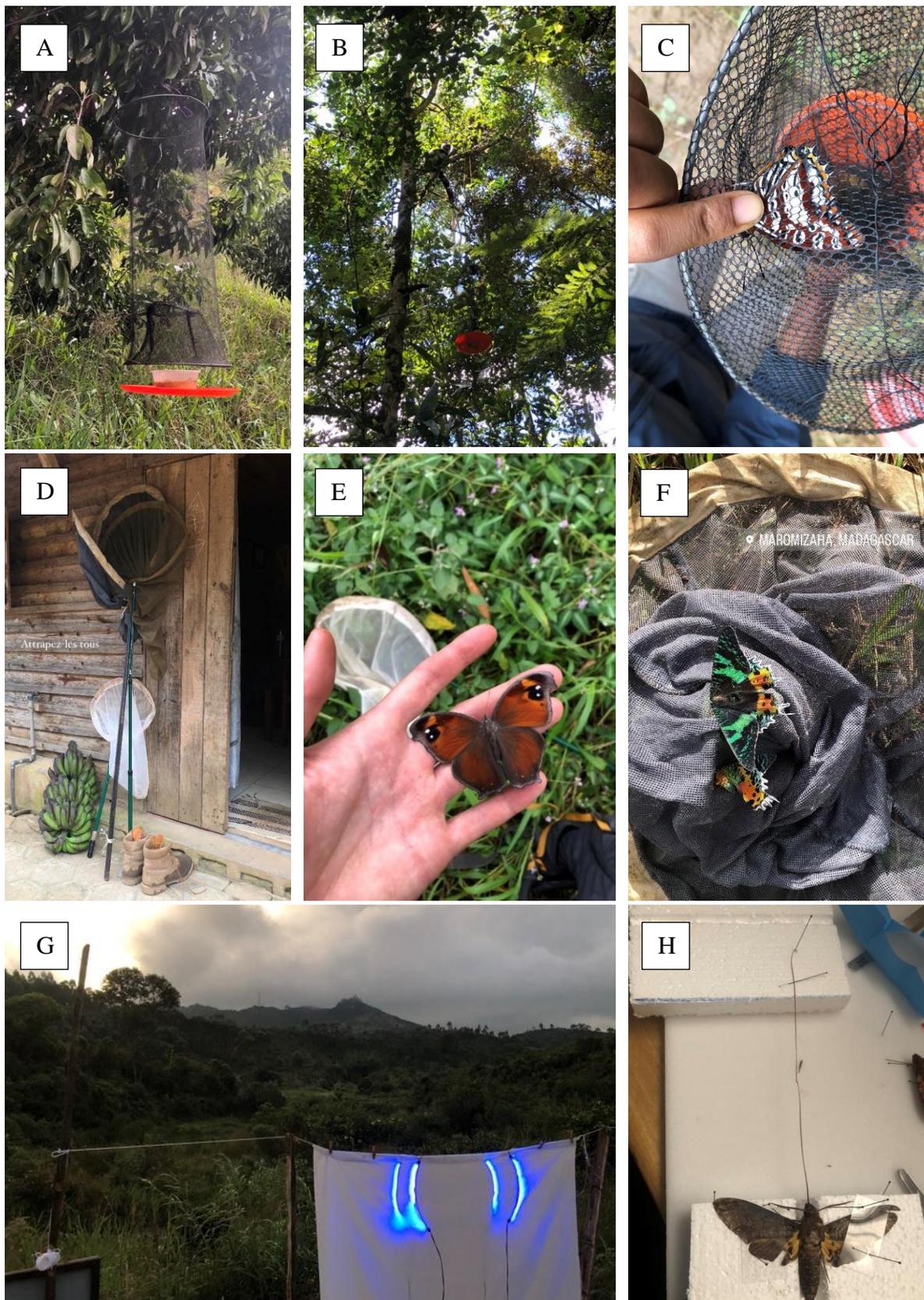


Figure 10. A) Piège à Charaxes. B) Piège à Charaxes en hauteur de canopée. C) *Charaxes andranadorus* pris dans un piège à Charaxes. D) Filets à papillons. E) *Melanitis leda* capturé au filet. F) Deux *Chrysidia rhipheus* capturés au filet. G) Drap lumineux placé dans l'agroforesterie de Maromizaha. H) *Coelonia solani* capturé via le drap lumineux.

3.2. Traitement des collectes

Les papillons sont tués en effectuant une pincement sur le thorax. Les plus gros spécimens sont euthanasiés au contact d'un coton imbibé d'acétate d'éthyle (C₄H₈O₂) à travers la toile.

Une fiche de récolte est complétée par piège, mentionnant les paramètres de capture, le nombre d'espèces et le nombre de spécimens. Les papillons sont préservés dans des papillotes en papier. Les papillotes sont enfin entreposées dans une boîte hermétique avec du gel de silice pour éviter toute moisissure avant l'identification.

Après les expéditions, chaque papillon est réhydraté pendant 24h, dans une boîte hermétique, surplombant de l'eau chaude et de l'alcool à 90° pour éviter toute moisissure. Ils sont ensuite épinglés, étalés (Fig. 11. A) avant d'être identifiés.

3.3. Identification et traits caractéristiques

Les papillons ont été premièrement identifiés selon le livre de référence utilisé à l'Université d'Ankatso : Collins, S., Congdon, C., n. d., *Checklist of the Butterflies of Madagascar*, African Butterfly Research Institute, Nairobi.

Ensuite, une révision des taxons et la classification complète ont été entreprises à l'aide de différentes clés : Bánki et al., (2024). *Catalogue of Life Checklist* (Version 2024-03-26) ; Beccaloni et al. (2024). *Global Lepidoptera Index* (1.1.24.106).

Après l'identification, les papillons ont été compilé dans un inventaire électronique et montés de trois étiquettes (Fig. 11. B) mentionnant : projet, code de collection, pays, province, région, localité, habitat, altitude, coordonnées, date, collecteur, code du spécimen, espèce et parrain. Les captures non identifiées, principalement de « bycatch¹⁹ », ont été classifiées en enveloppes.

Les papillons sont entreposés à l'Université d'Ankatso (Fig. 11. C) et à Zà Bibikely.



Figure 11. Traitement des captures. A) Etalage des spécimens. B) *Hypolimnas dexithea* étiqueté. C) Papillons mis en boîtes de collection à l'Université.

¹⁹ Le bycatch (ou capture accessoire) fait référence aux espèces qui sont capturés involontairement lors de la collecte ciblée. Les pièges à Charaxes ont capturé des papillons nocturnes qui ne seront pas exploités dans l'étude.

L'endémisme a également été inclus dans la description des espèces, à l'aide de Lees D. & Minet J., 2003. *Lepidoptera: Systematics and Diversity*. The Natural History of Madagascar 85(4), 813–814.

Les papillons ont été qualifiés par leur distribution en deux catégories, selon Lees et al., 2003 :

- **Forestière** : forêt (tous les types naturels, primaires ou légèrement dégradés), formations secondaires et lisières de forêt (y compris *savoka*²⁰, *tavy*, et autres types de forêts défrichées, généralement pour le riz de colline).
- **Généraliste** : Tout ce qui précède, incluant également marais, prairies, zones anthropiques (villages, bords de route), zones rocheuses (rochers, crêtes avec végétation rupicole), terres agricoles, plages.

La classification complète des papillons²¹ est disponible dans le référentiel en Annexe 1.

Enfin, pour déterminer les espèces avec le plus de potentiel et adaptées à l'élevage (ou au commerce), ont été compilés :

- le statut IUCN
- leur valeur monétaire moyenne (Wang et al., 2023)
- la capture
- l'avis de curateurs en exposition de papillons en liberté, avec des questions telles que :
 - « Comment se déroule l'approvisionnement ? »
 - « Avez-vous un regard sur la filière de production ? »
 - « Sur quels critères choisissez-vous les espèces ? »
 - « Quelles espèces sont les plus adaptées à l'exposition en liberté ? »

²⁰ Type de végétation secondaire qui pousse sur des terres défrichées après une période d'exploitation agricole. Le *savoka* est souvent constitué de jeunes arbres, d'arbustes et de plantes herbacées qui colonisent les terrains autrefois déforestés (Rasolobera et al., 2022).

²¹ Domaine, royaume, embranchement, classe, ordre, superfamille, famille, sous-famille, tribu, genre, espèce, sous-espèce si identifiée, parrain et année, endémisme et habitat.

3.4. Analyse des communautés

Les tests statistiques et la génération des graphiques ont été réalisés à l'aide du logiciel Rstudio version 4.4.0. Les packages utilisés sont référencés en Annexe 2. La biodiversité est décrite à trois niveaux : (i) description de la capture dans la région donnée (diversité γ) ; (ii) analyse des communautés par modalité (diversité α) ; et (iii) analyse multivariée entre les différentes modalités (diversité β) (Mendenhall et al., 2016).

(ii) L'analyse des communautés permet de quantifier la significativité de la richesse et la diversité des espèces. Elle met en évidence les variations de composition entre les sites et les types d'habitat et l'efficacité des méthodes de piégeage.

Les analyses inférentielles sont effectuées via l'analyse de la variance (ou test de comparaison des moyennes). Les conditions d'application, normalité et homoscédasticité, sont vérifiées via les tests paramétriques de Shapiro et Bartlett. S'ils sont valides, le test ANOVA est établi, ainsi que le test post-hoc de Tukey si le test est significatif. Dans le cas contraire, le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis est utilisé en remplacement, avec le test post-hoc de Dunn.

Les mesures considérées pour analyser les variations (non-)significatives entre modalités sont : l'**abondance** : nombre d'individus collectés ; la **richesse spécifique** : nombre d'espèces identifiées ; et l'**indice de Shannon** : mesure de la diversité des espèces dans une communauté, en tenant compte du nombre d'espèces et de leur abondance relative. Un indice élevé indique une plus grande diversité (Cincotta et al., 2021).

Des courbes d'accumulation par modalité sont aussi générées pour représenter le nombre cumulé d'espèce en fonction de l'effort d'échantillonnage fourni ; et intrinsèquement la couverture d'échantillonnage par unité.

La richesse observée dans un assemblage local dépend de l'ampleur de l'échantillonnage. Pour corriger ce biais, l'estimateur **Chao1** est utilisé (Deng et al., 2024). Chao1 prend en compte les espèces rares, capturées une ou deux fois. Beaucoup d'espèces rares suggère que d'autres espèces non capturées sont probablement présentes. Une valeur élevée de Chao1 par rapport à la richesse spécifique indique qu'il y a potentiellement un nombre significatif d'espèces non échantillonnées et que l'échantillonnage peut être insuffisant pour appréhender la diversité.

(iii) Le degré de variation entre les différentes modalités est évalué à l'aide de l'analyse en coordonnées principales (PCoA). La **PCoA** permet de visualiser les (dis)similarités dans l'échantillonnage en projetant celles-ci dans un nouveau système de coordonnées, avec des axes principaux qui reflètent les relations entre les données. Le test PERMANOVA a été appliqué pour vérifier la significativité des modalités.

Enfin, une analyse des traits de vie des populations a été effectuée pour évaluer le taux d'endémisme et leur distribution (espèce forestière ou généraliste) en fonction des sites, via le G-test. Le G-test est un test statistique utilisé pour déterminer si les proportions des catégories dans deux variables diffèrent significativement. Il est similaire au test du chi carré mais plus adapté aux faibles fréquences (StatsTest.com, n.d.).

4. RÉSULTATS

4.1. Diversité γ : description de la capture

Les données récoltées par site et par méthode de piégeage sont disponibles en Annexes 3 et 4. L'échantillonnage des pièges à Charaxes et du filet à papillons a permis de capturer 891 spécimens. Il comprend 55 unités taxonomiques : 50 identifications jusqu'à l'espèce (418 specimens), une morpho-espèce (Tribu des *Satyrini*), deux regroupements de famille (Hesperiidae et Lycaenidae) et la dernière catégorie, les papillons nocturnes non identifiés.

Lors de la capture aux pièges à Charaxes, les pièges restaient installés de jour comme de nuit. Cette méthode induit beaucoup de « by-catch²² », notamment des papillons nocturnes. Cependant, au vue de la complexité de leur identification, même au rang de familles (Lopez-Vaamonde et al., 2019), et de l'objectif de l'étude, ils seront exclus du jeu de données, sauf quelques papillons remarquables identifiés à l'espèce²³.

Les familles d'Hesperiidae et Lycaenidae (Fig. 12) n'ont pas été identifiées à un rang taxonomique plus précis. Ces papillons sont également plus discrets et subissent le biais de l'observateur, qui sera ultérieurement défini.

Les espèces identifiées appartiennent aux Nymphalidae (57,1%), Pieridae (23%) et Papilionidae (8%) (Fig. 12). Les genres les plus abondants (Fig. 13) sont *Eurema* (Pieridae), *Acraea* (Nymphalidae) et *Papilio* (Papilionidae). Quelques hétérocères (Sphingidae, Uraniidae et Erebiidae), avec un comportement diurne ou potentiellement cathéméral sont inclus.

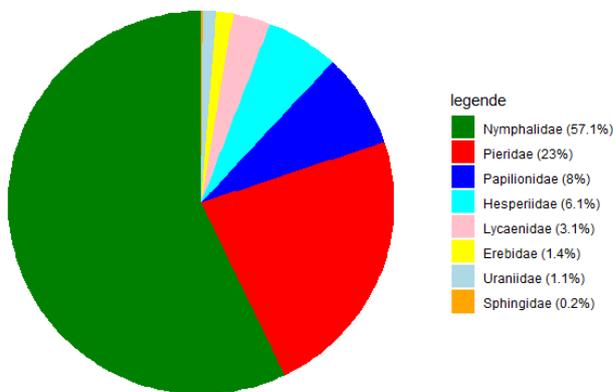


Figure 13. Graphique circulaire de l'abondance des familles ; légendées par couleur et par abondance relative (%).

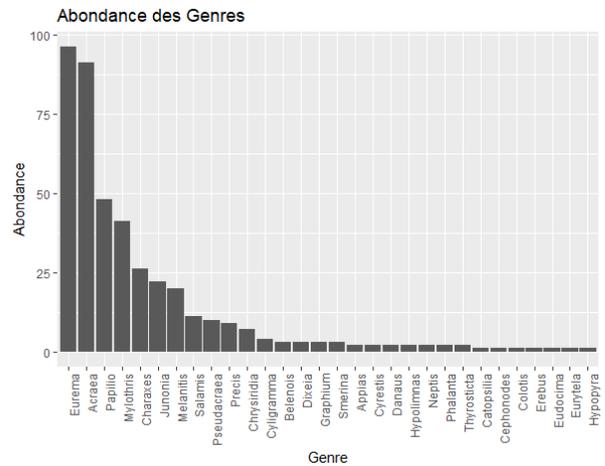


Figure 12. Diagramme d'abondance des genres (incl. uniquement l'identification à l'espèce des captures au filet et au pièges à Charaxes).

Les genres *Heteropsis* et *Strabena* de la tribu *Satyrini* (Nymphalidae) ont chacun connu d'importantes radiations adaptatives (1.2.3.). Ils sont en reclassification constante et leur spécialisation dans les niches écologiques ne sera pas correctement représentée sans une identification plus fine. Les inclure biaiserait l'analyse, ils sont exclus des analyses statistiques.

²² D'autres ordres (Diptera, Neuroptera, Hymenoptera, Coleoptera) ont été relâchés/collectés pour l'insectarium.

²³ *Erebus spp* et *Hypopyra spp*.

4.1.1. Description de la capture par site et type d'habitat

Tableau 2. Abondance et richesse spécifique par site et type d'habitat.

Modalité	Abondance	Richesse spécifique
Aire protégée	165	41
Analamazaotra	107	33
Maromizaha_FP	58	22
Zone anthropisée	253	33
Mantadia	182	20
Maromizaha_AF	71	24
Total général	418	50

Il y a plus d'abondance en zone anthropisée et plus d'espèces en aire protégée (Tableau 2).

Sur l'histogramme de la distribution des espèces (Fig. 15), les zones anthropisées (orange et jaune) sont majoritairement représentées, mais uniquement via quelques espèces-clés (principalement des genres *Acraea* (Nymphalidae), *Eurema* et *Mylothris* (Pieridae)). Les aires protégées (en nuances de vert) couvrent une plus grande diversité d'espèces, répartie à plus faibles fréquences.

En relativisant cette distribution par espèce (Fig 16), leur proportion entre les sites est explicites. Les espèces se retrouvent souvent dans les mêmes types d'habitat (Fig. 15 : lorsque les mêmes nuances de vert ou d'orange et de jaune figurent sur la même colonne).

Il y a davantage d'espèces uniquement retrouvées en aires protégées (Fig. 14) : vingt-quatre espèces, contre seize espèces en zones anthropisées. Pour les espèces communes aux deux habitats, un seuil de 50% permet de déterminer leur dépendance à la modalité (Mendenhall et al., 2016).

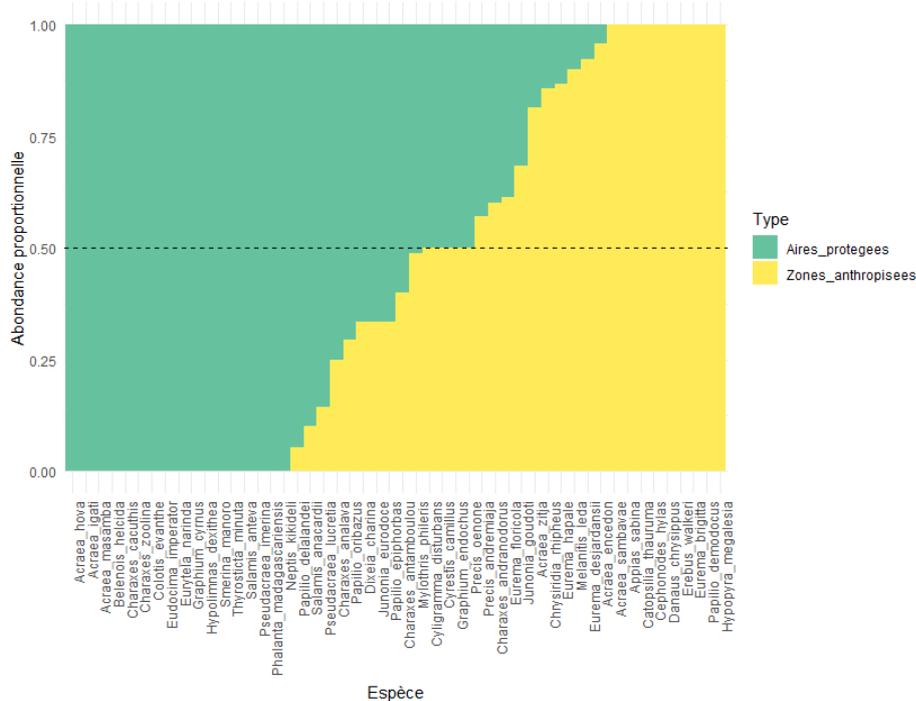


Figure 14. Distribution de la dépendance proportionnelle par type d'habitat. Un seuil est mis à 50%.

