

Les recherches franco-malgaches à Belobaka de 2003 à 2012 (Province de Mahajanga, nord-ouest de Madagascar)

Dominique GOMMERY¹, Beby RAMANIVOSOA², Pierre MEIN³, Frank SÉNÉGAS¹, Martine FAURE⁴ & Claude GUÉRIN

¹ CR2P - Centre de Recherche en Paléontologie - Paris, CNRS - MNHN - Sorbonne Université, Campus Pierre et Marie Curie - Jussieu, T. 46 - 56, E.5, Case 104, F-75252 Paris cedex 05, France. E-mail: dominique.gommery@sorbonne-universite.fr, frank.senegas@sorbonne-universite.fr

² Faculté des Sciences, de Technologies et de l'Environnement, Université de Mahajanga, BP 652, Mahajanga 401, Madagascar. E-mail: lalaseheno@moov.mg

³ Université Claude Bernard - Lyon 1, Ens de Lyon, CNRS, UMR 5276 LGL-TPE, F-69622 Villeurbanne, France. E-mail: pierre.mein@gmail.com

⁴ Université Lumière - Lyon 2, UFR Temps et Territoires, 5 avenue Pierre Mendès-France, F-69676 Bron cedex, France et Université Claude Bernard - Lyon 1, CNRS, UMR 5276 LGL-TPE, F-69622 Villeurbanne, France. E-mail: fauremartine@free.fr

Résumé

Les gisements ayant livré des subfossiles étaient assez rares dans le nord-ouest de Madagascar avant les recherches dans les formations karstiques menées par la Mission Archéologique et Paléontologique dans la Province de Mahajanga (MAPPM). Le site de Belobaka était connu pour avoir livré quelques restes subfossiles, dont du *Pachylemur insignis*, lors d'une expédition en 1911 et 1912, mais n'avait plus fait l'objet de recherche par la suite. Entre 2003 et 2012, des prospections et des fouilles y sont effectuées par l'équipe franco-malgache de la MAPPM; elles ont conduit à la découverte de nouveaux remplissages karstiques. Quelques subfossiles provenant de Belobaka ont déjà été publiés en 2009 et 2010. Depuis, de nouveaux spécimens ont été découverts. Nous présentons ici une synthèse de l'ensemble des découvertes faites à Belobaka, qui montre l'importance de ce site pour la connaissance de la faune pléistocène supérieur et holocène du nord-ouest de l'île de Madagascar, notamment les rongeurs (Nesomyidae), les primates (Archaeolemuridae, Megaladapidae, Palaeopropithecidae, Lemuridae, Lepilemuridae, Cheirogaleidae), et l'hippopotame *Hippopotamus laloumena*.

Mots-clés

Mammifères subfossiles, Pléistocène supérieur, Holocène, Karst, Madagascar.

Abstract

The Franco-Malagasy researches in Beloka between 2003 and 2012 (Mahajanga Province, northwestern Madagascar). Subfossil deposits in northwestern Madagascar were poorly known before our project "Mission Archéologique et Paléontologique dans la Province de Mahajanga" (MAPPM) started to prospect the endokarst deposits in the region. The site of Belobaka yielded subfossil remains, including *Pachylemur insignis*, during an expedition in 1911 and 1912, but no further research was carried out there. Between 2003 and 2012, new surveys and excavations were undertaken by the Franco-Malagasy team of MAPPM, which led to the discovery of previously unknown karst infillings. Some subfossil remains from Belobaka were published in 2009 and 2010. Since then, new specimens have been discovered. We present here a synthesis of all the discoveries that were made at Belobaka, which underscores the relevance of this site for understanding the Northwestern Malagasy Upper Pleistocene and Holocene faunas. Among the mammals from the region are Rodents (Nesomyidae), Primates (Archaeolemuridae, Megaladapidae, Palaeopropithecidae, Lemuridae, Lepilemuridae, Cheirogaleidae), and Hippopotamus, *Hippopotamus laloumena*.

Keywords

Subfossil mammals, Upper Pleistocene, Holocene, Karst, Madagascar.

1. INTRODUCTION

La première prospection à Belobaka dans la Province de Mahajanga (nord-ouest de Madagascar) (Fig. 1) par l'équipe franco-malgache de la Mission Archéologique et Paléontologique dans la Province de Mahajanga (MAPPM) date de 2003 (Faure *et al.*, 2010; Gommery *et al.*, 2009; Gommery & Ramanivosoa, 2011). Avant cette date, peu de données concernant les faunes subfossiles étaient connues dans une zone située à moins de 20 km autour de la ville de Mahajanga.

Des recherches avaient été menées entre 1961 et 1964 à Amparihingidro, un ancien marécage qui a livré notamment divers ossements d'hippopotame (attribués alors à *Hippopotamus lemerlei*), de lémuriens de grande taille (*Megaladapis* sp., *Palaeopropithecus* sp., *Archaeolemur edwardsi*) et de la tortue géante (*Aldabrachelys abrupta*) (Bour, 1984; Griveaud, 1961; Mahé 1965a, b; Mahé & Sourdat, 1972). W. Kaudern (1918) avait signalé un autre site ayant livré quelques restes subfossiles (une incisive et un fragment de la partie distale d'un humérus qui ont été attribués à un lémurien, *Pachylemur insignis*, ainsi que des restes mandibulaires de Tenrecidae, *Microgale* sp.). Ces restes ont été découverts lors d'une expédition entre 1911 et 1912, dans une grotte à une dizaine de kilomètres de Mahajanga et proche du village d'Amparigihindro, la localisation précise étant inconnue.