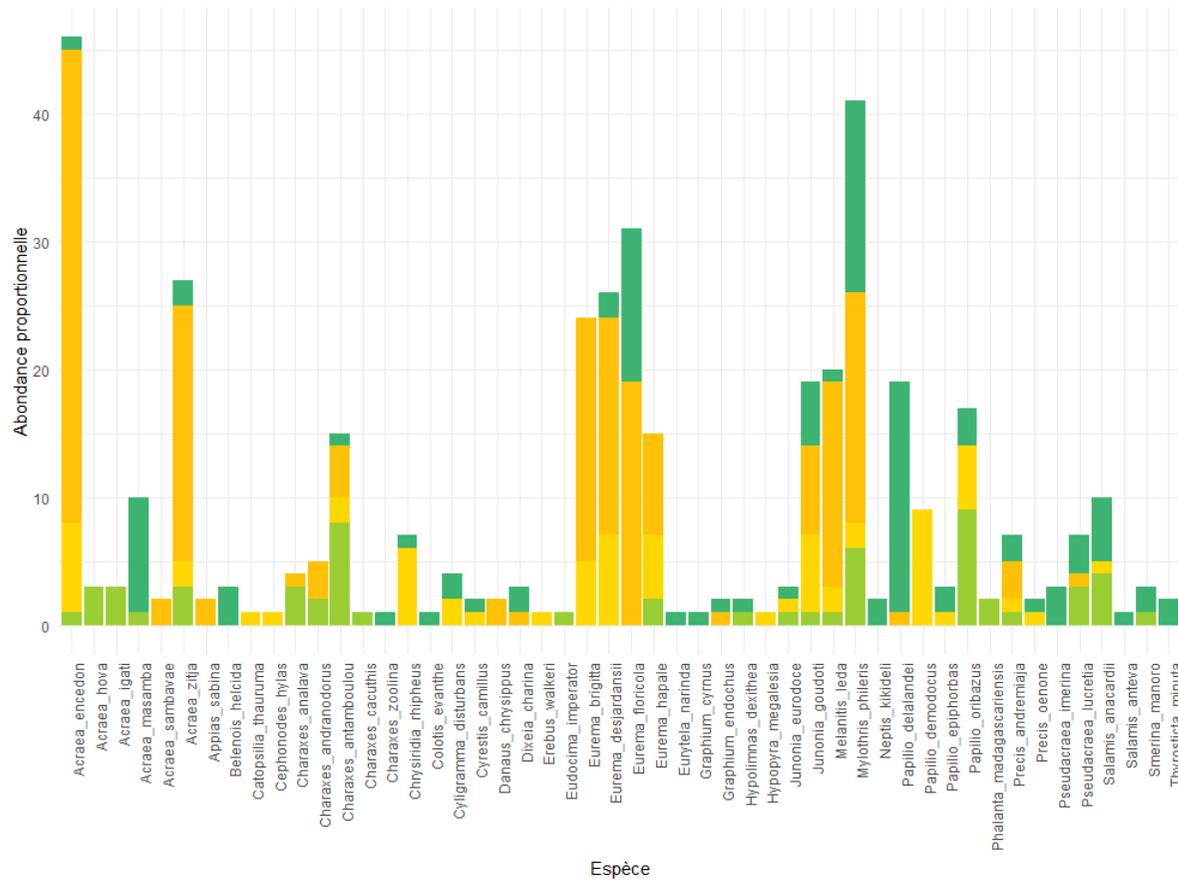


Figure 16. Histogramme de la distribution des espèces. La légende des couleurs des sites est à droite (les nuances de vert correspondent aux aires protégées, les nuances de jaune-orange aux zones anthropisées).

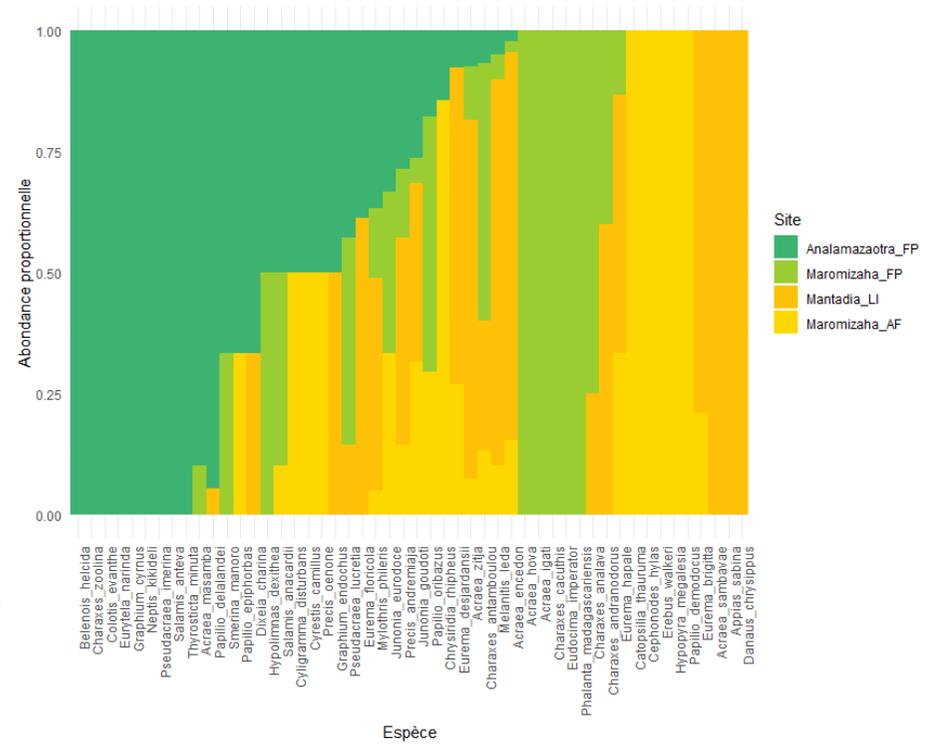
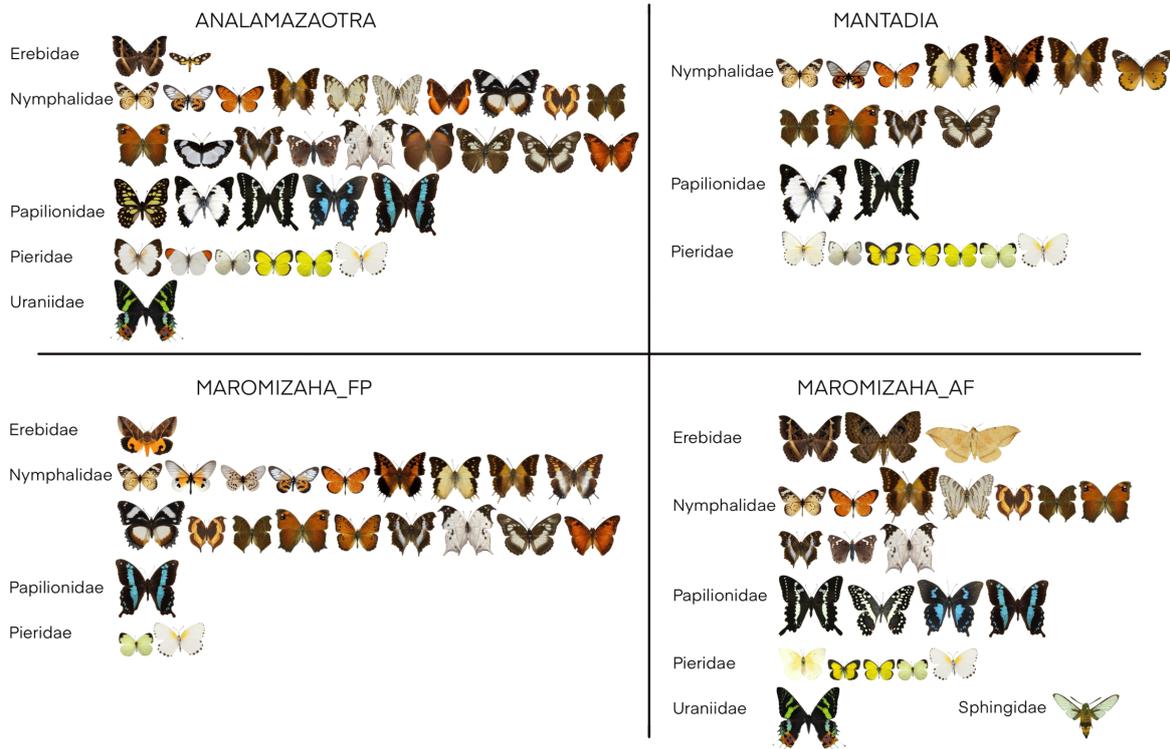


Figure 15. Distribution de la dépendance proportionnelle par site. La légende est à droite.

Tableau 3. Représentation des espèces par famille et par site. La colonne de gauche correspond aux aires protégées et la colonne de droite aux zones anthropisées. Les sources des images sont disponibles en Annexe 5. L’affichage imite la représentation à l’ échelle. Le tableau a été illustré grâce à l’application graphique Procreate.



Quant au nombre d’espèces par famille, les Nymphalidae sont les plus rencontrés à travers les sites (*Tableau 3*). Il y a davantage de Pieridae en zones anthropisées (colonne de droite). Les Papilionidae, ainsi que la diversité de familles, sont retrouvés abondamment dans la forêt protégée d’Analamazaotra et dans l’agroforesterie de Maromizaha²⁴.

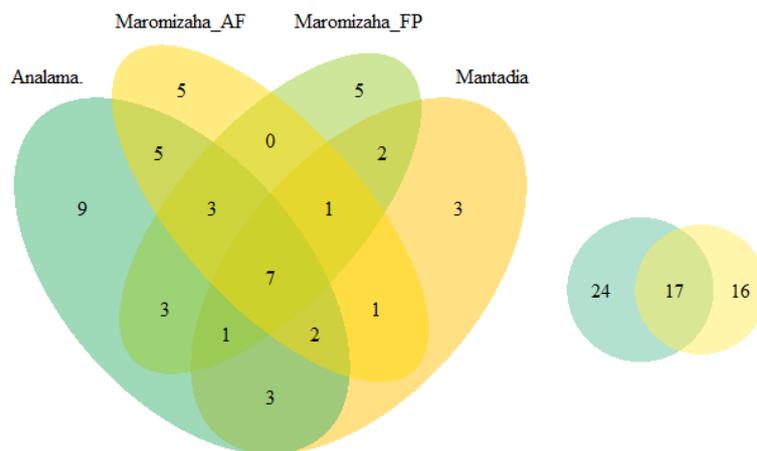


Figure 17. Diagrammes de Venn de l’occurrence des espèces par site (gauche) et par type d’habitat (droite). Les nuances vertes correspondent aux aires protégées et les nuances orange et jaune aux zones anthropisées.

Dix-sept espèces ont été rencontrées entre les deux modalités d’habitat (*Fig. 17*). Le site de Maromizaha présente onze espèces communes entre la forêt protégée et l’agroforesterie.

²⁴ Ce sont des tendances d’observation qui ne sont pas basées sur des tests statistiques.

4.1.2. Description de la capture par méthode de piégeage

Tableau 4. Représentation des espèces par famille et par méthode de piégeage.

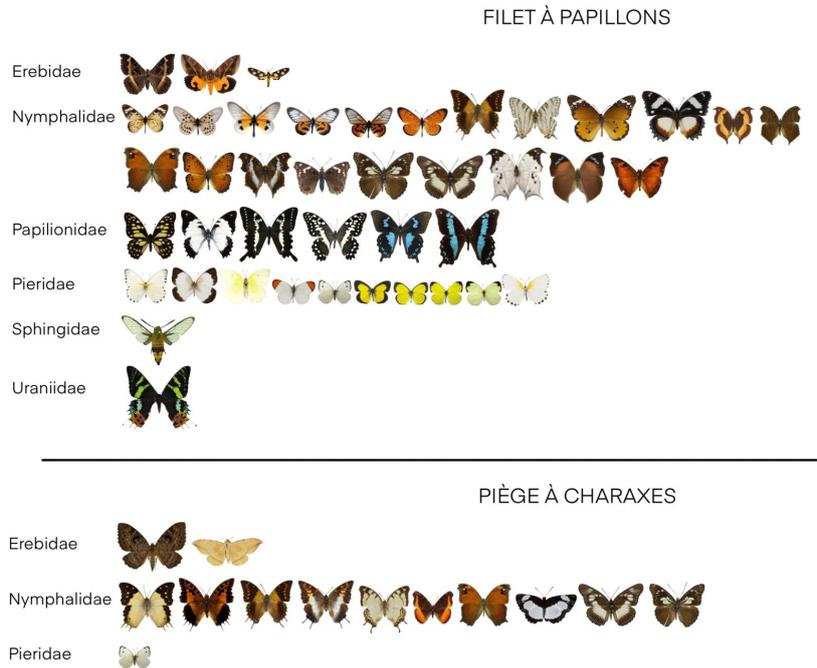


Figure 18. Diagramme de Venn des espèces capturées par méthodes de piégeage. En bleu : le filet à papillons, en rouge, les pièges à Charaxes ; au centre, les espèces communes.

Les pièges à Charaxes ont permis de capturer des Nymphalidæ des genres *Charaxes* (5 espèces, 20 individus), *Eurytela* (1 sp., 1 ind.), *Melanitis* (1 sp., 4 ind.), *Neptis* (1 sp., 2 ind.) et *Pseudacraea* (2 sp., 4 ind.). Également, un Pieridæ du genre *Dixeia* et deux espèces d'Erebidæ (des genres *Erebus* et *Hypopyra*) ont été piégés (Tableau 4).

Charaxes antamboulou, *Melanitis Leda*, *Pseudacraea imerina* et *P. lucretia* (Nymphalidæ) et *Dixeia charina* (Pieridæ) ont été capturés au filet à papillons et au piège à Charaxes (Fig. 18).

4.1.3. Capture du drap lumineux

Le drap lumineux n'a pas permis d'observer des papillons séricigènes. En effet, avec trois répétitions sur les quatre sites et différents essais d'environnement, aucune des familles visées n'a été aperçue. Certains papillons ont tout de même été capturés pour rejoindre les collections de l'Insectarium (Fig. 19) :

Erebidæ : deux espèces, six spécimens, du genre *Hypopyra*, également capturés au piège à Charaxes.

Sphingidæ : quatre espèces, huit spécimens. Diverses espèces ont été observées en fonction du site d'étude. C'est notamment le cas du *Coelonia solani* et son proboscis de 19 cm (Fig. 10. H).

Saturniidæ : une espèce, un spécimen : *Bunaea aslauga*.

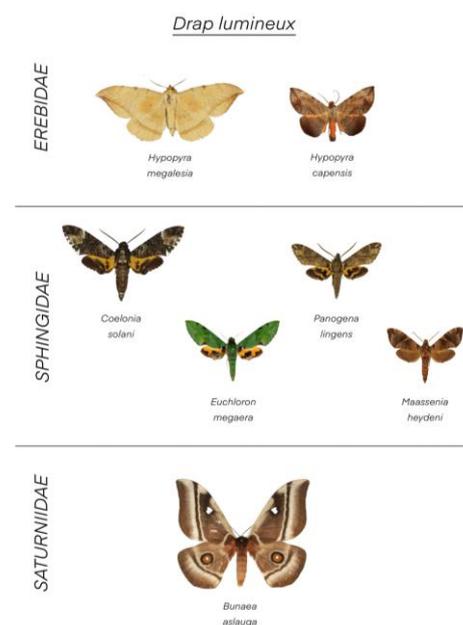


Figure 19. Représentation des espèces capturées via le drap lumineux.

L'analyse des communautés n'inclura pas les spécimens capturés au drap lumineux. Comme mentionné, la suite des analyses statistiques (4.2. et 4.3.) ne concerne que les individus identifiés à l'espèce des captures au filet à papillons et aux pièges à Charaxes, ce qui représente 418 spécimens.

L'ensemble de la capture via les trois méthodes peut tout de même être observé sur la roue évolutive suivante (Fig. 20).

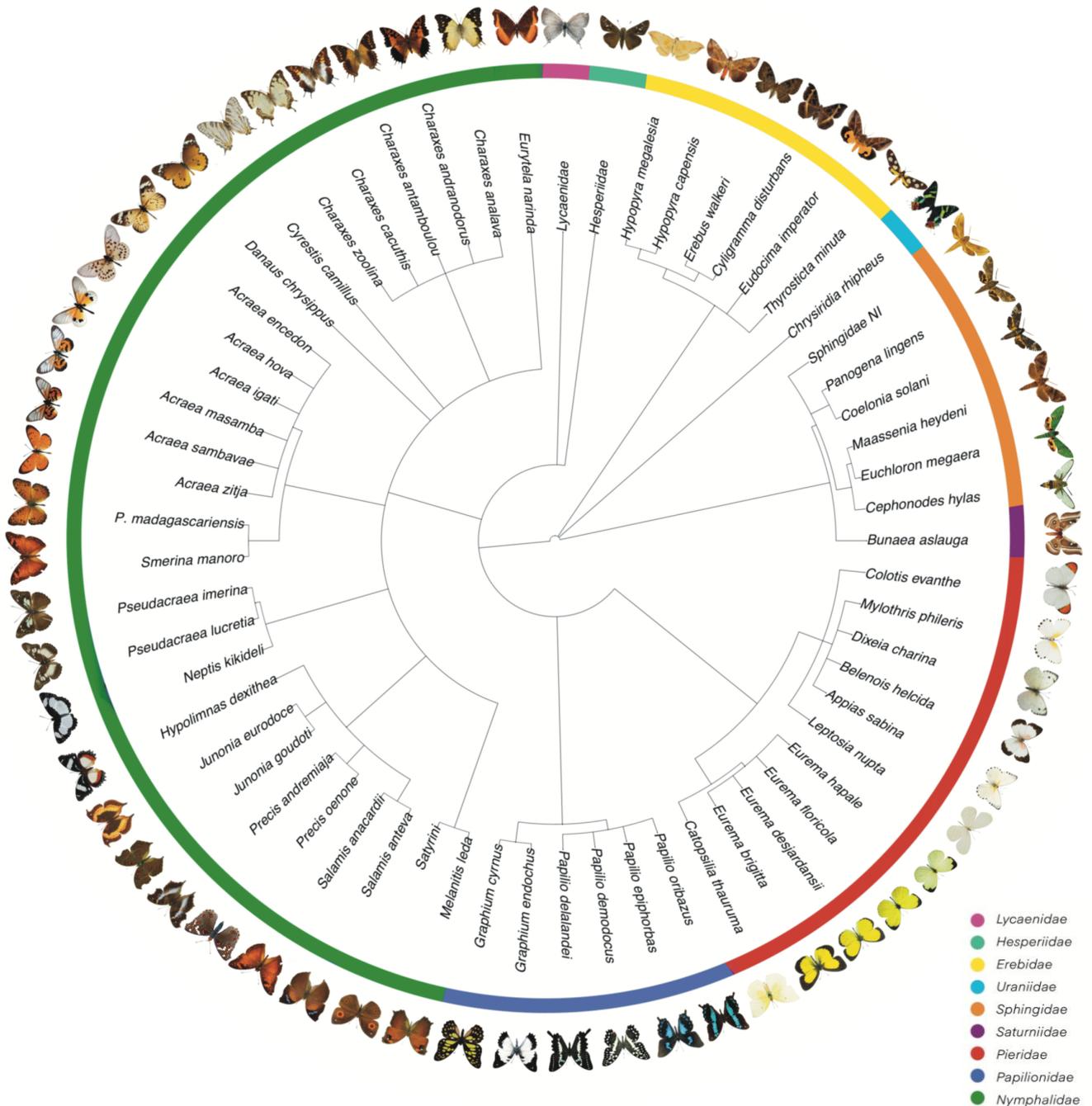


Figure 20. Roue évolutive de l'ensemble de la capture (incl. Les espèces identifiées et capturées au filet à papillons et aux pièges à Charaxes, la morpho-espèce des *Satyrini*, les familles Hesperidae et Lycaenidae et les captures du drap lumineux). La représentation graphique n'est pas à l'échelle. La classification s'étend de l'ordre aux plus petits taxons identifiés (espèce, tribu ou famille). Les familles correspondent aux couleurs de la légende (droite). Le graphique a été généré à partir de la fonction `taxtotree` du package (`jgmv/comecol`) et illustré grâce à l'application graphique Procreate.