En 2003, les membres de la MAPPM ont entrepris des recherches pour tenter de retrouver cette grotte. Seul le massif calcaire de Belobaka correspond à la description de la publication de Kaudern (1918) où six grottes étaient déjà connues comme sites touristiques (BEL I à BEL VI,

Fig. 1) (Gommery & Ramanivosoa, 2011; Gommery *et al.*, 2009; Sibert *et al.*, 2013). Ces grottes sont classées depuis 1939, mais n'ont été reconnues comme patrimoine national malgache qu'en 2011. Lors de la prospection de 2003, ces six grottes ont été prospectées ainsi que la zone avoisinante située à l'est de ces dernières, car présentant des activités d'extraction récente de roche. A partir de 2004 et jusqu'en 2012, les recherches se sont concentrées dans la zone situées à l'ouest des six grottes classées de Belobaka et où il existe deux carrières de très grandes dimensions que nous avons appelées la « carrière principale » et la « carrière ouest » (Fig. 1).

Nous y avons découvert un nouveau lémurien, *Palaeopropithecus kelyus* (Gommery *et al.*, 2009), une nouvelle espèce de rongeur, *Brachytarsomys mahajambaensis* (Mein *et al.*, 2010), et des restes dentaires et post-crâniens de l'hippopotame, *Hippopotamus laloumena* (Faure *et al.*, 2010). En 2010, un museau de lémurien pouvant être rapporté au genre *Archaeolemur* a été découvert à BEL I (par des étudiants de l'Université de Mahajanga, formés aux techniques de terrain par les membres de la MAPPM), dans une anfruosité très profonde de la grotte.

Nous présentons ici une synthèse des différentes découvertes de subfossiles dont une grande partie n'a pas encore été publiée. L'ensemble du matériel ne sera pas décrit et/ou mentionné dans cet article, car certains groupes (carnivores, squamates, amphibiens et oiseaux) sont représentés par des restes trop fragmentaires, il nous a toutefois semblé important de les signaler dans une liste faunique préliminaire (Tab. 1). Il en est de même pour les chiroptères et les insectivores dont l'étude est en cours.

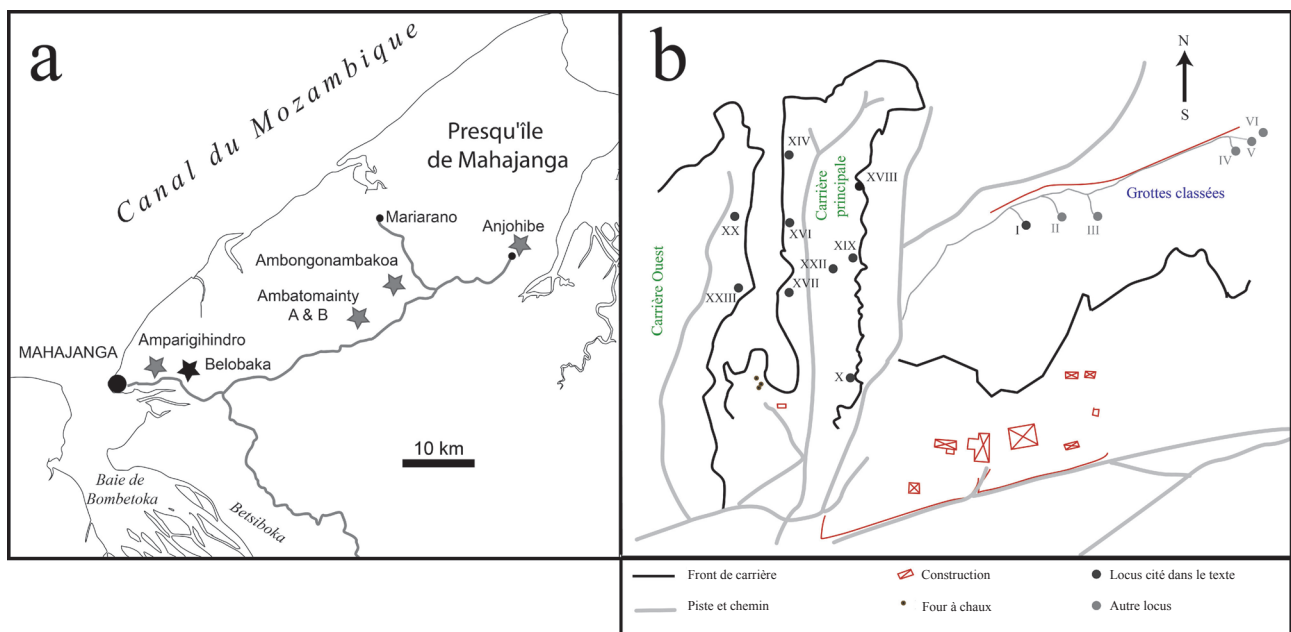


Fig. 1 : a: Carte de localisation du site de Belobaka et d'autres gisements cités dans le texte.

b: Carte de localisation des différents loci du gisement de Belobaka qui ont livré des restes de vertébrés, et des six grottes classées et touristiques.

Le matériel est déposé à l'Université de Mahajanga (à la Faculté des Sciences, de Technologies et de l'Environnement et au Mozea Akiba).

Les dents supérieures sont indiquées par des lettres capitales (I = incisive, C = canine, P = prémolaire et M = molaire) suivies par le rang qu'elles occupent (M1 pour la première molaire supérieure). Il en est de même pour les dents inférieures, mais avec des lettres minuscules. Cette nomenclature est appliquée pour toutes les dents des différents taxons cités dans cet article.

2. PRÉSENTATION GÉNÉRALE DU GISEMENT

Le gisement de Belobaka se situe à environ une dizaine de kilomètres à l'est de la ville de Mahajanga. Dans les années 1980, les carrières de Belobaka ont connu une forte activité de production de gravier nécessaire aux travaux de rénovation de la route nationale reliant Mahajanga à Antananarivo. C'est principalement à cette occasion que les deux grandes carrières (carrière principale et carrière ouest), que l'on peut voir actuellement, se sont étendues (Fig. 1). Nous tenons à préciser que nous n'avons quasiment pas d'informations, même orales des habitants locaux, sur l'histoire de ces carrières avant 1980. Depuis elles produisent, ainsi que d'autres plus petites, des matériaux de construction pour la ville de Mahajanga et sa banlieue.

Un système karstique s'est mis en place dans les roches calcaires datant du Paléocène. Des cavités et des fissures plus ou moins importantes, avec parfois des remplissages, indurés ou non, constituent les différents loci inventoriés (BEL X à BEL XXIV) par les membres de la MAPPM entre 2004 et 2012. Tous ces loci n'ont pas livré de restes de vertébrés, seulement neuf (BEL X, BEL XIV à BEL XX, BEL XXII et BEL XXIII) qui font l'objet de cet article (Fig. 1). Les autres n'ont livré que des coquilles ou des fragments de gastéropodes et ne sont pas présentés dans cet article.

Trois loci (BEL XVII, BEL XX et BEL XXII) ont livré une grande quantité de vertébrés variés (Tab. 1). Les restes subfossiles ont été découverts dans de la brèche de remplissage ou des sédiments meubles, mais également recouverts d'une pellicule plus ou moins épaisse de calcite (parfois cimentés par un niveau de calcite comme c'est le cas des restes d'hippopotame de BEL XVII).

L'exploitation récente des carrières a détruit une grande partie de ces loci et dont seuls des témoins persistent :

- A BEL XVII, il existe des lambeaux de brèche encore *in situ* sur la paroi de la carrière. Deux très grandes dalles de brèche recouverte de calcite ont glissé légèrement sur le talus de sédiment sous-jacent. Ce sont ces dalles qui ont été datées d'environ 20000 BP par D. Genty du Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement (LSCE/UMR 8212) (cf. paragraphe sur les restes d'Hippopotamidés; Faure *et al.*, 2010). Un autre bloc de calcaire contenant un lambeau de

brèche a roulé jusqu'au bas de la carrière. C'est sur ce bloc qu'une mandibule de jeune hippopotame complètement recouverte de calcite a été découverte (elle n'a pas pu être dégagée du fait de sa fragilité).

- A BEL XX, seule une partie du site est visible, car il est recouvert d'une bonne couche de gravats et de terre qui forme la pente d'un talus important. Un promontoire rocheux émerge du talus et est recouvert d'un niveau de calcite puis de brèche fossilifère parfois recouverte d'un niveau partiellement calcifié et/ou de sédiment beige clair constitué d'argile à cailloutis contenant aussi de la microfaune de vertébrés.
- BEL XXII a fait l'objet de fouilles plus importantes entre 2010 et 2012. Le locus était recouvert de remblais contenant un sédiment beige clair, identique à celui de BEL XX, comprenant des restes fauniques (restes indiqués par le préfixe de collection BEL XXIIIS) et des fragments de brèches parfois fossilifères (préfixe BEL XXIIIB). La fouille a permis de mettre en évidence les vestiges d'un cône d'éboulis également cimenté et recouvert d'une couche de calcite. Des restes de *Palaeopropithecus kelyus* ont été découverts *in situ* dans ce cône d'éboulis (préfixe BEL XXIIIP). D'après des témoignages locaux, à l'emplacement de BEL XXII, il existait une grotte qui a disparu suite à l'exploitation de graviers dans les années 1980 pour la construction de la route reliant Mahajanga à Antananarivo.

3. LES RONGEURS

De nos jours, les rongeurs sont représentés à Madagascar uniquement par deux groupes dont l'un (les Nesomyinae) est endémique et bien diversifié. Les représentants de l'autre groupe (les Murinae) ont été introduits par l'homme à la période historique. A l'exception de trois espèces éteintes, *Hypogeomys australis* (Goodman & Rakotondravony, 1996), *Brachytarsomys mahajambensis* et *Nesomys narindaensis* (Mein *et al.*, 2010), tous les taxons découverts dans les sites à subfossiles ont pu être rapportés à des taxons actuels.

Ce sont les restes crâniens et dentaires qui ont servi à l'identification des taxons. La systématique utilisée est celle établie par Wilson & Reeder (2005). Nous ne donnerons les mesures des dents que pour les taxons les plus rares, à savoir *Brachyuromys*, *Brachytarsomys*, *Nesomys* et *Monticolomys*.