4.1.4. Diversité α : Analyse des communautés

Vingt-quatre pièges à Charaxes ont été fructueux sur les soixante installés, ce qui réduit le nombre d'unités expérimentales à vingt-huit UE ($24 \text{ UE}_{\text{Piège à Charaxes}} + 4 \text{ UE}_{\text{filet}}$), comme en témoigne la courbe d'accumulation (*Fig. 21*).

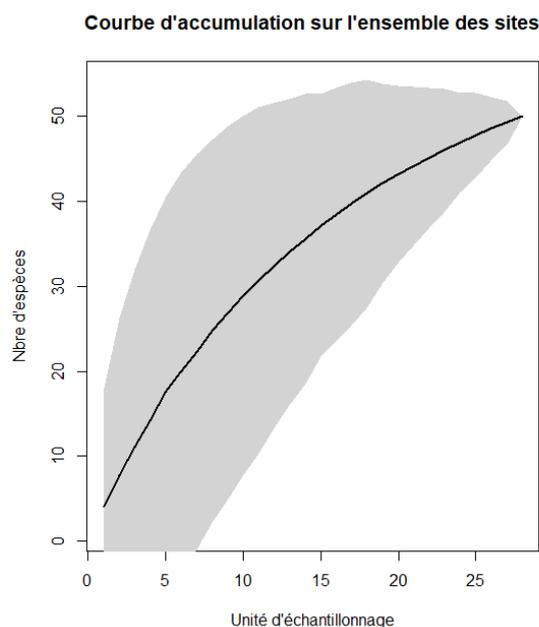


Figure 21. Courbe d'accumulation du nombre d'espèces par unité expérimentale ; l'équivalent de l'ensemble de l'effort d'échantillonnage.

4.1.5. Caractérisation des communautés par site et par type d'habitat

Les conditions d'application de l'ANOVA ne sont pas respectées pour les différentes modalités. Le test de Kruskal-Wallis est privilégié pour évaluer la significativité de l'abondance, de la richesse spécifique et de l'indice de Shannon entre les quatre sites et les deux types d'habitat.

Cependant, aucune des analyses n'a révélé de résultats significatifs. Cela s'explique par le déséquilibre marqué entre les unités expérimentales associées au filet et celles des pièges à Charaxes, le premier ayant capturé un nombre nettement supérieur de papillons.

Cette disparité conduit à une grande variabilité au sein de l'analyse, les données liées au filet sont considérées par les tests statistiques comme aberrantes. Les boxplots ci-joints (*Fig. 22*) reflètent cette hétérogénéité, avec l'importante dispersion des valeurs autour de la moyenne.

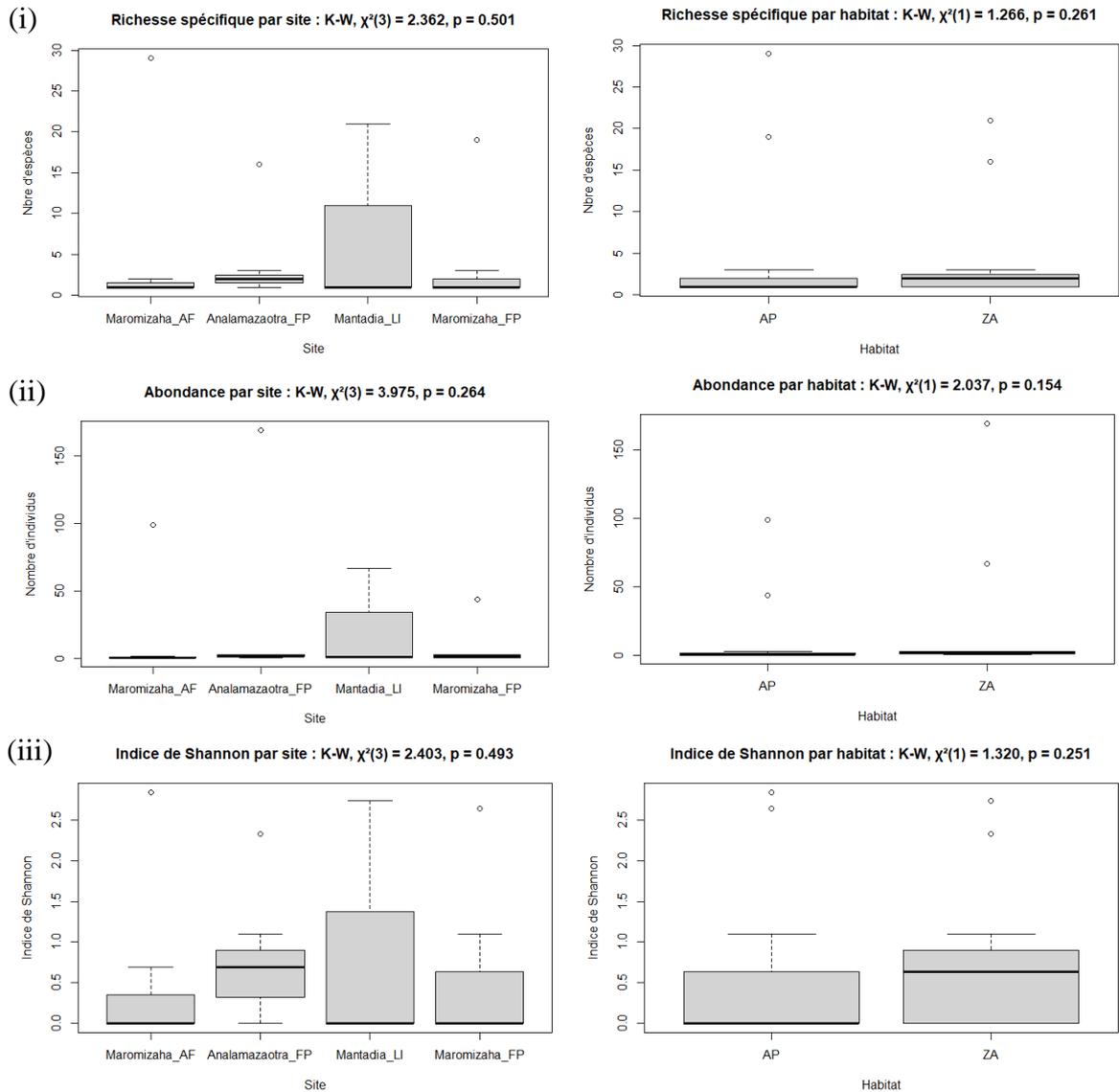


Figure 22. Boxplots de (i) la richeur spécifique, (ii) l'abondance et (iii) l'indice de Shannon par site (colonne de gauche) et par type d'habitat (colonne de droite). Les tests statistiques et les p-valeur sont mentionnés dans les titres respectifs.

Des courbes d'accumulation des espèces ont également été générées pour évaluer si l'échantillonnage appréhende suffisamment la diversité complète des communautés. Ces courbes offrent une visualisation de la relation entre l'effort d'échantillonnage et la richeur spécifique. Cependant, leur allure est très dispersée à cause de la variabilité entre les unités expérimentales ; et donc peu représentatives (Annexe 6)

4.1.6. Caractérisation des communautés par méthode de piégeage

Les conditions d'application de l'ANOVA ne sont pas respectées. Le test de Kruskal-Wallis est privilégié pour évaluer la significativité de l'abondance, de la richesse spécifique et de l'indice de Shannon entre les deux méthodes de piégeage.

Les caractérisations des méthodes de piégeage sont hautement significatives ($p \leq 0,005$). Le filet à papillons a capturé plus d'espèces, plus de spécimens et indique une plus grande diversité que les pièges à Charaxes (Fig. 23). Le test post-hoc de Dunn n'est pas nécessaire vu qu'il n'y a que deux modalités.

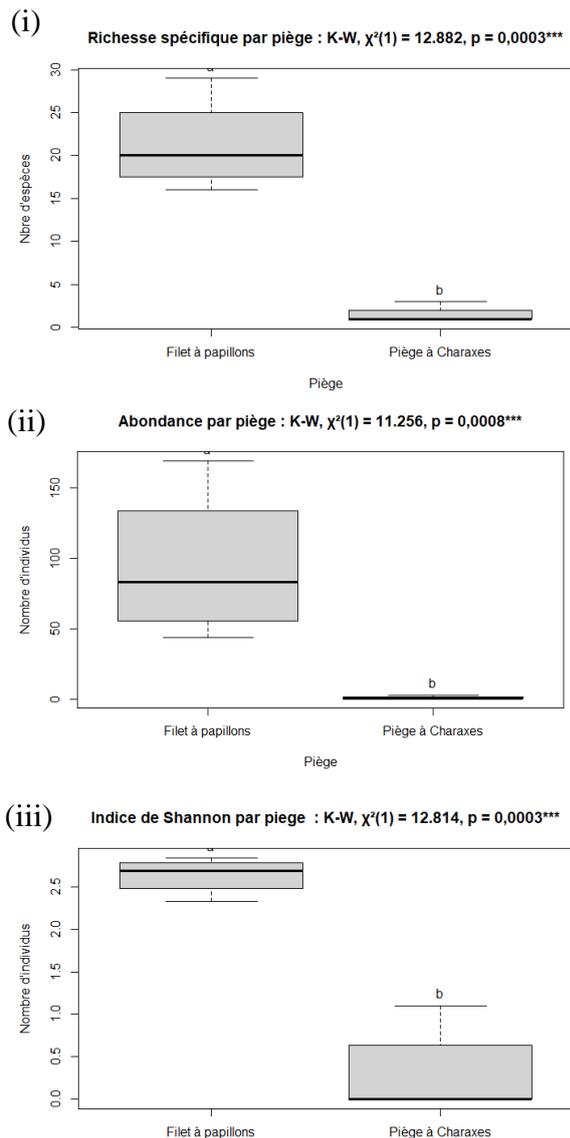


Figure 24. Boxplots de (i) la richesse spécifique, (ii) de l'abondance et (iii) de l'indice de Shannon par méthode.

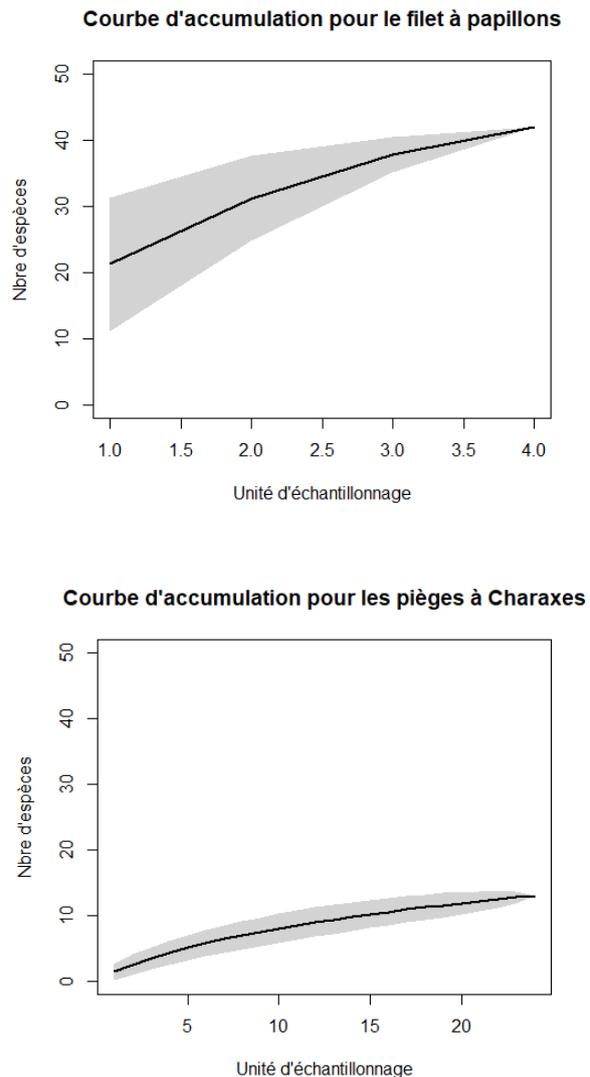


Figure 23. Courbes d'accumulation par méthode : filet à papillon (haut) et pièges à Charaxes (bas).

Les courbes d'accumulation par type de pièges tendent relativement vers l'asymptote, témoignant de la couverture de l'échantillonnage (Fig. 24).

4.1.7. Estimations de Chao1

Au lieu de représenter la biodiversité réelle, Chao1 fournit une estimation du nombre d'espèces non observées ou manquantes (*Tableau 5*), en se basant sur la fréquence des espèces capturées.

L'absence d'inertie dans l'échantillonnage implique que Chao1 réagit rapidement aux variations dans les données. Le piège à Charaxes a capturé peu d'espèces et souvent un seul individu par espèce, qui sont donc considérées comme rares ; et qui augmente l'estimateur.

Tableau 5. Estimateur de Chao1 pour les différentes modalités.

Modalité	Richesse spécifique	Chao1	% d'espèces non capt.
Maromizaha_AF	24	33,167 ± 7,372	27,639
Analamazaotra	33	42,1 ± 6,481	21,615
Mantadia	20	22,5 ± 3,151	11,111
Maromizaha_FP	22	33,25 ± 9,533	33,835
Aire protégée	41	44,92 ± 3,336	8,727
Zone anthropisée	33	46 ± 9,626	28,261
Filet à papillons	42	43,75 ± 2,008	4
Piège à Charaxes	13	23,5 ± 10,484	44,681
Ensemble de la capt.	50	55 ± 4,132	16,413

4.2. Diversité β : Comparaison des modalités par une approche multivariée

Les axes de dimension un, deux et trois représentent respectivement 24,06%, 14,05% et 10,69% de la variance totale. Ensemble, ils expliquent 50 % de la variance. Les différentes PCoA et les ellipses construites sont disponibles en Annexe 7.

Pour les sites (*Fig. 25. A*) et les types d'habitat (*Fig. 25. B*), la représentation de la variance est corrélée au nombre d'unités expérimentales exploitées. La part de variance expliquée, représentée par la taille de l'ellipse, est donc liée au succès des pièges à Charaxes (*Tableau 6*). Les répétitions plus nombreuses couvrent une meilleure représentation de la variance. Enfin, la dispersion des points est plus vaste lorsque les unités expérimentales contiennent plus de spécimens (abondance/UE).

Les méthodes de piégeage (*Fig. 25. C*) ont des représentations de la variabilité très distinctes. Elles permettent d'atteindre des communautés différentes et sont complémentaires.

Tableau 6. Succès des pièges à Charaxes selon les sites et les types d'habitat : en fonction de l'abondance de spécimens capturés, la richesse spécifique, le nombre d'unité expérimentale (i. e. le nombre de pièges fructueux) et le ratio abondance/UE

Modalités	Abondance	Richesse spécifique	Nombre UE	Abondance/UE
Maromizaha_AF	4	3	3	1,33
Analamazaotra	8	7	7	1,14
Mantadia	13	5	6	2,17
Maromizaha_FP	14	5	8	1,75
Aire protégée	22	10	15	1,47
Zone anthropisée	17	7	9	1,89

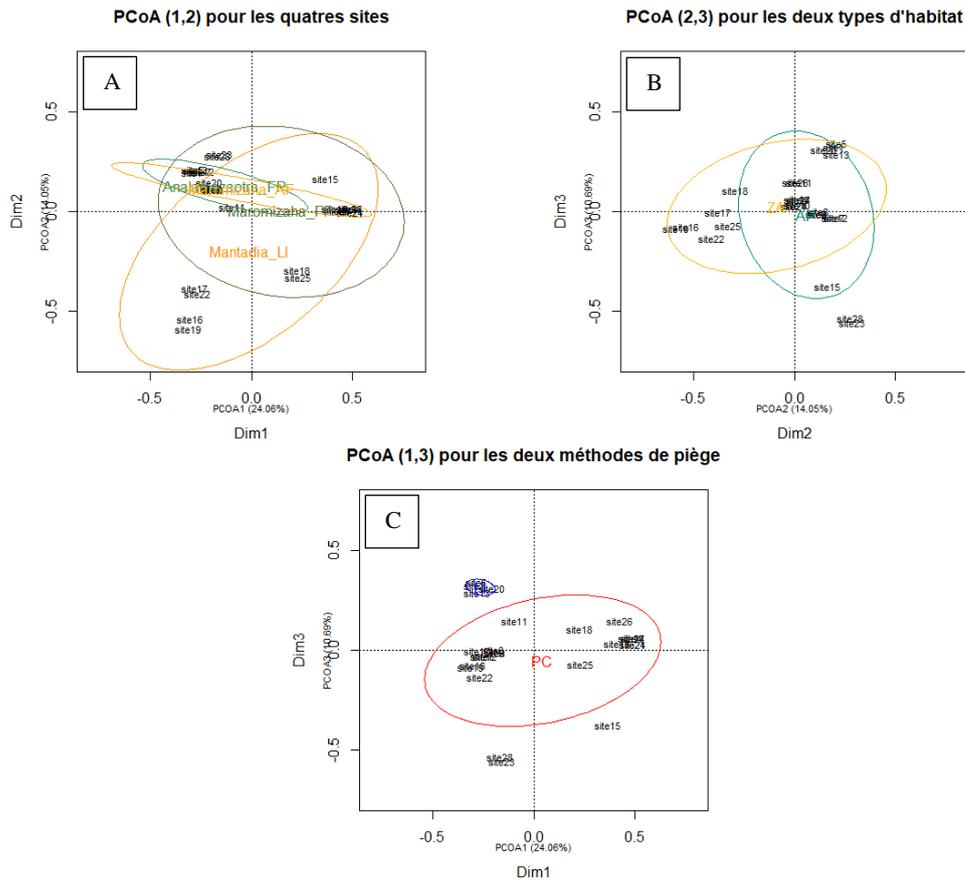


Figure 25. Analyses en composantes principales. A) PcoA (1,2) et ellipses des quatre sites, B) PcoA (2,3) et ellipses de deux types d'habitat et C) PcoA (1,3) et ellipses des deux méthodes de piège.

Le test PERMANOVA permet de vérifier si les modalités sont (non-)significatives dans la matrice des distance (*Tableau 7*) :

$$MD = \text{Site} + \text{Type d'habitat} + \text{Méthode de piégeage}^{***}$$

Tableau 7. PERMANOVA des modalités pour l'interprétation des PCoA.

Modalité	Ddl	Statistique F	p-valeur
Site	1	1069	0.056 -> presque significatif
Type d'habitat	1	3.42	0.358 -> pas significatif
Méthode de piégeage	3	1.474	0.001*** -> hautement significatif

Enfin, la fonction pairwise.adonis vérifie s'il y a une significativité dans les modalités avec plus de deux modalités. Elle a été conduite pour les différents sites (*Tableau 8*). Suite à l'ajustement des p-valeur, aucune relation n'est significative.