Ordre Rodentia Bowdich, 1821
Famille Nesomyidae Major, 1897
Sous-Famille Nesomyinae Major, 1897
Genre *Brachyuromys* Major, 1896

Le genre est actuellement représenté par deux espèces *Brachyuromys betsileoensis* (Bartlett, 1880) et *Brachyuromys ramirohitra* Major, 1896. Leurs aires de

répartition actuelles, bien que différentes en altitude, se recoupent partiellement dans la partie est des hauts plateaux de l'île, dans différents milieux (Garbutt, 2007). A notre connaissance, à l'exception d'une mention de ce genre pour le site d'Antsingiavo (Mein *et al.*, 2010), ce taxon n'a jamais été mentionné dans d'autres sites à subfossiles.

Bien que très rare, *Brachyuromys* sp. (Fig. 2) est représenté à BEL XXII par une mandibule gauche (avec la rangée dentaire complète, BEL XXIIIS $\mu 4'11$: Lm1-m2-m3=7,45 mm, lm1=2,10 mm, lm2=2,25 mm, lm3=2,05 mm) et par une deuxième molaire supérieure gauche (BEL XXIIIS $\mu 3'11$: L=2,52 mm, l=2,17 mm). Sa présence à Belobaka indique que dans le passé, l'aire de répartition de ce taxon était bien plus étendue vers le nord qu'elle ne l'est actuellement.

Genre *Brachytarsomys* Günther, 1875

Les deux espèces actuelles de *Brachytarsomys* vivent respectivement dans le nord-est et dans l'est de Madagascar, dans les forêts humides de basses et moyennes altitudes (Garbutt, 2007).

Brachytarsomys mahajambaensis Mein *et al.*, 2010, l'espèce subfossile, a précédemment été identifiée à Antsingiavo A, Antsingiavo B, Ambatomainty et Belobaka (BEL XVII). Nous confirmons sa présence dans le gisement de Belobaka (Fig. 3) avec une deuxième molaire supérieure gauche à BEL XXII (BEL XXIIIS $\mu 1'11$: L=2,45 mm, l=2,14 mm), une deuxième molaire supérieure droite à BEL XVIII (BEL XVIII $\mu 1'10$: L=2,40 mm, l=1,99 mm), une première molaire inférieure droite à BEL XX (BEL XX $\mu 1'10$: L=2,88 mm, l=1,80 mm) et une troisième molaire inférieure gauche à BEL XVII (BEL XVI l'06: L=2,20 mm, l=1,71 mm). La présence de ce *B. mahajambaensis* indique un environnement passé plus humide que l'actuel (la présence associée de rat dans la partie encroûtée de BELXX semble indiquer une période récente, après la colonisation de l'île par l'homme). La seule autre mention de *Brachytarsomys* sp. a été faite par Goodman & Jungers (2014) à Tsimanampetsotsa.

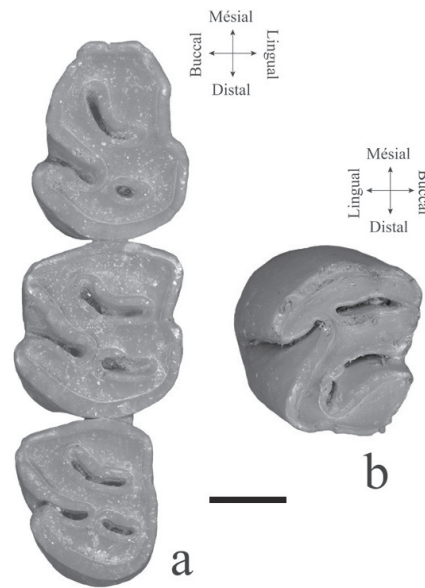


Fig. 2: *Brachyuromys* sp. a – Vue occlusale de la rangée dentaire inférieure gauche (m1-m2-m3); b – Vue occlusale de la m2d. Echelle = 1 mm.

Genre *Nesomys* Peters, 1870

Il existe aujourd'hui trois espèces de *Nesomys*. Deux d'entre elles vivent dans les forêts humides du nord et de l'est de l'île. La troisième espèce est signalée dans la zone à forêt déciduale et dans les Tsingy de l'ouest de Madagascar, mais son comportement n'est que très peu connu (Garbutt, 2007). *Nesomys narindaensis* Mein *et al.*, 2010, l'espèce subfossile, a précédemment été identifiée à Antsingiavo A, Ambatomainty, Ambongonambakoa (Mein *et al.*, 2010), Anjohibe (mentionnée comme nouvelle espèce, mais non nommée par Burney *et al.*, 1997), et dans l'Ankarana [citée en tant que genre par Rasoloharijaona (1999) puis identifiée spécifiquement par Goodman & Jungers, 2014]. Nous signalons, pour la première fois, la présence de *N. narindaensis* à Belobaka (BEL XXII) avec un maxillaire droit portant la première et la deuxième molaires (BEL XXIIIS $\mu 2'11$: LM1-M2=6,70 mm, lM1=2,74 mm, lM2=2,63 mm) (Fig. 4). L'association des deux taxons,

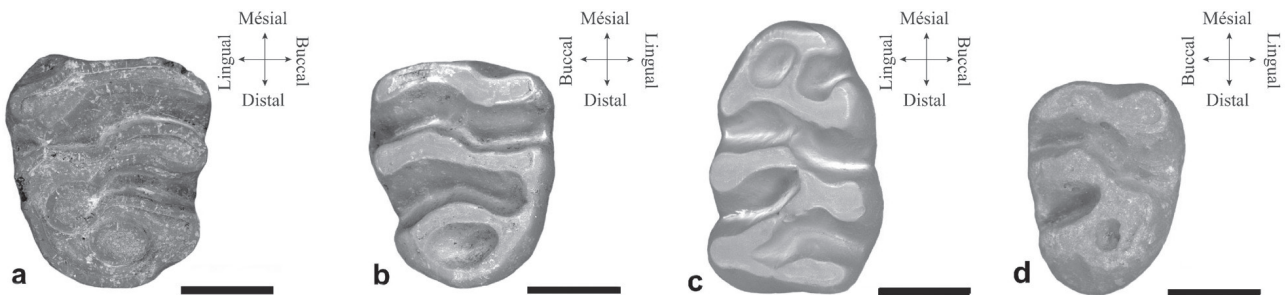


Fig. 3: Vues occlusales de différentes molaires de *Brachytarsomys mahajambaensis*. a - M2g; b - M2d; c - m1d; d - m3g. Echelle = 1 mm.

B. mahajambensis et *N. narindaensis*, semble indiquer une humidité plus importante pour le passé dans le nord-ouest de Madagascar.



Fig. 4: Vue occlusale de la rangée dentaire supérieure droite (M1-M2) de *Nesomys narindaensis*. Echelle = 1 mm.

Genre *Monticolomys* Carleton & Goodman, 1996

L'espèce actuelle *Monticolomys koopmani* Carleton & Goodman, 1996 a une aire de répartition discontinue du sud de l'île jusqu'au nord-est (IUCN, 2016) sur des plateaux montagneux. On la trouve dans les forêts d'altitude (Garbutt, 2007). Carleton & Goodman (1996) indiquent que par le passé, à une époque plus froide, quand la ligne de végétation était plus basse, la distribution de ce taxon a pu être continue. Jamais cité dans le registre subfossile à notre connaissance, nous signalons, pour la première fois, *Monticolomys* sp. à Belobaka (BEL XVII) avec une deuxième molaire supérieure gauche (BEL XVII μ 1'11 : L=1,27, l=1,10) (Fig. 5). Cette présence indique que l'aire de répartition de ce taxon était bien plus importante par le passé que maintenant.

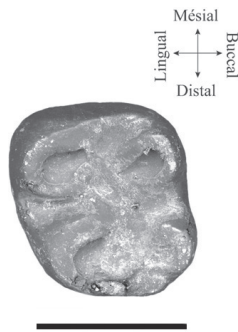


Fig. 5: Vue occlusale de la M2g de *Monticolomys* sp. Echelle = 1 mm.

Genre *Eliurus* Milne-Edwards, 1885

Avec dix espèces actuelles, *Eliurus* est le genre le plus diversifié parmi les rongeurs. On les retrouve dans différents types de milieux. *Eliurus* sp. et *Eliurus myoxinus* Milne-Edwards, 1885 ont été enregistrés dans plusieurs sites holocènes, Andrahomana, Ankilitelo, Anjohibe (Goodman & Jungers, 2014). Le modèle dentaire très similaire des différentes espèces ne nous a pas permis, à Belobaka, d'identifier *Eliurus* en-deçà du genre, à l'exception peut-être, et avec prudence, d'un spécimen attribué à *Eliurus minor* Major, 1896.

Genre *Macrotarsomys* Milne-Edwards & Grandidier, 1898

Il existe trois espèces actuelles réparties dans les forêts sèches et les prairies de l'ouest de Madagascar (Garbutt, 2007; Goodman & Soarimalala, 2005). On retrouve deux d'entre elles (Fig. 6) à Belobaka, *Macrotarsomys bastardi* Milne-Edwards & Grandidier, 1898 à BEL X, BEL XVII, BEL XVIII, BEL XX et BEL XXII; et *Macrotarsomys petteri* Goodman & Soarimalala, 2005 à BEL XVII et BEL XX ainsi que dans d'autres sites holocènes (Goodman & Jungers, 2014).

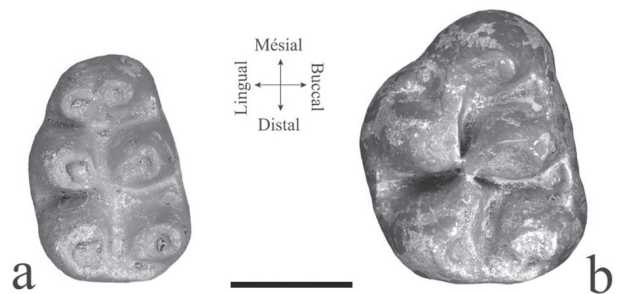


Fig. 6: Comparaison en vue occlusale de la même molaire pour deux espèces de *Macrotarsomys* présentes à Belobaka. a - M1g de *Macrotarsomys bastardi* et b - M1g de *Macrotarsomys petteri*. Echelle = 1 mm.

Famille Muridae Illiger, 1811 Sous-Famille Murinae Illiger, 1811 Genre *Mus* Linnæus, 1758

Une seule espèce de souris existe aujourd'hui à Madagascar *Mus musculus* Linnæus, 1758, qui a été introduite par l'homme et a colonisé tous les milieux (Garbutt, 2007). Les quelques dents de *Mus* identifiées à BEL XVII ont été retrouvées dans le sédiment décalcifié et nous ne savons pas si elles résultent d'une contamination actuelle ou non.