Tableau 8. Significativité des sites deux à deux.

Pairs	Ddl	R ²	p-valeur	p-ajustée
Maromizaha_AF vs Analamazaotra	1	0.083	0.586	1
Maromizaha_AF vs Mantadia	1	0.136	0.256	1
Maromizaha_AF vs Maromizaha_FP	1	0.095	0.281	1
Analamazaotra vs Mantadia	1	0.133	0.030	0.180
Analamazaotra vs Maromizaha_FP	1	0.112	0.037	0.185
Mantadia vs Maromizaha_FP	1	0.084	0.263	1

4.3. G-test : Analyse des traits de vie

Le taux d'endémisme (cosmopolite ou endémique à Madagascar) et la distribution (espèce généraliste ou forestière) ont été évalué par site et par type d'habitat. Les différences entre les aires protégées et zones anthropisées sont significativement différentes (*Fig. 26*), comme le confirme le G-test (*Tableau 9*).

Tableau 9. G-test par modalité.

Modalité	Ddl	Statistique G	p-valeur
Site	3	68.985	$7.041e^{-15}$ *** -> hautement significatif
Type d'habitat	1	67.844	$2.2e^{-16}$ *** -> hautement significatif

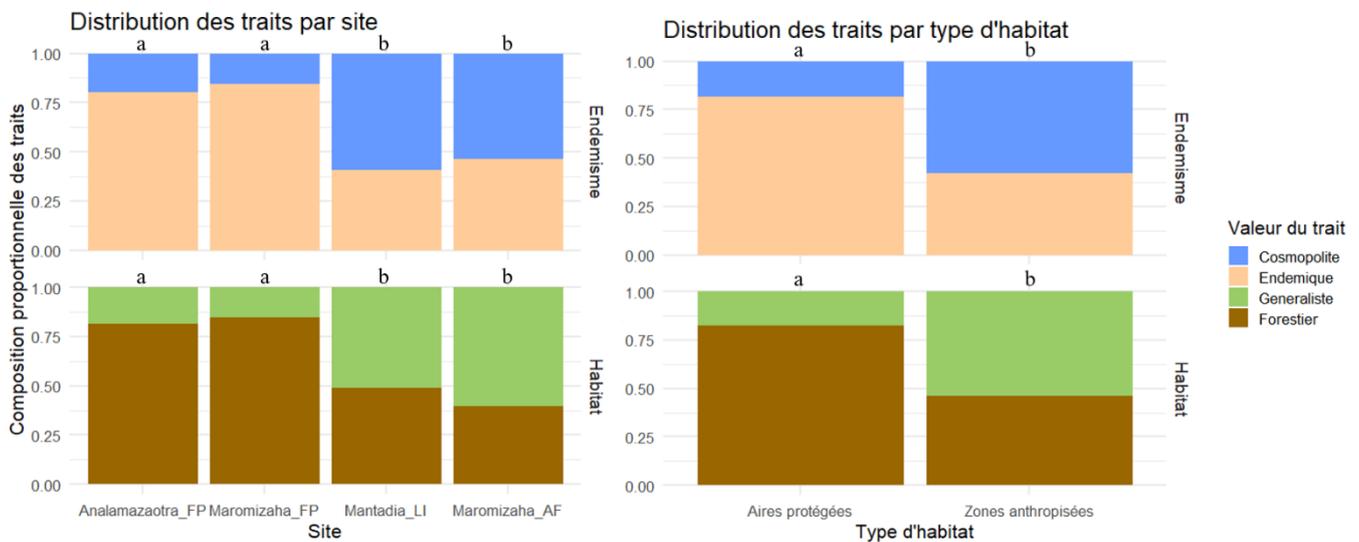


Figure 26. Distribution des traits de vie par site (gauche) et par type d'habitat (droite). Les valeurs des traits de vie sont représentés proportionnellement en fonction de la modalité. Le regroupement par type d'habitat (Analamazaotra et Maromizaha_FP pour représenter les aires protégées ; Mantadia et Maromizaha_AF pour représenter les zones anthropisées) est confirmé par le G-test qui les distingue en deux groupes (a et b).

4.4. Récapitulatif des espèces éligibles à l'élevage

Quatre curateurs en exposition de papillons en liberté ont été contacté : *Le Musée d'Histoire naturelle de Tournai*, *La Grange aux Papillons* (Virelles), *Papillons en liberté* (Hexapoda-ULiège), *Les Jardins des Papillons* (Hunawihir, France).

L'approvisionnement en chrysalides se fait via des grossistes. Les principaux sont Stratford Butterfly Farm (Royaume-Uni), Vlinderparadijs (Pays-Bas) et l'International Association of Butterfly Exhibitors and Suppliers (I.A.B.E.S). Ces grossistes font l'intermédiaire entre les producteurs dans les tropiques et les expositions en occident.

Les spécimens sont proposés dans des catalogues, en fonction des disponibilités et de la saison. Malgré que les curateurs n'ont pas de regard direct sur les filières de production, l'import serait respectable. Voici les espèces éligibles à l'élevage, défendue en discussion.

Les espèces éligibles à l'élevage sont :

Espèce	Valeur non étalé ²⁵	Valeur étalé	IUCN	Endémisme	Distribution	Capturé
<i>Acraea dammii</i>	10,75			endémique	generaliste	
<i>Acraea igati</i>	6			cosmopolite	generaliste	Maromizaha_FP
<i>Graphium cyrnus</i>	6,6	38,28		endémique	forestier	Analamazaotra
<i>Graphium endochus</i>	7,24			endémique	forestier	Analamazaotra
<i>Graphium evombar</i>	3			endémique	forestier	Mantadia
<i>Hypolimnas anthedon</i>	4,59		Least Concern	cosmopolite	generaliste	
<i>Hypolimnas bolina</i>	6,85			cosmopolite	generaliste	
<i>Hypolimnas deceptor</i>	8,61		Least Concern	cosmopolite	generaliste	
<i>Hypolimnas dexithea</i>	9,14	38		endémique	forestier	Analamazaotra
<i>Hypolimnas misippus</i>	6,01			cosmopolite	forestier	Maromizaha_FP
<i>Papilio dardanus</i>	27,28	41,04		cosmopolite	generaliste	
<i>Papilio demodocus</i>	25,66	11		cosmopolite	generaliste	Maromizaha_AF
<i>Papilio epiphorbas</i>	17,48			endémique	generaliste	Analamazaotra
<i>Papilio erithonioides</i>	44,33			endémique	forestier	Maromizaha_AF
<i>Papilio mangoura</i>	24,04	18,37	Vulnerable	endémique	forestier	
<i>Papilio morondavana</i>	171		Vulnerable	endémique	forestier	
<i>Papilio oribazus</i>	16,25	31,95		endémique	forestier	Analamazaotra
						Maromizaha_FP
						Maromizaha_AF

²⁵ En dollars.

5. DISCUSSION

Cette étude a examiné les communautés de papillons dans quatre sites de la forêt de l'Est de Madagascar, exposés à différentes pressions anthropiques. Une capture au drap lumineux a permis d'observer quelques espèces remarquables, différentes des familles anticipées (5.1.). L'effort d'échantillonnage via deux méthodes de piégeage -le filet à papillons et les pièges à Charaxes- (5.2.) a abouti à la capture de 891 papillons, dont 418 identifiés au niveau taxonomique le plus précis, représentant cinquante espèces. Malgré les tendances observées dans la description des captures, les tests statistiques n'ont pas permis de distinguer de manière significative les communautés de papillons entre les sites et types d'habitat (5.3.). L'observation des papillons dans leur habitat et la corrélation avec leurs traits de vie (endémisme et distribution) permet de formuler quelques hypothèses sur leur résilience aux changements environnementaux (5.4.). Enfin, la valorisation des papillons tropicaux à travers le commerce et l'élevage pourrait représenter leur meilleure chance de conservation (5.5.).

5.1. Interprétation des observations du drap lumineux

L'échantillonnage visait initialement à étudier des papillons séricigènes ; aucun n'a été observé et d'autres espèces ont été capturées pour les collections de l'Insectarium. Quinze spécimens de trois familles et sept espèces différentes ont été identifiés. Les sites prospectés ont subi de grandes influences qui semblent avoir affecté l'efficacité de la collecte.

Les collecteurs consultés suggèrent que les cycles d'émergence des Saturniidae (*Argema mittrei* et *Antherina suraka*) étaient déjà terminés. Le mois d'avril correspond au début de l'hiver, les cocons seraient en dormance. A cette période, des pluies, parfois fortes, apparaissent en fin de journée, compromettant l'échantillonnage qui est idéal par temps sec et relativement chaud (Intachat et al., 2001).

Les terrains prospectés seraient également trop dégradés ou le dispositif lumineux ne serait pas assez visible au-delà des clairières. La proximité de la civilisation (villages, lodges et voies routières) entraînerait de la pollution lumineuse qui rendrait le dispositif d'étude obsolète (van Langevelde et al., 2011). Un *Argema mittrei* a d'ailleurs été aperçu dans un hôtel de la région.

En complément d'information, les Sphingidae ont des relations évolutives très élaborées avec les fleurs qu'ils pollinisent (Farminhão et al., 2024). Leur présence dans l'environnement pourrait être un bon indicateur, en complémentarité avec l'étude des papillons diurnes. Également, *Bunaea aslauga*, a été observé à Maromizaha. Sa chenille peut être consommée en entomophilie (Randrianandrasana et al., 2015).

5.2. Appréciation de l'efficacité des deux méthodes de piégeage

Les captures au filet sont fréquemment utilisées en forêt tropicale pour déterminer l'abondance et la diversité des espèces de papillons (Walpole et al., 1999). Le filet à papillons est la méthode la plus efficace, en terme d'abondance (90,7% de tous les spécimens) et de richesse spécifique (37 espèces). Il a permis d'étudier l'ensemble des familles, surtout les espèces de lisière et de sous-bois, avec une meilleure représentation des espèces nectarivores (Nageleisen et al., 2009).

Comme mentionné par Hill et al., 2019, les pièges à Charaxes ont capturés des espèces saprophages (treize), attirées par l'appât de fruits fermentés. La capture concerne des Nymphalidae des genres *Charaxes*, *Eurytela*, *Melanitis*, *Neptis* et *Pseudacraea*, ainsi qu'un Pieridae. Il est difficile de saisir manuellement les papillons dans les forêts denses, principalement à cause de leur hauteur de vol (Walpole et al., 1999). En effet, les espèces forestières comme les *Charaxes* ont une allure de vol surplombant la canopée, à la recherche de fruits, et descendent rarement dans les sous-bois (Fermon et al., 2003).

Le piège à Charaxes donne donc une vision plus sélective, capturant des espèces saprophages exigeant une canopée fermée, dont les huit espèces qui n'ont pas été rencontrées par le filet à papillon. Également, les pièges à Charaxes sont une méthode passive de capture, qui, contrairement au filet à papillons, a l'avantage de capturer les papillons au long de la journée, sans le biais du chercheur (Freitas et al., 2021).

Le biais du chercheur survient lorsque les préférences ou les préjugés inconscients influencent la manière dont les données sont collectées (Zvereva et al., 2021). Par exemple, lors d'une capture de papillons, les espèces rares bénéficieront davantage d'attention. Une sur-représentation peut parfois être déduite dans l'échantillon, biaisant ainsi les résultats. Malgré le protocole rigoureux, l'abondance à Mantadia (la plus élevée : 182 spécimens), peut être apparentée à ce phénomène. En effet, en l'absence d'espèces plus « remarquables », l'échantillonnage contient une sur-représentation de petits papillons (genre *Acraea*, *Eurema*, *Mylothris*) qui, dans le cas contraire, n'aurait pas bénéficié d'autant d'attention.

La capture aux pièges à Charaxes ne représente qu'une petite fraction des spécimens collectés (trente-neuf spécimens, 9,3% de la collecte). Si les contraintes de terrain l'avaient permis, une période d'échantillonnage plus longue et plus de pièges auraient pu améliorer les taux de capture (Bonebrake et al., 2009).

Dans les paysages avec moins de fruits, les papillons saprophages ont tendance à parcourir de plus longues distances et sont plus attirés par les pièges (Fermon et al., 2003). Leur observation doit donc être nuancée. Par exemple, il y a autant d'espèces capturées dans la lisière de Mantadia que dans la forêt protégée de Maromizaha. Il faut envisager que la richesse spécifique est influencée par ce biais.

Au vue des ellipses distinctes, l'analyse en composantes principales permet d'affirmer que les deux méthodes de captures sont complémentaires. La combinaison de ces méthodes permet d'élargir la portée de l'échantillonnage, en offrant une composition différente entre la canopée et le sous-bois (Pryke et al., 2012; Checa et al., 2019).

Enfin, l'estimateur de Chao1 pour les méthodes de piégeage semble affirmer que le filet à papillons a suffisamment représenté la diversité (4% d'espèces non capturées). Pour les pièges à Charaxes, Chao1 estime que 44% des espèces sont manquante ; ce qui est à nuancer. En effet, Chao1 n'est pas un indicateur de la biodiversité réelle mais il se base sur l'inertie de l'échantillonnage (Deng et al., 2024). La courbe d'accumulation pour les pièges à Charaxes semble tendre vers une asymptote, qui peut qualifier l'échantillonnage de suffisant.

5.3. Interprétation de la (non-)significativité de l'étude

Les tests statistiques n'ont pas permis de prouver la significativité des communautés entre les sites et les types d'habitat. En effet, le choix des unités expérimentales infirment les tendances qui peuvent être initialement observées entre les modalités.

La capture au filet étant considérée comme une seule unité au sein des sites, ce dispositif sans répétition ne permet pas de mettre en évidence la (non-)variance au sein de chaque site ; et dès lors de la comparer. Une unique expédition dans chaque destination était envisageable dans le cadre de l'expérience ; d'autres études sur les papillons à Madagascar ne font également pas de répétitions à cause des difficultés d'accès aux sites (Wiorek et al., 2021; Wurz, Grass, et al., 2022). Un échantillonnage plus spécifique aurait potentiellement permis de regrouper la variabilité. L'autre piste d'amélioration aurait été de tracer des transects ou de délimiter le dispositif d'échantillonnage par zone. Cette distinction aurait également permis de distinguer l'influence des micro-habitats et des caractéristiques de paysage sur la capture des papillons (Nkwabi et al., 2021; Zhang et al., 2021). Cependant, la complexité structurelle des forêts denses complique parfois la délimitation de transects (Nageleisen et al., 2009).

Il a été envisagé de définir la diversité α uniquement à partir des pièges à Charaxes. Cependant, l'échantillon est trop faible (trente-neuf spécimens) et corrompu par la temporalité. Six semaines séparent les deux collectes, qui présentent des résultats plutôt marqués par la saison que le type d'habitat. Également, un des collecteurs consultés affirme que les Charaxes étaient encore au stade larvaire lors de la première expédition et que nous nous situions entre deux périodes d'émergence ; d'où le peu de capture à Maromizaha et Analamazaotra.

Cette non-significativité de distinction de communautés peut donc être interprétée statistiquement comme un échantillon pas assez robuste. Ecologiquement, les communautés entre les sites et les types d'habitat peut refléter un sous-échantillonnage. En effet, il est impossible d'appréhender toute la biodiversité d'un site, qu'importe l'effort d'échantillonnage (Bush et al., 2004). Les espèces capturées ne reflètent peut-être pas la véritable diversité significative entre les modalités. Il est supposable également que toutes les espèces soient résilientes aux changements.

Enfin, aucun inventaire de référence n'était disponible pour les sites de capture, cette étude était probablement la campagne d'échantillonnage la plus large menée dans cette région. Un document amateur avec quelques observations avait été partagé, où on y retrouve communément toutes les espèces capturées lors de cette étude.

5.4. Résilience des papillons à la fragmentation de l'habitat

Sans appuis statistiques, certaines tendances peuvent cependant être mises en avant.

Comme le confirme le G-test, les papillons forestiers sont plus abondants en aires protégées, avec une composition spécifique intéressante. Ils sont spécialisés dans les niches écologiques étroites des forêts anciennes, avec une forte dépendance aux plantes hôtes spécifiques (Wurz, et al., 2022). Un couvert forestier plus étendu et une canopée plus dense favorisent la présence de plantes et d'arbres endémiques (Li et al., 2010).

La corrélation entre endémisme et distribution se rapproche de la littérature, qui stipule que 90% des espèces endémiques dépendent de la forêt (Cota et al., 2021). La sensibilité des espèces endémiques aux perturbations s'explique par des aires de répartition géographiquement restreintes et une plus grande spécialisation que les espèces cosmopolites (Cleary et al., 2006).

Au sein des aires protégées, les papillons ont été rencontrés majoritairement dans les trous de canopées. C'est notamment le cas à Analamazaotra, au bord du lac et le long pisciculture ; et à Maromizaha (FP), où les zones d'échantillonnage correspondent aux trois campements²⁶. Aucun papillon diurne n'a été observé dans la forêt dense. Cette observation est affirmée par Rajaonarimalala et al., 2024, l'indice de surface foliaire (m^2 de surface foliaire/ m^2 de sol) est corrélé à une grande richesse spécifique ; les papillons ont des besoins spécifiques et utilisent à la fois les trouées et les canopées fermées pour différentes activités. La lumière des trouées offre les conditions propices à la collecte de nectar²⁷ et aux bains de soleil (thermorégulation). Là s'y passe également les interactions agonistiques entre mâles (Pryke et al., 2012).

Les papillons ont également été abondamment observés aux bords de route et sur des chantiers, notamment au campement 1 de Maromizaha (FP). En effet, comme dit dans l'introduction, les papillons complètent leur alimentation par de l'eau riche en sel minéraux qui augmente la production d'œufs et parfois la survie des descendants. Certaines espèces montrent également une attraction interspécifique (Otis et al., 2006).

En revanche, l'abondance de spécimens capturés est plus grande en zones anthropisées. Dans les habitats pauvres en nectar, comme Mantadia, les papillons ont tendance à voler plus longtemps, de façon erratique (Evans et al., 2020), ce qui les exposerait à la capture. Dans l'agroforesterie de Maromizaha, les papillons étaient plus abondants dans le verger, aux abords des arbres fruitiers et à proximité de la pépinière, où s'y trouvent des arbrisseaux endémiques.

Les papillons retrouvés dans les zones anthropisées sont principalement cosmopolites et généralistes, ce qui leur permet de s'adapter à une plus grande diversité de niches écologiques. L'agroforesterie offre une gamme de micro-habitats qui est capable d'accueillir une grande diversité de papillons (Wurz et al., 2022).

²⁶ Le succès d'échantillonnage était subjectivement proportionnel à la taille du campement.

²⁷ Les puits de lumières réduisent la compétition pour la lumière des plantes nectarifères et potentiellement des plantes-hôtes (Velázquez et al., 2020).

L'agroforesterie présente des opportunités prometteuses pour la restauration des écosystèmes, particulièrement importante pour les terres dégradées avec une biodiversité et des services écosystémiques fortement réduits (Raveloaritiana et al., 2021). Les systèmes agroforestiers mixtes, souvent axés sur des cultures comme le clou de girofle, la vanille, le café ou le cacao, associés à des arbres fruitiers, montrent un grand potentiel pour restaurer la biodiversité des terres dégradées et en jachère (Andriatsitohaina et al., 2024).