Genre *Rattus* Fischer, 1803

Deux espèces de rat introduites par l'homme vivent actuellement à Madagascar *Rattus rattus* (Linnæus,

1758) et *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) (Garbutt, 2007). Les quelques dents de *Rattus* identifiées à BEL XVII et BEL XXII ont été retrouvées dans le sédiment décalcifié et nous ne savons donc pas si elles résultent de contamination actuelle ou non. Par contre quelques dents ont été découvertes dans le sédiment induré *in situ* de BEL XX, indiquant qu'il existe un niveau récent (après la colonisation de l'île par l'homme) à Belobaka.

4. LES PRIMATES

Les lémurien constituent un groupe emblématique de la faune malgache et sont aussi représentés par des formes éteintes de grande taille (Gommery & Ramanivosoa, 2011). Les taxons encore présents actuellement sont parfois très diversifiés. Il existe peu de travaux spécifiques sur l'anatomie du matériel cranio-dentaire ou du post-cranien, ce qui, parfois, rend une détermination précise impossible. Seuls les restes dentaires ont été utilisés dans cet article, pour permettre d'établir la liste faunique. La systématique utilisée dans le texte suit celle employée par Garbutt (2007), Godfrey *et al.* (2010), Groves (2001) et Mittermeier *et al.* (2010).

Ordre Primate Linnæus, 1758
Super-famille Lemuroidea Mivart, 1864
Famille Archaeolemuridae G. Grandidier, 1905
Genre *Archaeolemur* Filhol, 1895

Archaeolemur sp.

Les restes cranio-dentaires proviennent de quatre loci de Belobaka [BEL I (Fig. 7), BEL XVII, BEL XVIII et BEL XXII]. Les différents restes provenant de BEL XXII ne présentent aucune trace d'usure, ce qui pourrait suggérer qu'ils appartiennent au même individu. Ce genre est très bien représenté dans la Province de Mahajanga (Gommery & Ramanivosoa, 2011), car en dehors de Belobaka, il a été retrouvé dans plus d'une dizaine de sites au nord du fleuve Betsiboka.



Fig. 7: Vue latérale droite du fragment de rangée dentaire supérieure BEL I 1'11, *Archaeolemur* sp. Echelle = 1 cm.

Les spécimens d'archéolémurs du nord et du nord-ouest sont souvent rapportés à *A. edwardsi*, mais ils ont une taille plus grande, en particulier pour le crâne, que ceux du Centre du pays où a été définie l'espèce (voir bibliographie in Gommery *et al.*, 1998 et Gommery & Ramanivosoa, 2011). Godfrey *et al.* (2010) ont suggéré qu'une révision de l'ensemble des collections d'archéolémurs doit être faite pour comprendre les variantes. Cette dernière n'a pas pu aboutir pour des raisons diverses (collections dispersées impliquant des déplacements importants nécessitant des financements probablement non obtenus, mais aussi le non accès aux nouvelles collections).

Famille Megaladapidae Forsyth-Major, 1894
Genre *Megaladapis* Forsyth-Major, 1894

Megaladapis sp.

Les deux restes dentaires pouvant être attribués au genre *Megaladapis* ont été découverts dans un seul locus de Belobaka, BEL XXII. Le spécimen BEL XXIIS 11'11 correspond à une m1 gauche dont seule la partie disto-buccale est absente (L=15,9 mm; lm=8,5 mm (largeur maximale non mesurable). BEL XXIIS 1'12 (Fig. 8) est une M2 gauche complète (L=17,8 mm; l=17,1 mm). Deux autres sites de la Province de Mahajanga, Anjohibe et Amparihingidro, ont livré également des restes de *Megaladapis* (cf. bibliographie citée in Gommery & Ramanivosoa, 2011), mais c'est la première fois, sans aucune ambiguïté, à Belobaka. Il n'est pas possible, actuellement, de préciser l'espèce. Les restes du nord-ouest ainsi que ceux du nord de Madagascar semblent appartenir à une population de *Megaladapis* dont les spécimens présentent des dimensions intermédiaires entre celles de *M. madagascariensis*, qui constitue la plus petite espèce du genre, provenant des régions du sud et du sud-ouest du pays, et *M. grandidieri* des sites du Centre de Madagascar (Godfrey *et al.*, 2010). Une dernière espèce, *M. edwardsi*, est encore plus grande; on la trouve dans le sud et le sud-ouest de l'île.



Fig. 8: Vue occlusale de la M2 gauche BEL XXIIS 1'12, *Megaladapis* sp. Echelle = 1 cm.

Famille Palaeopropithecidae Tattersall, 1973
Genre *Palaeopropithecus* G. Grandidier, 1899

***Palaeopropithecus kelyus* Gommery *et al.*, 2009**

Les restes pouvant être attribués à *P. kelyus* proviennent d'au moins trois loci [BEL XIX (locus du spécimen type), BEL XXII et BEL XXIII (Tab. 1)]. Il faudrait probablement rajouter dans la liste le locus BEL XVIII. Ce dernier a, en effet, livré une extrémité distale d'humérus droit (BEL XVIII 3'07), encroûtée dans de la brèche, qui pourrait appartenir à un petit paléopropithec. A BEL XXIII, cette espèce n'est connue que par une p4 gauche. La plus grande partie du matériel provient de BEL XXII où le nombre minimum d'individus (NMI) est estimé à quatre à partir des dents. Ce locus a aussi livré plusieurs restes post-crâniens. BEL XIX a livré le type de *P. kelyus* (BEL XIX 1'07) qui est représenté par un hémimaxillaire droit (Gommery *et al.*, 2009). BEL XIX est un bloc de très grandes dimensions qui pourrait provenir de la même galerie karstique que BEL XXII. Quoi qu'il en soit, le NMI total pour l'ensemble de Belobaka est de six (les caractéristiques métriques et de latéralité de BEL XIX 1'07 montrent que ce spécimen appartient à un individu différent de ceux de BEL XXII). L'aspect des dents isolées, en particulier l'usure, et la zone de découverte restreinte dans le sédiment meuble, suggèrent qu'elles appartiennent au même individu, ce qui nous a conduits à les regrouper sous un même numéro de catalogue, BEL XXIIS 7'12.

Les découvertes à BEL XXII et BEL XXIII contribuent à mieux définir la variabilité chez *P. kelyus* (Tab. 2-3) dont certaines dents n'étaient pas représentées auparavant (Gommery *et al.*, 2009). Pour les dents jugales supérieures (Tab. 2), BEL XIX 1'07 présente les dents

les plus petites. Les spécimens qui possèdent les dents jugales supérieures les plus grandes ont des dimensions, en particulier pour les M1, proches ou dans la variabilité basse de celles mesurées chez *P. ingens* (Gommery *et al.*, 2009). BEL XXIIP 1'11 est le spécimen le plus complet de Belobaka (Fig. 9) et celui qui a des dimensions les plus proches de celles de BEL XIX 1'07. Pour les dents jugales inférieures (Tab. 3), les nouvelles données complètent très largement celles publiées pour Ambongonambakoa (Gommery *et al.*, 2009), obtenues seulement à partir de deux m1. La hauteur du corps mandibulaire sous la m1 de BEL XXIIP 1a'11 est de 35,7 mm alors qu'il est de 48,6 mm pour le spécimen RZ 1'03 attribué à *P. maximus* (provenant du site de Raulin Zohy, Province de Mahajanga) (Gommery *et al.*, 2004). Toutes ces données confirment la petite taille de *P. kelyus*.

Les canines supérieures [BEL XXIIP 7'11 (L= 12,4 mm, l= 7,6 mm); BEL XXIIS 7a'12 (L= 12,5 mm, l= 7,6 mm)] sont petites, beaucoup plus petites que chez les deux autres espèces de *Palaeopropithecus* pour lesquelles la couronne est étirée très distalement à leur base. Les deux incisives supérieures sont réduites en taille, l'I1 est la plus grande et la couronne converge vers la ligne médiane (I1 : BEL XXIIB 3a'11 & 3b'11 / I2 : BEL XXIIP 1e'11 & 1f'11). La crête sécante que forme le sommet des P3 apparaît plus rectiligne chez les spécimens de Belobaka (BEL XXIIB 1'11; BEL XXIIP 1d'11; BEL XXIIS 18'11, 7c'12 & 48'12) alors qu'elle dessine plus généralement un sigmoïde chez les paléopropithecques des espèces plus grandes. Elles ont une forme générale qui ressemble plus aux P4, avec un bassin du trigone moyennement développé disto-lingualement, avec un aspect moins ventru. Un robuste cingulum disto-lingual à la P4 est présent sur les cinq spécimens de BEL XXII (BEL XXIIP 1c'11 & 1d'11; BEL XXIIS 102'11, 7d'12,



Fig. 9: Vue occlusale des différents fragments du maxillaire et des mandibules BEL XXIIP 1'11, *Palaeopropithecus kelyus*: BEL XXIIP 1a'11 – rangées dentaires de l'hémi-mandibule droite (p3-m2) et de l'hémi-mandibule gauche (i1-i2 & p3-m2); BEL XXIIP 1b'11 - m3 gauche; BEL XXIIP 1c'11 – rangée dentaire droite du maxillaire (P3-M2); BEL XXIIP 1d'11 – rangée dentaire gauche du maxillaire (P3-M1). Echelle = 1 cm.

genre *Propithecus*). Les bassins du trigonide et du talonide sont quasi inexistantes (simples dépressions sur la face buccale de la dent). Il n'y a pas de diastème entre la p3 et la p4 gauches de BEL XXII 1a'11, et probablement pas non plus du côté droit (la p3 s'est déplacée lors de la fossilisation). Il existe un diastème entre la p3 et la p4 chez les deux autres espèces du même genre pour les individus pleinement adultes comme c'est le cas de BEL XXII 1a'11 (Genet-Varcin, 1963 ; Godfrey *et al.*, 2010). Cette absence de diastème est probablement liée à un museau plus court chez *P. kelyus* (Gommery *et al.*, 2009 ; Goodman & Jungers, 2013, 2014). Les p4 [BEL XXII 1a'11 (droite et gauche) ; BEL XXII 104'11, 110'11, 7j'12 & 8'12] présentent des couronnes beaucoup plus basses que les p3 et sont également beaucoup plus larges (Tab. 3), en particulier distalement. Si le bassin du trigonide forme encore une simple dépression, mais est plus développé que pour les p3, le bassin du talonide est profond et n'est plus une simple dépression comme pour les p3. Les m1 et les m2 [m1 : BEL XXII 1a'11 (droite et gauche) ; BEL XXII 2'11 / m2 : BEL XXII 1a'11 (droite et gauche), BEL XXII 2'11, 7k'12, 7m'12, 7n'12] ont pratiquement la même morphologie. Comme pour les deux m1 provenant d'Ambongonambakoa et attribuées à *P. kelyus* (Gommery *et al.*, 2009), la couronne est haute, le protoconide et l'hypoconide présentent un contour du bord buccale aigu en vue occlusale, un renflement de la base du côté buccale mais pas de cingulum, une haute crête reliant l'entoconide et le métaconide, et des bassins du trigonide et du talonide profonds. Les m3 (BEL XXII 1b'11 ; BEL XXII 7l'12 & 7o'12) sont plus petites (Tab. 3) et ont une couronne plus basse que les m1 et m2. Les reliefs de la surface occlusale sont peu saillants et les bassins (trigonide et talonide) peu profonds.