Enfin, à travers les sites, les papillons nectarivores ont été très fréquemment rencontrés près d'inflorescences spontanées, incluant des petites parcelles défrichées et les bords de chemin, notamment colonisés par des Fabaceae. Entre autres : *Crotalaria sp.* et *Desmodium uncinatum*, plante néotropicale introduite pour le fourrage, désormais invasive. *Lantana camara* a probablement été la fleur la plus observée. Son attraction pour les papillons était remarquable. Elle fait partie des 100 pires espèces envahissantes selon l'IUCN. Bien que les plantes envahissantes ne soient pas immédiatement nocives pour les papillons, elles pourraient le devenir à long terme selon le contexte écologique de l'interaction (Braga, 2023).

5.5. Stratégies de conservation par la valorisation des spécimens

5.5.1. Critères d'éligibilité des espèces aux expositions

Les espèces sélectionnées doivent être attractives pour le public et adaptées aux conditions dans la serre.

L'attractivité se base sur des couleurs vives et sur des espèces au vol assez actif. Les *Mopho spp.*, les *Caligo spp.*, les *Papilio spp.* et les *Salamis spp.* (tous des Nymphalidae) sont notamment plébiscitées. Un des genres les plus commercialisés est *Heliconius spp.* car ils volent beaucoup et ont une durée de vie assez longue.

Certaines espèces forestières ne sont pas adaptées aux expositions. Les *Charaxes* notamment, car ils peuvent être assez discrets, voler en hauteur et avoir une durée de vie trop courte.

A Madagascar, les genres valorisables seraient :

- Papilionidae : les *Papilio spp.* et les *Graphium spp.* Ces derniers disposent des critères esthétiques demandés et ils ont un vol erratique assez lent, qui permet leur admiration.
- Nymphalidae : les *Salamis spp.*, les *Acreae spp.* et les *Hypolimnas spp.* Les *Acreae spp.* font partie de la sous-famille des Heliconiinae et reflètent les caractéristiques désirées chez les *Heliconius spp.* Les *Hypolimnas spp.* sont également un genre valorisable en exposition, notamment grâce à leurs motifs intriqués et leur grande taille .

5.5.2. Opportunités de l'élevage

Concrètement, l'élevage de papillons peut se faire pour toutes les espèces, soit pour la vente de chrysalides ou pour la vente de papillons naturalisés, à condition de pouvoir reproduire les conditions nécessaires pour la ponte sur la plante-hôte spécifique. Pour assurer une reproduction en captivité réussie, il est crucial de fournir des dimensions adéquates à l'habitat ainsi qu'une densité d'individus appropriée. Il est déconseillé de maintenir ensemble des espèces différentes, car cela peut entraîner des perturbations comportementales. Les femelles sauvages capturées sont souvent déjà fécondées, ce qui élimine la nécessité de mâles pour la reproduction (Harberd, 2005). En ce qui concerne les chenilles, leur développement est optimal sur des plantes-hôtes fraîches, mais il est important de les isoler dans un filet suffisamment fin pour prévenir l'apparition de maladies ou de parasites. De plus, il convient d'éviter une densité excessive de chenilles, certaines espèces étant cannibales (Harberd, 2005).

Au vue de l'échantillonnage, l'élevage des espèces généralistes et cosmopolites serait le plus accessible. En effet, ces espèces sont plus tolérantes aux perturbations, grâce à leur capacité d'adaptation aux changements. Cependant, les papillons endémiques et forestiers représentent le patrimoine de Madagascar et sont plus remarquables. Les lacunes de connaissances sur les plantes-hôtes posent un défi à leur élevage ; une fois déterminée, différentes méthodes de production peuvent être envisagées.

Les papillons peuvent être élevés par les communautés rurales, adjacentes aux aires protégées, en utilisant des papillons-parents et des plantes-hôtes pour les chenilles. Une étude similaire a indiqué qu'il n'y a aucun effet négatif sur les populations sauvages de papillons suite au prélèvement (Gordon et al., 2003). Au contraire, la valorisation de la forêt incite les producteurs à protéger autant les papillons que les forêts abritant les plantes-hôtes. Le commerce de papillons peut représenter jusqu'à 75% des revenus des agriculteurs (Gordon et al., 2003).

Une autre stratégie de production consiste à attirer les papillons hors des aires protégées (ou des zones difficiles d'accès) en cultivant des plantes-hôtes à proximité (Moyle et al., 2016). Les papillons pondent et les chenilles se développent en liberté. Les agriculteurs sont encouragés à ne pas récolter plus de 50 % des chrysalides pour préserver la population²⁸. La localisation fixe des fermes et les distances de vol limitées des papillons impliquent que seule une partie de leur population sera soumise à la collecte (Moyle et al., 2016).

L'élevage de papillons offre également des retombées pour l'écotourisme grâce à la publicité et à la curiosité qu'il suscite. De plus, il permet de créer des expositions vivantes et attrayantes de ses propres opérations et de la biodiversité forestière (Gordon et al., 2003).

Le site le plus approprié serait Maromizaha. En effet, la présence des deux types d'habitat à proximité offre une diversité de niches écologiques propices à l'étude des papillons. La réserve bénéficie déjà d'un encadrement communautaire et le tourisme dans la région est déjà valorisé. Pour citer des exemples d'espèces éligibles à l'élevage, *Papilio oribazus* et *Salamis anacardii*,

²⁸ Sur les 80 à 300 œufs, en moyenne deux papillons arrivent à maturité (Harberd, 2005). Des seuils de collecte peuvent être facilement établis.

ont été abondamment observés dans la forêt protégée et dans l'agroforesterie. *Hypolimnas dexithea* serait également une espèce de choix, par son endémisme et la mention de *Lantana camara*, plante invasive, comme plant-hôte (Kull et al., 2014).

5.5.3. Obstacles à la conservation

Les règles concernant la capture, la vente et l'exportation des papillons sont complexes (Teague, 2018). Les collectes dans les aires protégées et le commerce des espèces désignées par la CITES sont interdites. Cependant, les infractions sont courantes. Lors des transactions, les papillons échappent souvent à la détection car la majorité des vendeurs opèrent en ligne, avec peu de réglementations et les spécimens séchés sont difficiles à repérer²⁹ et à intercepter par les douanes (Wang et al., 2023).

Pour dissuader les collecteurs motivés par la simple vente de spécimens, sans perspectives de conservation, l'élevage est encouragé par l'accréditation de permis d'exportation (CITES, 2013). Le permis d'élevage permet à certaines espèces menacées d'être vendues. Cependant, l'obtention de permis d'exportation et la vérification des permis d'élevage dépendent largement de la rigueur des agents de contrôle, ce qui peut parfois entraîner des falsifications et des lacunes dans l'application des règles. Lors des contrôles, il est difficile de distinguer un papillon sauvage d'un papillon élevé (CNA, 2023).

Comme mentionné dans l'introduction, le prix des papillons vendus varie en fonction de leur valeur esthétique et de l'unicité des spécimens. Les papillons désignés comme « menacés » ou « en danger » par l'IUCN sont vendus à des prix plus élevés (Wang, Chan, et al., 2023).

Or, le nombre d'espèces considérées comme menacées est susceptible d'augmenter avec des études qui reflètent plus précisément la fragmentation actuelle de l'habitat (Lees et al., 2003). Leur statut de protection pourrait donc favoriser leur contre-bande.

En outre, bien qu'il soit urgent de comprendre la répartition des espèces menacées, la divulgation d'informations sur les localités au public, sans évaluation des risques, peut entraîner une perturbation accrue (Xing et al., 2019).

Enfin, bien que cela puisse sembler contre-intuitif, des analyses approfondies, prenant en compte les parties prenantes locales, montrent que le commerce mondial des papillons est une forme d'extraction de ressources ciblée et durable, ayant un potentiel significatif pour promouvoir la conservation des habitats. La valorisation, même illégale, bénéficiera toujours plus que la déforestation (Wang, Chan, et al., 2023)

²⁹ Ils sont invisibles aux rayons X.

6. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Cette étude aura permis d'explorer l'ordre des Lépidoptères, à la fois dans ses rôles écologiques et ses enjeux socio-économiques.

La campagne de terrain menée dans la forêt de l'Est a confirmé la particularité de ce biotope, où des espèces endémiques et forestières font actuellement face à diverses menaces.

Le choix des méthodes de piégeage s'est révélé judicieux et complémentaire. Le filet à papillons et les pièges à Charaxes forment un dispositif qui permet à la fois d'appréhender des espèces de régimes alimentaires, de répartition et de comportements différents.

Malgré que les tests statistiques n'aient pas permis de confirmer les différences significatives entre les communautés, l'observation des comportements et des modalités du paysage a tout de même permis une interprétation des espèces étudiées.

Une ouverture de la canopée semble bénéficier aux papillons, qui y retrouvent des plantes-hôtes et des plantes nectarifères, ainsi que des terrains de reproduction. Contrairement à ce qui était prédit, aucun papillon n'a été observé en forêt dense ; leur évolution s'articule autour de la canopée et les sous-bois.

Les aires protégées sont les derniers bastions d'accueil des papillons endémiques et forestiers, aux spécialisations complexes dans leurs niches écologiques. Les zones anthropisées disposent d'une lépidofaune différente, représentée par des espèces cosmopolites et généralistes, à grande résilience face aux perturbations.

L'agroforesterie semble être la meilleure opportunité pour pallier à la déforestation au-delà des limites protégées. Ces systèmes alternatifs pourraient également inclure l'élevage de papillons. Le marché des papillons est actif, autant dans les expositions vivantes, que sur le marché noir. La valorisation des papillons peut maintenir les habitats dont ils sont dépendants, ce qui bénéficierait également au reste de la biodiversité.

Quant aux perspectives, de nombreuses lacunes restent à résoudre sur les connaissances des papillons. Un suivi continu à l'aide de pièges à Charaxes pourrait définir les périodes d'émergence. Il serait également intéressant de varier les appâts avec d'autres composants et d'ouvrir la collecte à d'autres types d'habitats, comme les monocultures et les milieux urbains.

La solution pour une protection universelle réside dans l'identification et l'élimination des causes profondes de la dégradation des forêts. Les initiatives de conservation devraient se concentrer sur la promotion de la collaboration scientifique pour renforcer les capacités locales.

Il est crucial de travailler à l'amélioration du statut des communautés locales, car cela offre un potentiel considérable pour le maintien durable des écosystèmes et la préservation de la biodiversité à long terme.

CONTRIBUTION PERSONNELLE DE L'ÉTUDIANT

Lors de ce travail de fin d'études, des recherches bibliographiques ont été effectuées afin de préparer la mise en place de l'échantillonnage et prendre les renseignements nécessaires pour les différentes composantes de l'étude.

L'étudiant a confectionné et installé les pièges à Charaxes. Il a mené le relevé des pièges et la collecte au filet des papillons. Le traitement des captures et les identifications des 891 spécimens, comportant la mise en collection et l'encodage des données, ont été effectués par l'étudiant.

Les analyses statistiques et le code sur Rstudio a été adapté et rédigé par l'étudiant ; ainsi que l'ensemble des résultats, leur interprétation, la consultation des curateurs et les recherches dans la littérature appuyant la discussion.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ali J.R. & Aitchison J.C., 2008. Gondwana to Asia: Plate tectonics, paleogeography and the biological connectivity of the Indian sub-continent from the Middle Jurassic through latest Eocene (166–35 Ma). *Earth-Sci. Rev.* **88**(3), 145–166, DOI:10.1016/j.earscirev.2008.01.007.
- Anderson S.A.S. & Weir J.T., 2022. The role of divergent ecological adaptation during allopatric speciation in vertebrates. *Science* **378**(6625), 1214–1218, DOI:10.1126/science.abo7719.
- Andersson J., Borg-Karlson A.-K., Vongvanich N. & Wiklund C., 2007. Male sex pheromone release and female mate choice in a butterfly. *J. Exp. Biol.* **210**(6), 964–970, DOI:10.1242/jeb.02726.
- Andrianjafy M., Ramanandraibe V., Andrianarijaona E., Hasinandrianina R., Lala Harivelo R., Mavingui P. & Lemaire M., 2020. Field assessment of 4-hydroxycoumarin as an attractant for anthropophilic *Anopheles* spp. vectors of malaria in Madagascar. *Sci. Rep.* **10**, 3048, DOI:10.1038/s41598-020-59822-6.
- Andriatsarafara F. & Solonirina C., 2007. Espèces animales menacées inscrites dans la liste rouge UICN et régies par la CITES à Madagascar.
- Andriatsitohaina R., Laby P., Llopis J. & Martin D., 2024. Agroforestry in Madagascar: past, present, and future. *Agrofor. Syst.* **98**, 1–22, DOI:10.1007/s10457-024-00975-y.
- Armstrong A.H., Shugart H.H. & Fatoyinbo T.E., 2011. Characterization of Community Composition and Forest Structure in a Madagascar Lowland Rainforest. *Trop. Conserv. Sci.* **4**(4), 428–444, DOI:10.1177/194008291100400406.
- Atangana A., Khasa D., Chang S. & Degrande A., 2014. Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes. In: Atangana, A., Khasa, D., Chang, S., Degrande, A. eds. *Tropical Agroforestry*. Dordrecht: Springer Netherlands, 227–232.
- Ballesteros Mejia L., Arnal P., Hallwachs W., Haxaire J., Janzen D., Kitching I.J. & Rougerie R., 2020. A global food plant dataset for wild silkmoths and hawkmoths and its use in documenting polyphagy of their caterpillars (Lepidoptera: Bombycoidea: Saturniidae, Sphingidae). *Biodivers. Data J.* **8**, e60027, DOI:10.3897/BDJ.8.e60027.
- Barber J.R., Leavell B.C., Keener A.L., Breinholt J.W., Chadwell B.A., McClure C.J.W., Hill G.M. & Kawahara A.Y., 2015. Moth tails divert bat attack: Evolution of acoustic deflection. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **112**(9), 2812–2816, DOI:10.1073/pnas.1421926112.
- Beck J., Mühlenberg E. & Fiedler K., 1998. Mud-puddling behavior in tropical butterflies: in search of proteins or minerals? <https://link.springer.com/article/10.1007/s004420050770>, (08/08/2024).
- Blab J., Ruckstuhl T., Esche T. & Holzberger R., 1988. Sauvons les Papillons. Préface de Pierre Richard. Editions Duculot.
- Bonebrake T.C., Ponisio L.C., Boggs C.L. & Ehrlich P.R., 2010. More than just indicators: A review of tropical butterfly ecology and conservation. *Biol. Conserv.* **143**(8), 1831–1841, DOI:10.1016/j.biocon.2010.04.044.
- Bonebrake T.C. & Sorto R., 2009. Butterfly (Papilionoidea and Hesperioidea) Rapid Assessment of a Coastal Countryside in El Salvador. *Trop. Conserv. Sci.* **2**(1), 34–51, DOI:10.1177/194008290900200106.
- Bonneau S., 2021. Nourrir le monde de demain: avantages et risques de l'entomophagie.
- Braga M.P., 2023. Are exotic host plants a life raft or a trap for butterflies? *Curr. Opin. Insect Sci.* **58**, 101074, DOI:10.1016/j.cois.2023.101074.

- Briggs J.C., 1987. Biogeography and Plate Tectonics, Volume 10 - 1st Edition. <https://shop.elsevier.com/books/biogeography-and-plate-tectonics/briggs/978-0-444-42743-4>, (01/04/2024).
- Brown J.H., 2014. Why are there so many species in the tropics? *J. Biogeogr.* **41**(1), 8–22, DOI:10.1111/jbi.12228.
- Bush A.M., Markey M.J. & Marshall C.R., 2004. Removing bias from diversity curves: the effects of spatially organized biodiversity on sampling-standardization. *Paleobiology* **30**(4), 666–686, DOI:10.1666/0094-8373(2004)030<0666:RBFDC>2.0.CO;2.
- Butlin R.K., Galindo J. & Grahame J.W., 2008. Sympatric, parapatric or allopatric: the most important way to classify speciation? *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **363**(1506), 2997–3007, DOI:10.1098/rstb.2008.0076.
- Carter D., 2023. *Butterflies and Moths*, Dorling Kindersley Ltd, 306.
- Checa M.F., Donoso D.A., Rodriguez J., Levy E., Warren A. & Willmott K., 2019. Combining sampling techniques aids monitoring of tropical butterflies. *Insect Conserv. Divers.* **12**(4), 362–372, DOI:10.1111/icad.12328.
- Chin N., 2023. ‘It’s hard to be satisfied with just one’: What’s driving the black market for butterflies in Asia? *CNA*. <https://www.channelnewsasia.com/cna-insider/illegal-trade-butterflies-protected-species-collectors-indonesia-black-market-3629296>, (09/08/2024).
- Choi H., Bae K. & Jeon W.-P., 2006. Aerodynamic effect of hind-wing tails on a gliding swallowtail butterfly.
- Cincotta P.M., Giordano C.M., Alves Silva R. & Beaugé C., 2021. The Shannon entropy: An efficient indicator of dynamical stability. *Phys. Nonlinear Phenom.* **417**, 132816, DOI:10.1016/j.physd.2020.132816.
- CITES, 2013. National wildlife trade policy reviews. <https://cites.org/eng/news/sundry/2008/wtpr.shtml>, (09/07/2024).
- Cleary D.F.R. & Mooers A.Ø., 2006. Burning and logging differentially affect endemic vs. widely distributed butterfly species in Borneo. *Divers. Distrib.* **12**(4), 409–416, DOI:10.1111/j.1366-9516.2006.00256.x.
- CNA, 2023. Undercover Asia - Inside The Exotic Butterfly Trade. *CNA*. <https://www.channelnewsasia.com/watch/undercover-asia/inside-exotic-butterfly-trade-3613421>, (09/08/2024).
- Cota G., Sagan V., Maimaitijiang M. & Freeman K., 2021. Forest Conservation with Deep Learning: A Deeper Understanding of Human Geography around the Betampona Nature Reserve, Madagascar. *Remote Sens.* **13**(17), 3495, DOI:10.3390/rs13173495.
- Curtis P.G., Slay C.M., Harris N.L., Tyukavina A. & Hansen M.C., 2018. Classifying drivers of global forest loss. *Science* **361**(6407), 1108–1111, DOI:10.1126/science.aau3445.
- Davis A.L., Nijhout H.F. & Johnsen S., 2020. Diverse nanostructures underlie thin ultra-black scales in butterflies. *Nat. Commun.* **11**(1), 1294, DOI:10.1038/s41467-020-15033-1.
- Deng Y., Umbach A. & Neufeld J., 2024. Nonparametric richness estimators Chao1 and ACE must not be used with amplicon sequence variant data. *ISME J. Oxf. Acad.* <https://academic.oup.com/ismej/article/18/1/wrae106/7692950>, (15/08/2024).
- Desbureaux S. & Brimont L., 2015. Between economic loss and social identity: The multi-dimensional cost of avoiding deforestation in Eastern Madagascar. *Ecol. Econ.* **118**, 10–20, DOI:10.1016/j.ecolecon.2015.07.002.
- Devries P., Hamm C. & Fordyce J., 2016. A Standardized Sampling Protocol for Fruit-Feeding Butterflies (Nymphalidae). 139–148.
- Dongmo M.A.K., Hanna R. & Bonebrake T.C., 2023. Enhancing scientific and community capacity to conserve Central African Lepidoptera. *Biol. Conserv.* **279**, 109938, DOI:10.1016/j.biocon.2023.109938.

- Ebeling W., 2002. Classes of Arthropod Pests of the Uban Community. <https://entomology.ucr.edu/we-ch-4>, (06/08/2024).
- Evans L.C., Oliver T.H., Sims I., Greenwell M.P., Melero Y., Watson A., Townsend F. & Walters R.J., 2020. Behavioural modes in butterflies: their implications for movement and searching behaviour. *Anim. Behav.* **169**, 23–33, DOI:10.1016/j.anbehav.2020.09.001.
- Farminhão J., Savignac M., Droissart V., Lowry P.P., Rajaonarivelo N., Ramandimbisoa B., Verlynde S., Todivelo A. & Stévant T., 2024. A new orchid species expands Darwin’s predicted pollination guild in Madagascar. *Curr. Biol.* **34**(5), R189–R190, DOI:10.1016/j.cub.2024.01.012.
- Fermon H., Waltert M. & Mühlenberg M., 2003. Movement and vertical stratification of fruit-feeding butterflies in a managed West African rainforest. *J. Insect Conserv.* **7**(1), 7–19, DOI:10.1023/A:1024755819790.
- Foley J.A., DeFries R.S. & Snyder P.K., 2005. Global Consequences of Land Use | Science. https://www.science.org/doi/full/10.1126/science.1111772?casa_token=7ee54CxxgIpA_AAAAA%3AyqZl2rKggzJI-34GKRH4oe-IntCjRdNQOSGz4EJXyHy4HZ0-RaenTGN6t2aBkc3qOtcIN52eqUqmibg, (02/04/2024).
- Fonseca C.R., 2009. The Silent Mass Extinction of Insect Herbivores in Biodiversity Hotspots. *Conserv. Biol.* **23**(6), 1507–1515, DOI:10.1111/j.1523-1739.2009.01327.x.
- Freitas A., Iserhard C., Dos Santos J., Carreira J., Ribeiro D., Melo D., Rosa A., Marini-Filho O., Accacio G. & Uehara-Prado M., 2014. Studies with butterfly bait traps: An overview. *Rev. Colomb. Entomol.* **40**, 209–218.
- Freitas A.V.L., Santos J.P., Rosa A.H.B., Iserhard C.A., Richter A., Siewert R.R., Gueratto P.E., Carreira J.Y.O. & Lourenço G.M., 2021. Sampling Methods for Butterflies (Lepidoptera). In: Santos, J.C., Fernandes, G.W. eds. *Measuring Arthropod Biodiversity: A Handbook of Sampling Methods*. Cham: Springer International Publishing, 101–123.
- Futahashi R. & Fujiwara H., 2008. Juvenile Hormone Regulates Butterfly Larval Pattern Switches | Science. https://www.science.org/doi/full/10.1126/science.1149786?casa_token=LMzagZqHFi_kAAAAA%3Aw17w_r0rbEu17BaLqaaE7UQ44n77r6rEvcN6jswjFfUPMHygFQE3g_JCn7Wwa80sXhWPwfu00aCjadtzS, (08/08/2024).
- Génin F., Mazza P.P., Pellen R., Rabineau M., Aslanian D. & Masters J.C., 2022. Co-evolution assists geographic dispersal: the case of Madagascar. *Biol. J. Linn. Soc.* **137**(2), 163–182, DOI:10.1093/biolinnean/blac090.
- Gibson L., Lynam A.J., Bradshaw C.J.A., He F., Bickford D.P., Woodruff D.S., Bumrungsri S. & Laurance W.F., 2013. Near-Complete Extinction of Native Small Mammal Fauna 25 Years After Forest Fragmentation. *Science* **341**(6153), 1508–1510, DOI:10.1126/science.1240495.
- Glassberg J., Minno M.C. & Calhoun J.V., 2000. *Butterflies through Binoculars*, Oxford University Press, 352.
- Global Forest Watch, 2024. Alaotra-Mangoro, Toamasina, Madagascar Interactive Forest Map | GFW. <https://www.globalforestwatch.org/>, (12/08/2024).
- Goodman S.M. & Benstead J.P., 2005. Updated estimates of biotic diversity and endemism for Madagascar. *Oryx* **39**(1), 73–77, DOI:10.1017/S0030605305000128.
- Gordon I. & Washington A., 2003. Harnessing Butterfly Biodiversity for Improving Livelihoods and Forest Conservation: The Kipepeo Project. <https://journals.sagepub.com/doi/epdf/10.1177/1070496502250439>, (09/08/2024).
- Harberd R., 2005. *A Manual of Tropical Butterfly Farming*.

- Hending D., Holderied M., McCabe G. & Cotton S., 2022. Effects of future climate change on the forests of Madagascar. *Ecosphere* **13**(4), e4017, DOI:10.1002/ecs2.4017.
- Hendrick L.K., Somjee U., Rubin J.J. & Kawahara A.Y., 2022. A Review of False Heads in Lycaenid Butterflies. *J. Lepidopterists Soc.* **76**(2), 140–148, DOI:10.18473/lepi.76i2.a6.
- Hill S.L.L., Arnell A., Maney C., Butchart S.H.M., Hilton-Taylor C., Ciciarelli C., Davis C., Dinerstein E., Purvis A. & Burgess N.D., 2019. Measuring Forest Biodiversity Status and Changes Globally. *Front. For. Glob. Change* **2**, DOI:10.3389/ffgc.2019.00070.
- Hoskin C.J., Higgie M., McDonald K.R. & Moritz C., 2005. Reinforcement drives rapid allopatric speciation. *Nature* **437**(7063), 1353–1356, DOI:10.1038/nature04004.
- Huang L., Ning Z. & Zhang X., 2010. Impacts of caterpillar disturbance on forest net primary production estimation in China. *Ecol. Indic.* **10**(6), 1144–1151, DOI:10.1016/j.ecolind.2010.03.015.
- Intachat J., Holloway J.D. & Staines H., 2001. Effects of weather and phenology on the abundance and diversity of geometroid moths in a natural Malaysian tropical rain forest. *J. Trop. Ecol.* **17**(3), 411–429, DOI:10.1017/S0266467401001286.
- IUCN, 2024. IUCN Red List of Threatened Species. <https://iucn.org/resources/conservation-tool/iucn-red-list-threatened-species>, (11/08/2024).
- Jactel H., Imler J.-L., Lambrechts L., Failloux A.-B., Lebreton J.D., Maho Y.L., Duplessy J.-C., Cossart P. & Grandcolas P., 2020. Insect decline: immediate action is needed. *C. R. Biol.* **343**(3), 267–293, DOI:10.5802/crbiol.37.
- Jeanne I., Randremanana R., Robert V., Arieu F., Tombo M.L., Wilmé L., Ranivoarisoa S. & Duchemin J.B., 2002. Biogéographie de Madagascar / Atlas évolutif du paludisme à Madagascar. *MyScienceWork*. <https://www.mysciencework.com/publication/show/biogeographie-de-madagascar-atlas-e-volutif-du-paludisme-a-madagascar-f814c1cf>, (01/04/2024).
- Jones J.P.G., Rakotonarivo S. & Razafimanahaka J.H., 2021. Forest Conservation in Madagascar: Past, Present, Future.
- Jones J.P.G., Ratsimbazafy J., Ratsifandrihamanana A.N., Watson J.E.M., Andrianandrasana H.T., Cabeza M., Cinner J.E., Goodman S.M., Hawkins F., Mittermeier R.A., Rabearisoa A.L., Rakotonarivo O.S., Razafimanahaka J.H., Razafimpahanana A.R., Wilmé L. & Wright P.C., 2019. Last chance for Madagascar's biodiversity. *Nat. Sustain.* **2**(5), 350–352, DOI:10.1038/s41893-019-0288-0.
- Köchling P., Niebel A. & Hurka K., 2020. On the multifunctionality of butterfly scales: a scaling law for the ridges of cover scales. https://www.researchgate.net/publication/343393643_On_the_multifunctionality_of_butterfly_scales_a_scaling_law_for_the_ridges_of_cover_scales, (07/08/2024).
- Koh L.P., Sodhi N.S. & Brook B.W., 2004. Co-Extinctions of Tropical Butterflies and their Hostplants. *Biotropica* **36**(2), 272–274, DOI:10.1111/j.1744-7429.2004.tb00319.x.
- Krause D., Hoffmann S., Hu Y., Wible J., Rougier G., Kirk E., Groenke J., Rogers R., Rossie J., Schultz J., Evans A., Koenigswald W. & Rahantarisoa L., 2020. Skeleton of a Cretaceous mammal from Madagascar reflects long-term insularity. *Nature* **581**, 1–7, DOI:10.1038/s41586-020-2234-8.
- Krenn H.W., 2008. Feeding behaviours of neotropical butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea).
- Kull C.A., Tassin J. & Carriere S.M., 2014. Approaching invasive species in Madagascar. *Madag. Conserv. Dev.* **9**(2), 60–70, DOI:10.4314/mcd.v9i2.2.
- La Banque mondiale, June-5-2023. . *World Bank*. <https://www.banquemondiale.org/fr/home>, (05/06/2023).

- Laurance W.F., Sayer J. & Cassman K.G., 2014. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends Ecol. Evol.* **29**(2), 107–116, DOI:10.1016/j.tree.2013.12.001.
- Lees D. & Minet J., 2003. Lepidoptera: Systematics and Diversity. *Nat. Hist. Madag.*, The Natural History of Madagascar **85**(4), 813–814, DOI:10.1644/1545-1542(2004)085<0813:BR>2.0.CO;2.
- Lees D.C. & Colwell R.K., 2007. A strong Madagascar rainforest MDE and no equatorward increase in species richness: re-analysis of “The missing Madagascar mid-domain effect”, by Kerr J.T., Perring M. & Currie D.J. (*Ecology Letters* 9:149-159, 2006). *Ecol. Lett.* **10**(9), E4-8; author reply E9-10, DOI:10.1111/j.1461-0248.2007.01040.x.
- Lees D.C., Kremen C. & Andriamampianina L., 1999. A null model for species richness gradients: bounded range overlap of butterflies and other rainforest endemics in Madagascar. *Biol. J. Linn. Soc.* **67**(4), 529–584, DOI:10.1006/bijl.1999.0318.
- Lees D.C. & Minet J., 2022. LEPIDOPTERA, BUTTERFLIES AND MOTHS: SYSTEMATICS AND DIVERSITY. In: GOODMAN, S.M., Andrianarimisa, A., Armstrong, A.H., Cooke, A., De Wit, M., Ganzhorn, J.U., Gautier, L., Goodman, S.M., Jones, J.P.G., Jungers, W.L., Krause, D.W., Langrand, O., Lowry, P.P., Racey, P.A., Raselimanana, A.P., Safford, R.J., Sparks, J.S., Stiassny, M.L.J., Tortosa, P., Vences, M. eds. *The New Natural History of Madagascar*. Princeton University Press, 1141–1172.
- Li X., Luo Y., Zhang Y.-L., Schweiger O., Settele J. & Yang Q., 2010. On the conservation biology of a Chinese population of the birdwing *Troides aeacus* (Lepidoptera: Papilionidae). *J. Insect Conserv.* **14**, 257–268, DOI:10.1007/s10841-009-9254-x.
- Llopis J.C., Harimalala P.C., Bär R., Heinemann A., Rabemananjara Z.H. & Zaehring J.G., 2019. Effects of protected area establishment and cash crop price dynamics on land use transitions 1990–2017 in north-eastern Madagascar. *J. Land Use Sci.* **14**(1), 52–80, DOI:10.1080/1747423X.2019.1625979.
- Lopez-Vaamonde C., Sire L., Rasmussen B., Rougerie R., Wieser C., Allaoui A.A., Minet J., deWaard J.R., Decaëns T. & Lees D.C., 2019. DNA barcodes reveal deeply neglected diversity and numerous invasions of micromoths in Madagascar. *Genome* **62**(3), 108–121, DOI:10.1139/gen-2018-0065.
- Mariel J., Penot E., Labeyrie V., Herimandimby H. & Danthu P., 2023. From shifting rice cultivation (tavy) to agroforestry systems: a century of changing land use on the East Coast of Madagascar. *Agrofor. Syst.* **97**(3), 415–431, DOI:10.1007/s10457-022-00761-8.
- Mendenhall C.D., Shields-Estrada A., Krishnaswami A.J. & Daily G.C., 2016. Quantifying and sustaining biodiversity in tropical agricultural landscapes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **113**(51), 14544–14551, DOI:10.1073/pnas.1604981113.
- Merckx T., Huertas B. & Basset Y., 2013. A global perspective on conserving butterflies and moths and their habitats - Key Topics in Conservation Biology 2 - Wiley Online Library. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/9781118520178.ch14>, (02/04/2024).
- Mignon J., Haubruge E. & Francis F., 2021. Clé d’identification des principales familles d’insectes d’Europe. https://www.gembloux.uliege.be/cms/c_7018053/fr/cle-d-identification-des-principales-familles-d-insectes-d-europe, (05/08/2024).
- Mohite S., Patil Y., Nichit V. & Joshi R., 2023. Developing a Feeding Assay System for Evaluating the Insecticidal Effect of Phytochemicals on *Helicoverpa armigera*. *J. Vis. Exp.* DOI:10.3791/65278.
- Monaenkova D., Lehnert M. & Andruk T., 2011. Butterfly proboscis: combining a drinking straw with a nanosponge facilitated diversification of feeding habits | Journal of The

- Royal Society Interface.
<https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rsif.2011.0392>, (06/08/2024).
- Moyle B. & Small R., 2014. Butterflies, Wildlife Farming and Open Access: An Experiment from Papua New Guinea.
- Moyle B. & Small R., 2016. Butterfly Farming in Gumi, Papua New Guinea. *SSRN Electron. J.* DOI:10.2139/ssrn.2760105.
- Munyuli T., 2012. Assessment of indicator species of butterfly assemblages in coffee–banana farming system in central Uganda. *Afr. J. Ecol.* **50**(1), 77–89, DOI:10.1111/j.1365-2028.2011.01298.x.
- Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., da Fonseca G.A.B. & Kent J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**(6772), 853–858, DOI:10.1038/35002501.
- Nageleisen L.M. & Bouget C., 2009. *L'étude des insectes en forêt : méthodes et techniques, éléments essentiels pour une standardisation. Synthèse des réflexions menées par le groupe de travail " Inventaires Entomologiques en Forêt " (Inv.Ent.For.)*, ONF, 144 p.
- Nair P., Mohan Kumar B. & Nair V., 2021. *An Introduction to Agroforestry: Four Decades of Scientific Developments*.
- Näsvall K., Wiklund C. & Mrazek V., 2021. Host plant diet affects growth and induces altered gene expression and microbiome composition in the wood white (*Leptidea sinapis*) butterfly. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC7839524/>, (08/08/2024).
- NC State, 2024. Order Lepidoptera – ENT 425 – General Entomology.
- NCBS, 2020. Strange bedfellows: How butterfly caterpillars sustain their association with cocktail ants. <https://phys.org/news/2020-07-strange-bedfellows-butterfly-caterpillars-sustain.html>, (05/08/2024).
- Nelson G.C. & Pinto A.D., 2001. 7 - GMO Adoption and Nonmarket Effects. In: Nelson, G.C. ed. *Genetically Modified Organisms in Agriculture*. London: Academic Press, 59–79.
- New T.R., 2009. Forty years of Butterfly Conservation! *J. Insect Conserv.* **13**(1), 1–2, DOI:10.1007/s10841-008-9184-z.
- Nkwabi A., Ndimuligo S., Liseki S., Mhalafu F., Baraka M., Collins A., Maijo S., Lipende I., Bukombe J., Kija H. & Kavana P., 2021. 556235 (2021) Abundance and Diversity of Butterfly in Ntakata Forest. *Int. J. Environ. Sci. Nat. Resour.* **28**, DOI:10.19080/IJESNR.2021.28.556235.
- Olivadese M. & Dindo M.L., 2023. Edible Insects: A Historical and Cultural Perspective on Entomophagy with a Focus on Western Societies. <https://www.mdpi.com/2075-4450/14/8/690>, (08/08/2024).
- Otis G.W., Locke B., McKenzie N.G., Cheung D., MacLeod E., Careless P. & Kwoon A., 2006. Local Enhancement in Mud-Puddling Swallowtail Butterflies (*Battus philenor* and *Papilio glaucus*). *J. Insect Behav.* **19**(6), 685–698, DOI:10.1007/s10905-006-9049-9.
- Pellerin M., 2017. Madagascar face à la criminalité multiforme. *Ifri*.
- Perveen F.K., 2017. *Lepidoptera*, BoD – Books on Demand, 156.
- Pryke J., Vrdoljak S., Grant P. & Samways M., 2012. Butterfly behavioural responses to natural Bornean tropical rain-forest canopy gaps. *J. Trop. Ecol.* **28**, 45–54, DOI:10.1017/S0266467411000502.
- Pyrzc T.W., Collins S., Lachowska-Cierlik D., Lees D.C., Sáfián S. & Florczyk K., 2020. A Malagasy element in Continental Africa: a new subspecies of the rare *Amauris nossima* (Nymphalidae, Danainae) from the Kenyan coast. *Afr. Zool.* **55**(4), 337–350, DOI:10.1080/15627020.2020.1824588.

- Rafanoharana S.C., Andrianambinina F.O.D., Rasamuel H.A., Rakotoarijaona M.A., Ganzhorn J.U., Waeber P.O. & Wilmé L., 2021. Exemplifying Stratified Deforestation in Four Protected Areas in Madagascar. *Forests* **12**(9), 1143, DOI:10.3390/f12091143.
- Rajaonarimalala R., Korol Y., Andrianarimisa A., Dröge S., Fulgence T.R., Grass I., Kreft H., Osen K., Rakotomalala A.A.N.A., Rakouth B., Ranarijaona H.L.T., Randriamanantena R., Ratsavina F.M., Ravaomanarivo L.H.R., Raveloaritiana E., Schwab D., Soazafy M.R., Tschardt T., Wurz A., Hölscher D. & Martin D.A., 2024. Stand structure as the proximate driver of endemic biodiversity and ecosystem functions in tropical mosaic landscapes.
- Rakotondratandra D., 2023. The Structural and cultural constraints on adopting tsabo-based agroforestry as an alternative to tavy around Betampona Reserve, Madagascar. *BOIS FORETS Trop.* **356**, 13–28, DOI:10.19182/bft2023.356.a36920.
- Randrianandrasana M. & Berenbaum M.R., 2015. Edible Non-Crustacean Arthropods in Rural Communities of Madagascar. *J. Ethnobiol.* **35**(2), 354–383, DOI:10.2993/etbi-35-02-354-383.1.
- RASOLOBERA F., RANDRIAMORIA T.M., SOARIMALALA V. & GOODMAN et S.M., 2022. Écologie de la reproduction de *Microgale brevicaudata* (Tenrecidae) dans le Nord-Est de Madagascar. *Bull. Soc. Zool. Fr.* **147**(3), 143–151.
- Raveloaritiana E., Wurz A., Grass I., Osen K., Soazafy M.R., Martin D.A., Faliniaina L., Rakotomalala N.H., Vorontsova M.S., Tschardt T. & Rakouth B., 2021. Land-use intensification increases richness of native and exotic herbaceous plants, but not endemics, in Malagasy vanilla landscapes. *Divers. Distrib.* **27**(5), 784–798, DOI:10.1111/ddi.13226.
- Razafimanantsoa T., Rajoelison G., Ramamonjisoa B., Raminosoa N., Poncelet M., Bogaert J., Haubruge É. & J. Verheggen F., 2012. Silk moths in Madagascar: A review of the biology, uses, and challenges related to *Borocera cajani* (Vinson, 1863) (Lepidoptera: Lasiocampidae). *BASE*.
- Rivas C.A., Guerrero-Casado J. & Navarro-Cerillo R.M., 2021. Deforestation and fragmentation trends of seasonal dry tropical forest in Ecuador: impact on conservation. *For. Ecosyst.* **8**(1), 46, DOI:10.1186/s40663-021-00329-5.
- Rodgers W.A., Nabanyumya R. & Mupada E., 2002. Conservation through development: butterfly farming. *For. Biol. Divers.*
- Schatz G., Birkinshaw C., Lowry II P., Randriatafika F. & Ratovoson F., 2000. The endemic plant families of Madagascar project: integrating taxonomy and conservation. 11–24.
- Schroth G., Fonseca G.A.B. da, Harvey C.A., Gascon C., Vasconcelos H.L. & Izac A.-M.N., 2004. *Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes*, Island Press, 537.
- SEPALI, 2024. H O M E. *Cpalivao*. <https://www.sepalim.org>, (08/02/2024).
- Silva J.L.S. e, Cruz-Neto O., Peres C.A., Tabarelli M. & Lopes A.V., 2019. Climate change will reduce suitable Caatinga dry forest habitat for endemic plants with disproportionate impacts on specialized reproductive strategies. *PLOS ONE* **14**(5), e0217028, DOI:10.1371/journal.pone.0217028.
- Slatyer R.A., Hirst M. & Sexton J.P., 2013. Niche breadth predicts geographical range size: a general ecological pattern. *Ecol. Lett.* **16**(8), 1104–1114, DOI:10.1111/ele.12140.
- Snyder P.K., Delire C. & Foley J.A., 2004. Evaluating the influence of different vegetation biomes on the global climate. *Clim. Dyn.* **23**(3), 279–302, DOI:10.1007/s00382-004-0430-0.
- Speart J., 2012. Winged Obsession: The Pursuit of the World’s Most Notorious Butterfly Smuggler. <https://www.sej.org/publications/sejournal/winged-obsession>, (09/08/2024).

- Staff G.E.N., 2023. Can a Caterpillar Transform the Future of Drug Delivery? *GEN - Genet. Eng. Biotechnol. News*. <https://www.genengnews.com/topics/drug-discovery/can-a-caterpillar-transform-the-future-of-drug-delivery/>, (08/08/2024).
- StatsTest.com, n.d. G-Test. *StatsTest.com*.
- Sterling S.M., Ducharne A. & Polcher J., 2012. The impact of global land-cover change on the terrestrial water cycle. <https://www.nature.com/articles/nclimate1690>, (02/04/2024).
- Suzzi-Simmons A., 2023. Status of deforestation of Madagascar. *Glob. Ecol. Conserv.* **42**, e02389, DOI:10.1016/j.gecco.2023.e02389.
- Swaay C., Regan E., Ling M., Bozhinovska E., Fernández M., Huertas B., Chooi-Khim P., Kőrösi Á., Marini-Filho O., Meerman J., Peer G., Sáfián S., Sam L., Shuey J., Taron D., Terblanche R., Uehara-Prado M. & Underhill L., 2015. *Guidelines for Standardized Global Butterfly Monitoring*.
- Teague M., 2018. Inside the Murky World of Butterfly Catchers. *Natl. Geogr.* <https://www.nationalgeographic.com/magazine/article/butterfly-catchers-collectors-indonesia-market-blumei>, (09/08/2024).
- Thomas J., 2005. Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* **360**, 339–57, DOI:10.1098/rstb.2004.1585.
- Thompson J., 2022. To kill or not to kill: Butterflying during the “insect apocalypse.” *Vox*. <https://www.vox.com/the-highlight/23055318/butterfly-collection-insect-climate-change>, (09/08/2024).
- Thuillier W., Broennimann O. & Hughes G., 2006. Vulnerability of African mammals to anthropogenic climate change under conservative land transformation assumptions. https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1365-2486.2006.01115.x?casa_token=znbVJAsmFA4AAAAA%3AYldyLksqnXD4Nv4TD6ik3csJ1QUZXQ1L_aeubBUR5NVIXh3AXmrqTXxm3CDf0sl2SyQC1yZFE2P1UIM, (01/04/2024).
- Tracewski Ł., Butchart S.H.M., Di Marco M., Ficetola G.F., Rondinini C., Symes A., Wheatley H., Beresford A.E. & Buchanan G.M., 2016. Toward quantification of the impact of 21st-century deforestation on the extinction risk of terrestrial vertebrates. *Conserv. Biol.* **30**(5), 1070–1079, DOI:10.1111/cobi.12715.
- Tsai C.-C., Childers R.A., Nan Shi N., Ren C., Pelaez J.N., Bernard G.D., Pierce N.E. & Yu N., 2020. Physical and behavioral adaptations to prevent overheating of the living wings of butterflies. *Nat. Commun.* **11**(1), 551, DOI:10.1038/s41467-020-14408-8.
- Turner B.L., Lambin E.F. & Reenberg A., 2007. The emergence of land change science for global environmental change and sustainability. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **104**(52), 20666–20671, DOI:10.1073/pnas.0704119104.
- van Langevelde F., Ettema J.A., Donners M., WallisDeVries M.F. & Groenendijk D., 2011. Effect of spectral composition of artificial light on the attraction of moths. *Biol. Conserv.* **144**(9), 2274–2281, DOI:10.1016/j.biocon.2011.06.004.
- Van Nouhuys S., Singer M. & Nieminen M., 2003. Spatial and temporal patterns of caterpillar performance and the suitability of two host plant species. <https://resjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1046/j.1365-2311.2003.00501.x>, (08/08/2024).
- Varone L., Logarzo G., Martínez J.J., Navarro F., Carpenter J.E. & Hight S.D., 2015. Field Host Range of *Apanteles opuntiarum* (Hymenoptera: Braconidae) in Argentina, a Potential Biocontrol Agent of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) in North America. *Fla. Entomol.* **98**(2), 803–806, DOI:10.1653/024.098.0265.

- Velázquez E. & Wiegand T., 2020. Competition for light and persistence of rare light-demanding species within tree-fall gaps in a moist tropical forest. *Ecology* **101**(7), e03034, DOI:10.1002/ecy.3034.
- Vences M., Wollenberg K.C., Vieites D.R. & Lees D.C., 2009. Madagascar as a model region of species diversification. *Trends Ecol. Evol.* **24**(8), 456–465, DOI:10.1016/j.tree.2009.03.011.
- Vieilledent G., Grinand C., Rakotomalala F.A., Ranaivosoa R., Rakotoarijaona J.-R., Allnut T.F. & Achard F., 2018. Combining global tree cover loss data with historical national forest cover maps to look at six decades of deforestation and forest fragmentation in Madagascar. *Biol. Conserv.* **222**, 189–197, DOI:10.1016/j.biocon.2018.04.008.
- Waeber P.O., Rafanoharana S., Rasamuel H.A., Wilmé L., Waeber P.O., Rafanoharana S., Rasamuel H.A. & Wilmé L., 2019. Parks and Reserves in Madagascar: Managing Biodiversity for a Sustainable Future. In: *Protected Areas, National Parks and Sustainable Future*. IntechOpen.
- Waeber P.O., Schuurman D., Ramamonjisoa B., Langrand M., Barber C.V., Innes J.L., Lowry P.P. & Wilmé L., 2019. Uplisting of Malagasy precious woods critical for their survival. *Biol. Conserv.* **235**, 89–92, DOI:10.1016/j.biocon.2019.04.007.
- Walpole M.J. & Sheldon I.R., 1999. Sampling butterflies in tropical rainforest: an evaluation of a transect walk method. *Biol. Conserv.* **87**(1), 85–91, DOI:10.1016/S0006-3207(98)00037-8.
- Wang Q., Dicke M. & Haverkamp A., 2023. Sympatric Pieris butterfly species exhibit a high conservation of chemoreceptors. *Front. Cell. Neurosci.* **17**, DOI:10.3389/fncel.2023.1155405.
- Wang Z., Chan W.-P. & Pham N.T., 2023. One in five butterfly species sold online across borders - ScienceDirect. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320723001933>, (09/08/2024).
- Ward B.C., 2002. Land Use, Environment, and Social Change in Madagascar.
- Wiorek M., Malik K., Lees D. & Przybyłowicz Ł., 2021. Malagasy Polka Dot Moths (Noctuoidea: Erebiidae: Arctiinae: Syntomini) of Ambohitantely—endemism in the most important relict of Central Plateau rainforest in Madagascar. *PeerJ* **9**, e11688, DOI:10.7717/peerj.11688.
- Wurz A., Grass I., Lees D.C., Rakotomalala A.A.N.A., Sáfián S., Martin D.A., Osen K., Loos J., Benasoavina E., Alexis T. & Tschardt T., 2022. Land-use change differentially affects endemic, forest and open-land butterflies in Madagascar. *Insect Conserv. Divers.* **15**(5), 606–620, DOI:10.1111/icad.12580.
- Wurz A., Tschardt T., Martin D.A., Osen K., Rakotomalala A.A.N.A., Raveloaritiana E., Andrianisaina F., Dröge S., Fulgence T.R., Sozafy M.R., Andriafanomezantsoa R., Andrianarimisa A., Babarezoto F.S., Barkmann J., Hänke H., Hölscher D., Kreft H., Rakouth B., Guerrero-Ramírez N.R., Ranarijaona H.L.T., Randriamanantena R., Ratsoavina F.M., Raveloson Ravaomanarivo L.H. & Grass I., 2022. Win-win opportunities combining high yields with high multi-taxa biodiversity in tropical agroforestry. *Nat. Commun.* **13**(1), 4127, DOI:10.1038/s41467-022-30866-8.
- Xing S., Au T.F., Dufour P.C., Cheng W., Landry Yuan F., Jia F., Vu L.V., Wang M. & Bonebrake T.C., 2019. Conservation of data deficient species under multiple threats: Lessons from an iconic tropical butterfly (*Teinopalpus aureus*). *Biol. Conserv.* **234**, 154–164, DOI:10.1016/j.biocon.2019.03.029.
- Zaehring J.G., Eckert S. & Messerli P., 2015. Revealing Regional Deforestation Dynamics in North-Eastern Madagascar—Insights from Multi-Temporal Land Cover Change Analysis. *Land* **4**(2), 454–474, DOI:10.3390/land4020454.

- Zhang Y., Wang X., Wang S., Huang W. & Weng Q., 2021. Kinematic and Aerodynamic Investigation of the Butterfly in Forward Free Flight for the Butterfly-Inspired Flapping Wing Air Vehicle. *Appl. Sci.* **11**(6), 2620, DOI:10.3390/app11062620.
- Zhou S., Wang K., Messyas B., Xu Y., Gao M., Li Y. & Wu N., 2022. Functional and taxonomic beta diversity of butterfly assemblages in an archipelago: relative importance of island characteristics, climate, and spatial factors. *Ecol. Indic.* **142**, 109191, DOI:10.1016/j.ecolind.2022.109191.
- Zvereva E.L. & Kozlov M.V., 2021. Biases in ecological research: attitudes of scientists and ways of control. *Sci. Rep.* **11**(1), 226, DOI:10.1038/s41598-020-80677-4.
- [CoL] Catalogue of Life. Bánki, O. eta Roskov, Y., Döring, M., Ower, G., Hernández Robles, D. R., Plata Corredor, C. A., Stjernegaard Jeppesen, T., Örn, A., Vandepitte, L., Hobern, D., Schalk, P., DeWalt, R. E., Ma, K., Miller, J., Orrell, T., Aalbu, R., Abbott, J., Adlard, R., Aedo, C., et al. (2024). Catalogue of Life Checklist (Version 2024-03-26); DOI:10.48580/dfz8d
- [LepIndex] Global Lepidoptera Index. Beccaloni, G., Scoble, M., Kitching, I., Simonsen, T., Robinson, G., Pitkin, B., Hine, A., Lyal, C., Ollerenshaw, J., Wing, P., & Hobern, D. (2024). Global Lepidoptera Index. In O. Bánki, Y. Roskov, M. Döring, G. Ower, D. R. Hernández Robles, C. A. Plata Corredor, T. Stjernegaard Jeppesen, A. Örn, L. Vandepitte, D. Hobern, P. Schalk, R. E. DeWalt, K. Ma, J. Miller, T. Orrell, R. Aalbu, J. Abbott, R. Adlard, C. Aedo, et al., Catalogue of Life Checklist (1.1.24.106); DOI:10.48580/dg4lg-49xk

ANNEXES

Annexe 1. Classification des papillons.

superfamille	famille	sousfamille	tribu	genre	espece	parrain	annee	endemisme	distribution
Papilionoidea	Nymphalidae	Heliconiinae	Acraeini	Acraea	encedon	Linnaeus	1758	cosmopolite	Forestier
Papilionoidea	Nymphalidae	Heliconiinae	Acraeini	Acraea	hova	Boisduval	1833	endémique	Forestier
Papilionoidea	Nymphalidae	Heliconiinae	Acraeini	Acraea	igati	Boisduval	1833	cosmopolite	Forestier
Papilionoidea	Nymphalidae	Heliconiinae	Acraeini	Acraea	masamba	Ward	1872	endémique	Forestier
Papilionoidea	Nymphalidae	Heliconiinae	Acraeini	Acraea	sambavae	Ward	1873	endémique	Forestier
Papilionoidea	Nymphalidae	Heliconiinae	Acraeini	Acraea	zitja	Boisduval	1833	endémique	Generaliste
Papilionoidea	Pieridae	Pierinae	Pierini	Appias	sabina	Felder	1865	endémique	Forestier
Papilionoidea	Pieridae	Pierinae	Pierini	Belenois	helcida	Boisduval	1833	endémique	Forestier
Papilionoidea	Pieridae	Coliadinae	Coliadini	Catopsilia	thauruma	Reakirt	1866	cosmopolite	Generaliste
Bombycoidea	Sphingidae	Macroglossinae	Dilophonotini	Cephonodes	hylas	Wallengren	1858	cosmopolite	Generaliste
Papilionoidea	Nymphalidae	Charaxinae	Charaxini	Charaxes	analava	Ward	1872	endémique	Forestier
Papilionoidea	Nymphalidae	Charaxinae	Charaxini	Charaxes	andranodorus	Mabille	1884	endémique	Forestier
Papilionoidea	Nymphalidae	Charaxinae	Charaxini	Charaxes	antamboulou	Lucas	1872	endémique	Forestier
Papilionoidea	Nymphalidae	Charaxinae	Charaxini	Charaxes	cacuthis	Hewitson	1863	endémique	Forestier
Papilionoidea	Nymphalidae	Charaxinae	Charaxini	Charaxes	zoolina	Lucas	1872	endémique	Forestier
Geometroidea	Uranidae	Uraninae	Uranini	Chrysidia	riphheus	Drury	1773	endémique	Forestier
Papilionoidea	Pieridae	Pierinae	Teracolini	Colotis	evanthe	Boisduval	1836	cosmopolite	Generaliste
Noctuoidea	Erebidae	Erebinae	Erebini	Cylogramma	disturbans	Walker	1858	endémique	Forestier
Papilionoidea	Nymphalidae	Cyrestinae	Cyrestini	Cyrestis	camillus	Boisduval	1832	endémique	Forestier
Papilionoidea	Nymphalidae	Danainae	Danaini	Danaus	chrysiptus	Linnaeus	1758	cosmopolite	Generaliste
Papilionoidea	Pieridae	Pierinae	Pierini	Dixeia	charina	Grose-Smith	1898	cosmopolite	Generaliste
Noctuoidea	Erebidae	Erebinae	Erebini	Erebus	walkerii	Butler	1875	cosmopolite	Generaliste
Noctuoidea	Erebidae	Calpinae	Ophiderini	Eudocima	imperator	Guérin-Ménéville	1832	cosmopolite	Generaliste
Papilionoidea	Pieridae	Coliadinae	Euremini	Eurema	brigitta	Boisduval	1833	cosmopolite	Generaliste
Papilionoidea	Pieridae	Coliadinae	Euremini	Eurema	desjardansii	Boisduval	1833	endémique	Generaliste
Papilionoidea	Pieridae	Coliadinae	Euremini	Eurema	floricola	Boisduval	1833	cosmopolite	Forestier
Papilionoidea	Pieridae	Coliadinae	Euremini	Eurema	hapale	Mabille	1882	cosmopolite	Generaliste
Papilionoidea	Nymphalidae	Biblidinae	Biblidini	Eurytela	narinda	Ward	1872	endémique	Forestier
Papilionoidea	Papilionidae	Papilioninae	Leptocircini	Graphium	cyrnus	Boisduval	1836	endémique	Forestier
Papilionoidea	Papilionidae	Papilioninae	Leptocircini	Graphium	endochus	Boisduval	1836	endémique	Forestier
Papilionoidea	Nymphalidae	Nymphalinae	Kallimini	Hypolimnas	dexitheia	Hewitson	1863	endémique	Forestier
Noctuoidea	Erebidae	Erebinae	Hypopyriini	Hypopyra	megalesia	Mabille	1879	endémique	Generaliste
Papilionoidea	Nymphalidae	Nymphalinae	Kallimini	Junonia	eurodoce	Westwood	1850	endémique	Forestier
Papilionoidea	Nymphalidae	Nymphalinae	Kallimini	Junonia	goudoti	Boisduval	1833	cosmopolite	Generaliste
Papilionoidea	Pieridae	Pierinae	Leptosiaini	Leptosia	nupta	Bernardi	1959	endémique	Forestier
Papilionoidea	Nymphalidae	Satyrinae	Melanitini	Melanitis	leda	Linnaeus	1758	cosmopolite	Generaliste
Papilionoidea	Pieridae	Pierinae	Pierini	Mylothris	phleris	Boisduval	1833	endémique	Forestier
Papilionoidea	Nymphalidae	Limentidinae	Neptini	Neptis	kikideli	Boisduval	1833	endémique	Forestier
Papilionoidea	Papilionidae	Papilioninae	Papilionini	Papilio	delalandei	Godart	1824	endémique	Forestier
Papilionoidea	Papilionidae	Papilioninae	Papilionini	Papilio	demodocus	Esper	1798	cosmopolite	Generaliste
Papilionoidea	Papilionidae	Papilioninae	Papilionini	Papilio	epiphorbas	Boisduval	1833	endémique	Generaliste
Papilionoidea	Papilionidae	Papilioninae	Papilionini	Papilio	oribazus	Boisduval	1836	endémique	Forestier
Papilionoidea	Nymphalidae	Heliconiinae	Vagrantini	Phalanta	madagascariensis	Mabille	1887	endémique	Forestier
Papilionoidea	Nymphalidae	Nymphalinae	Kallimini	Precis	andremiaja	Boisduval	1833	endémique	Generaliste
Papilionoidea	Nymphalidae	Nymphalinae	Kallimini	Precis	oene	Boisduval	1833	cosmopolite	Generaliste
Papilionoidea	Nymphalidae	Limentidinae	Limentitidini	Pseudacraea	imerina	Hewitson	1865	endémique	Forestier
Papilionoidea	Nymphalidae	Limentidinae	Limentitidini	Pseudacraea	lucetia	Cramer	1779	endémique	Forestier
Papilionoidea	Nymphalidae	Nymphalinae	Kallimini	Salamis	anacardi	Vinson	1864	endémique	Forestier
Papilionoidea	Nymphalidae	Nymphalinae	Kallimini	Salamis	anteva	Ward	1870	endémique	Forestier
Papilionoidea	Nymphalidae	Heliconiinae	Vagrantini	Smerina	manoro	Ward	1871	endémique	Forestier
Noctuoidea	Erebidae	Arctiinae	Syntomini	Thyrosticta	minuta	Boisduval	1833	endémique	Generaliste

Annexe 2. Packages utilisés dans les tests statistiques.

Packages	Résultat
ggplot2	Boxplot Ggplot Piechart
vegan	Courbe d'accumulation Estimateur de Chao1 Indice de Shannon
ape	PCoA
missMDA	PCoA
factorMineR	PCoA
pgirmess	G-test
taxize	Roue évolutive

Annexe 3 et 4. Données récoltées par site et par méthode de piégeage.

Méthodes de piégeage	Analamazaotra_FP	Mantadia_LI	Maromizaha_AF	Maromizaha_FP	Total
Filet à papillons	169	272	111	68	620
Acraea_encedon	1	37	7	1	46
Acraea_hova				3	3
Acraea_igati				3	3
Acraea_masamba	9			1	10
Acraea_sambavae		2			2
Acraea_zitja	2	20	2	3	27
Appias_sabina		2			2
Belenois_helcida	3				3
Catopsilia_thauruma			1		1
Cephonodes_hylas			1		1
Charaxes_antamboulou				1	1
Chrysidia_rhipheus	1		6		7
Colotis_evanthe	1				1
Cylogramma_disturbans	2	2	2		6
Cyrestis_camillus	1		1		2
Danaus_chrysippus		2			2
Dixeia_charina	1	1			2
Eudocima_imperator				2	2
Eurema_brigitta		19	5		24
Eurema_desjardansii	2	17	7		26
Eurema_floricola	12	19			31
Eurema_hapale		8	5	2	15
Graphium_cyrnus	2				2
Graphium_endochus	1	1			2
Hypolimnas_dexitheia	1	4		1	6
Junonia_eurodoce	1		1	1	3
Junonia_goudoti	5	7	6	1	19
Leptosia_nupta				1	1
Melanitis_leda	1	12	3	1	17
Mylothris_phileris	18	18	2	9	47
Papilio_delalandei	18	1	1		20
Papilio_demodocus			10		10
Papilio_epiphorbas	2		1		3
Papilio_oribazus	4		5	12	21
Phalanta_madagascariensis		2		2	4
Precis_andremiaja	2	3	2	3	10
Precis_oenone	1		1		2
Pseudacraea_imerina	2				2
Pseudacraea_lucretia	2			2	4
Salamis_anacardii	5	3	1	6	15
Salamis_anteva	1				1
Smerina_manoro	2			1	3
Thyrosticta_minuta	2				2
z1_Heteropsis_spp	56	56	31	7	150
z2_Hesperiidae_NA	7	21	9	2	39
z3_Lycaenidae_NA	1	15	1	3	20
Piège à Charaxes	53	101	18	99	271
Charaxes_analava		1		3	4
Charaxes_andranodorus		3		2	5
Charaxes_antamboulou	1	4	2	7	14
Charaxes_cacuthis				1	1
Charaxes_zoolina	1				1
Dixeia_charina	1				1
Erebus_walkerii			1		1
Eurytela_narinda	1				1
Hypopyra_megalesia			1		1
Melanitis_leda		4			4
Neptis_kikideli	2				2
Pseudacraea_imerina	1				1
Pseudacraea_lucretia	1	1		1	3
z1_Heteropsis_spp	2	6	2	3	13
z4_nID_Noct	43	82	12	82	219
Total général	222	373	129	167	891

Famille et espèces capturées	AP		Total AP	ZA		Total ZA	Total général
	Analamazaotra_FP	Maromizaha_FP		Mantadia_LI	Maromizaha_AF		
Erebidae	4	1	5			4	4
Cyligramma	2		2			2	2
Cyligramma_disturbans	2		2			2	2
Erebus						1	1
Erebus_walkerii						1	1
Eudocima		1	1				1
Eudocima_imperator		1	1				1
Hypopyra						1	1
Hypopyra_megalesia						1	1
Thyrosticta	2		2				2
Thyrosticta_minuta	2		2				2
Nymphalidae	43	40	83	96		24	120
Acraea	12	11	23	59		9	68
Acraea_ancedon	1	1	2	37		7	44
Acraea_hova			3				3
Acraea_igati			3				3
Acraea_masamba	9	1	10				10
Acraea_sambavae							2
Acraea_zitja	2	3	5	20		2	22
Charaxes	2	14	16	8		2	10
Charaxes_analava			3	1			4
Charaxes_andranodorus			2	3			5
Charaxes_antamboulou	1	8	9	4		2	15
Charaxes_cacuthis			1				1
Charaxes_zoolina	1		1				1
Cyrestis	1		1			1	1
Cyrestis_camillus	1		1			1	2
Danaus				2			2
Danaus_chrysippus				2			2
Eurytela	1		1				1
Eurytela_narinda	1		1				1
Hypolimnas	1	1	2				2
Hypolimnas_dexitha	1	1	2				2
Junonia	6	2	8	7		7	14
Junonia_eurodoce	1	1	2			1	3
Junonia_goudoti	5	1	6	7		6	13
Melanitis	1	1	2	16		2	18
Melanitis_leda	1	1	2	16		2	18
Neptis	2		2				2
Neptis_kikideli	2		2				2
Phalanta		2	2				2
Phalanta_madagascariensis		2	2				2
Precis	3	1	4	3		2	5
Precis_andremiaja	2	1	3	3		1	4
Precis_oenone	1		1			1	2
Pseudacraea	6	3	9	1			10
Pseudacraea_imerina	3		3				3
Pseudacraea_lucretia	3	3	6	1			7
Salamis	6	4	10			1	11
Salamis_anacardii	5	4	9			1	10
Salamis_anteva	1		1				1
Smerina	2	1	3				3
Smerina_manoro	2	1	3				3
Papilionidae	24	9	33	2		16	18
Graphium	2		2	1			1
Graphium_cyrnus	1		1				1
Graphium_endochus	1		1	1			2
Papilio	22	9	31	1		16	17
Papilio_delalandei	17		17	1		1	19
Papilio_demodocus						9	9
Papilio_epiphorbas	2		2			1	3
Papilio_oribazus	3	9	12			5	17
Pieridae	35	8	43	84		20	104
Appias				2			2
Appias_sabina				2			2
Belenois	3		3				3
Belenois_helcida	3		3				3
Catopsilia						1	1
Catopsilia_thauruma						1	1
Colotis	1		1				1
Colotis_evanthe	1		1				1
Dixeia	2		2	1			1
Dixeia_charina	2		2	1			3
Eurema	14	2	16	63		17	80
Eurema_brigitta				19		5	24
Eurema_desjardansii	2		2	17		7	26
Eurema_floricola	12		12	19			31
Eurema_hapale		2	2	8		5	15
Mylothris	15	6	21	18		2	20
Mylothris_phileris	15	6	21	18		2	20
Sphingidae						1	1
Cephonodes						1	1
Cephonodes_hylas						1	1
Uranidae	1		1			6	6
Chrysididae	1		1			6	6
Chrysididae_rhipheus	1		1			6	7
Total général	107	58	165	182	71	253	418

PC	Somme de AB
Maromizaha_AF	4
S1A	1
Erebus_walkeri	1
S1B	1
Hypopyra_megalesia	1
S1C	2
Charaxes_antamboulou	2
Analamazaotra_FP	8
S2A	4
Charaxes_zoolina	1
Dixeia_charina	1
Eurytela_narinda	1
Neptis_kikideli	1
S2C	4
Charaxes_antamboulou	1
Neptis_kikideli	1
Pseudacraea_imerina	1
Pseudacraea_lucretia	1
Mantadia_LI	13
S3A	2
Charaxes_antamboulou	2
S3B	5
Charaxes_analava	1
Charaxes_andranodorus	2
Charaxes_antamboulou	1
Melanitis_leda	1
S3C	6
Charaxes_andranodorus	1
Charaxes_antamboulou	1
Melanitis_leda	3
Pseudacraea_lucretia	1
Maromizaha_FP	14
S4A	1
Charaxes_antamboulou	1
S4B	3
Charaxes_analava	1
Charaxes_andranodorus	1
Charaxes_antamboulou	1
S4C	10
Charaxes_analava	2
Charaxes_andranodorus	1
Charaxes_antamboulou	5
Charaxes_cacuthis	1
Pseudacraea_lucretia	1

PC	Somme de AB
Maromizaha_AF	4
S1A	1
S1A4	1
S1B	1
S1B2	1
S1C	2
S1C5	2
Analamazaotra_FP	8
S2A	4
S2A1	1
S2A2	1
S2A4	1
S2A5	1
S2C	4
S2C2	2
S2C4	1
S2C5	1
Mantadia_LI	13
S3A	2
S3A1	2
S3B	5
S3B2	2
S3B4	3
S3C	6
S3C1	1
S3C3	3
S3C5	2
Maromizaha_FP	14
S4A	1
S4A1	1
S4B	3
S4B1	1
S4B3	1
S4B4	1
S4C	10
S4C1	3
S4C2	3
S4C3	2
S4C5	2
PC	39

Annexe 5. Sources des images utilisées dans les représentations virtuelles des captures.

26 *Precis Illustrations Image* : PICRYL - Public Domain Media Search Engine Public Domain Search}. (s. d.). Consulté 16 août 2024, à l'adresse <https://reopenrose.getarchive.net/amp/topics/precis+illustrations>

124942 *Charaxes analava_d_IN.jpg* (1500×1001). (s. d.). Consulté 16 août 2024, à l'adresse https://fm-digital-assets.fieldmuseum.org/806/389/124942_Charaxes_analava_d_IN.jpg

Acraea encedon. (s. d.). Consulté 16 août 2024, à l'adresse <https://insecta.pro/taxonomy/56346>

BOLD Systems : *Taxonomy Browser—Smerina manoro {species}*. (s. d.). Consulté 16 août 2024, à l'adresse https://v3.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?taxid=210391

Charaxes cacuthis. (s. d.). *BioQuipBugs*. Consulté 16 août 2024, à l'adresse <https://bioquipbugs.com/product/charaxes-cacuthis/>

Eurytela narinda Ward, 1872. (s. d.). African Butterfly Database. Consulté 16 août 2024, à l'adresse https://abdb-africa.org/species/eurytela_narinda

Foto 6340084, (c) Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, Department of Entomology, alguns direitos reservados (CC BY-NC-SA) · BioDiversity4All. (s. d.). BioDiversity4All. Consulté 16 août 2024, à l'adresse <https://www.biodiversity4all.org/photos/6340084>

Galerie. (s. d.). Consulté 16 août 2024, à l'adresse https://collections-biologie.u-bordeaux.fr/Galerie_Papillons/Galerie_Catopsilia_thauruma.html

Institution, S. (s. d.). *Charaxes andranadorus*. Smithsonian Institution. Consulté 16 août 2024, à l'adresse https://www.si.edu/object/charaxes-andranadorus%3Anmnhentomology_11014147

Junonia goudoti Madagascar. (s. d.). *World of Butterflies and Moths*. Consulté 16 août 2024, à l'adresse <https://wobam.co.uk/product/junonia-goudoti-madagascar/>

Le Site des Acraea de Dominique Bernaud. (s. d.). Consulté 16 août 2024, à l'adresse <https://www.acraea.com/php/photo.php?type=specimen&index=sganzini&numero=0003>

Lepidoptères. (s. d.). Consulté 16 août 2024, à l'adresse https://collections-biologie.u-bordeaux.fr/Fiches_Lepidopteres_Chassagny/Colotis-evanthe.html

Lycaenidae de Madagascar I. (s. d.). *guyane-insecte.forumactif.com*. Consulté 16 août 2024, à l'adresse <https://guyane-insecte.forumactif.com/t1021-lycaenidae-de-madagascar-1>

Oberthür, C. (1904). *Etudes de lépidoptérologie comparée*. Impr. Oberthür. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.8792>

ondrej.zicha(at)gmail.com, O. Z. (s. d.). *BioLib : Biological library*. Consulté 16 août 2024, à l'adresse <https://www.biolib.cz/en/taxon/id325212/>

Photo 50675175, (c) shirdipam, some rights reserved (CC BY-NC), uploaded by shirdipam · iNaturalist United Kingdom. (s. d.). iNaturalist United Kingdom. Consulté 16 août 2024, à l'adresse <https://uk.inaturalist.org/photos/50675175>

Salamis duprei /Mâle Photos. (s. d.). Adobe Stock. Consulté 16 août 2024, à l'adresse <https://stock.adobe.com/fr/images/salamis-duprei-male/136637415>

Sharp Photography. (s. d.). Sharpphotography. Consulté 16 août 2024, à l'adresse <https://www.sharpphotography.co.uk>

Sphingidae Taxonomic Inventory | Creating a taxonomic e-science. (s. d.). Consulté 16 août 2024, à l'adresse <https://sphingidae.myspecies.info/>

Williams, M. (s. d.-a). *142 Genus Dixeia Talbot*.

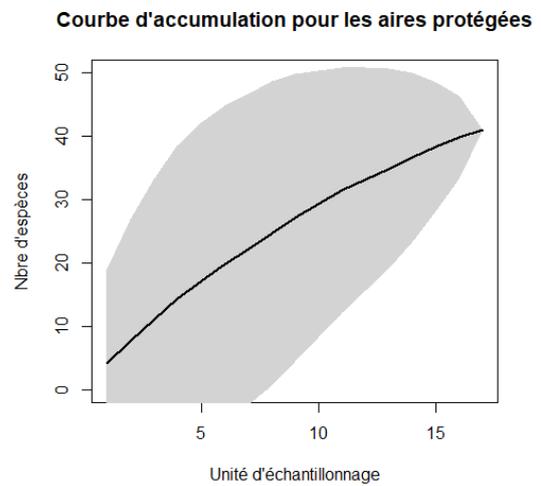
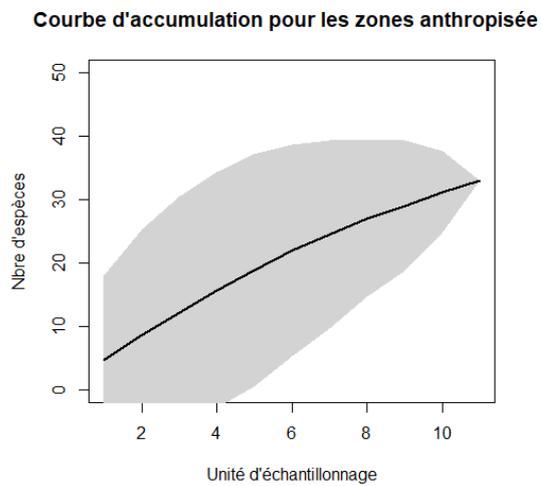
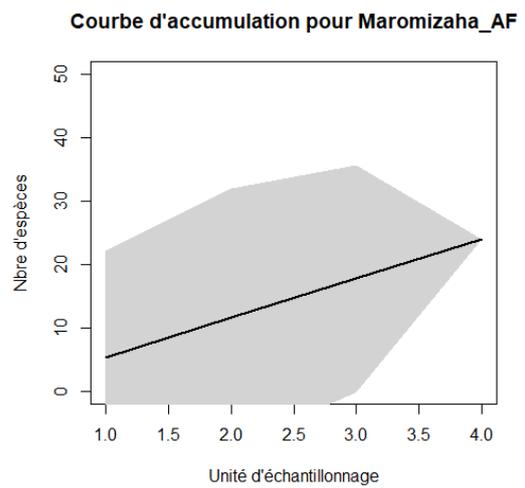
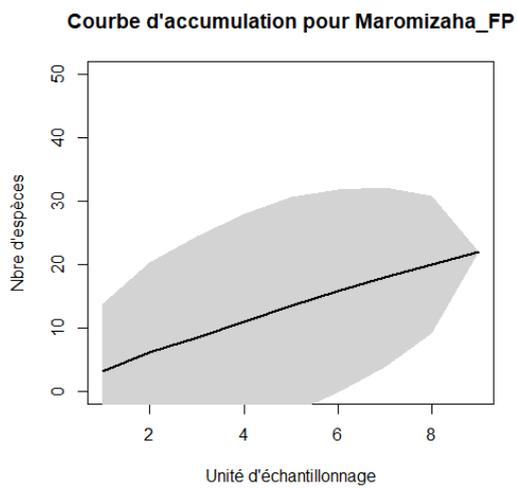
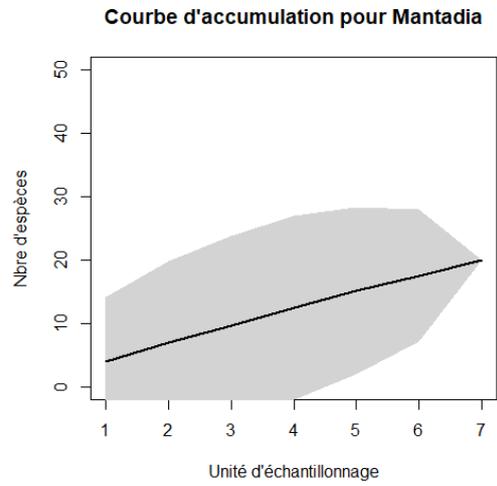
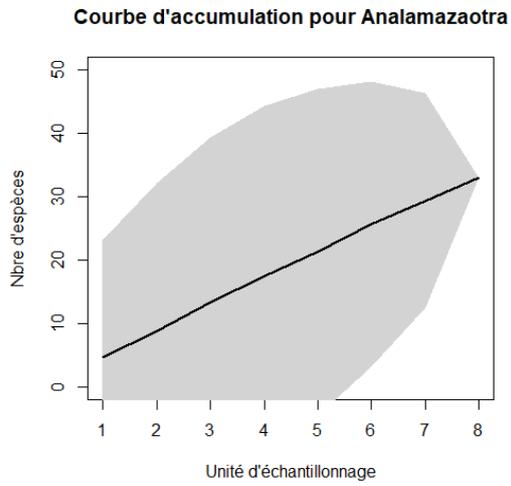
Williams, M. (s. d.-b). *209 Genus Phalanta Horsfield*.

Williams, M. (s. d.-c). *246 Genus Eurema Hubner*.

Williams, M. (s. d.-d). *378 Genus Pelopidas Walker*.

(S. d.). Consulté 16 août 2024, à l'adresse http://www.jpmoth.org/~dmoth/Butterflies_of_the_world/03Pieridae/04_Pierinae/02_Anthocharidini/01_Leptosia/Leptosia_nupta/Leptosia_nupta.html

Annexe 6 : courbes d'accumulation pour les sites et les types d'habitat.



Annexe 7 : Analyses en composantes principales.