Famille Indriidae Burnett, 1828
Genre *Propithecus* Bennett, 1832
***Propithecus* sp.**

BEL XXII a livré trois dents isolées de propithecus. Dans le nord-ouest de Madagascar, trois espèces avec des poids et tailles équivalents sont recensées dans des zones de répartition probablement distinctes (Mittermeier *et al.*, 2010). Seule l'espèce *P. coquereli* est présente aujourd'hui au nord du fleuve Betsiboka. La ville de Mahajanga et sa banlieue comprenant Belobaka sont situées dans la zone de répartition de cette espèce, mais l'environnement est très dégradé par l'homme et on n'observe plus de propithecus.

Genre *Avahi* Jourdan, 1834
***Avahi* sp.**

Il est représenté par une seule M1 gauche (BEL XXII 106'11). Les restes pouvant être attribués à ce genre sont rares dans les sites à subfossiles. Il est signalé seulement à Andrahomana (sud-est de Madagascar), Ampasambazimba (au centre de Madagascar) et dans

l'Ankarana (au nord) (Goodman & Jungers, 2013). Il est également présent dans le site d'Ambongonambakoa (découverte de la MAPP, non publiée). Contrairement aux autres espèces d'*Avahi* habitant dans les forêts humides, *A. occidentalis* vit dans les forêts sèches déciduales du nord-ouest, dont le Parc national d'Ankarafantsika (situé dans la région du Boeny, à un peu plus de 100 km de Mahajanga) (Mittermeier *et al.*, 2010). Il est probable que BEL XXII 106'11 puisse être rapporté à cette espèce et attesterait d'une zone de répartition plus large dans le passé, car ce genre n'est pas signalé aujourd'hui dans le secteur de Belobaka.

Famille Lemuridae Gray, 1821
Genre *Eulemur* Simons & Rumppler, 1988
***Eulemur* sp.**

Il existe deux espèces sympatriques actuellement dans le nord de la Province de Mahajanga (*E. mongoz* et *E. fulvus* (Mittermeier *et al.*, 2010) qui présentent des variations de poids et de taille corporelle qui se recoupent nettement. Une seule dent découverte à BEL XVII ne nous permet pas d'être plus précis dans la détermination. Si les représentants des deux espèces sont assez abondants dans la nature, leur rareté à Belobaka pourrait être due à un biais taphonomique, en particulier à BEL XXII qui a livré une faune très diversifiée. Toutefois, il faut préciser que ce genre n'est pas signalé dans tous les sites à subfossiles (Goodman & Jungers, 2013).

Famille Lepilemuridae Gray, 1870
Genre *Lepilemur* I. Geoffroy, 1851
***Lepilemur* sp.**

Plusieurs restes dentaires de *Lepilemur* ont été découverts à BEL XVII et BEL XXII. Ce genre est très diversifié et on dénombre actuellement au moins cinq espèces dans le nord-ouest (Mittermeier *et al.*, 2010), dont les variations de taille et de poids sont assez similaires. Il n'est pas possible d'avoir une détermination plus précise sans restes fossiles plus complets. Il faut néanmoins préciser que toutes les espèces sont folivores, mais consomment plus de fleurs, de bourgeons et de fruits durant la saison sèche.

Famille Cheirogaleidae Gray, 1828
Genre *Microcebus* E. Geoffroy, 1834
***Microcebus* sp.**

&

Genre *Cheirogaleus* E. Geoffroy, 1812
***Cheirogaleus* sp.**

Les restes cranio-dentaires de petites tailles ont été regroupés dans ce paragraphe. Les connaissances sur la biodiversité des Cheirogaleidae ont beaucoup progressé au cours de ces deux dernières décennies (Garbutt, 2007 ; Mittermeier *et al.*, 2010). Mais les restes cranio-dentaires

de l'ensemble des taxons actuellement reconnus pour cette famille de lémurien ne sont pas accessibles pour permettre des identifications plus poussées. Ils sont donc rapportés provisoirement à deux genres omniprésents à Madagascar qui sont également très diversifiés. La plus grande majorité est attribuée à cf. *Microcebus* sp. Quelques dents de plus grandes dimensions présentent une morphologie semblable à celles du genre *Cheirogaleus*. Les spécimens rapportés à cf. *Microcebus* sp. sont abondants dans les locus BEL XVII, BEL XX et BEL XXII où la concentration en restes de rongeurs est extrêmement importante. Ces accumulations sont probablement dues à des oiseaux de proie comme la chouette effraie (*Tyto alba*) (Fichtel, 2016; Goodman *et al.*, 1992; Rasoma & Goodman, 2007; McGraw & Berger, 2013).

5. L'HIPPOPOTAME

Ordre Artiodactyla Owen, 1848

Famille Hippopotamidae Gray, 1821

Genre *Hippopotamus* Linnæus, 1758

***Hippopotamus laloumena* Faure & Guérin, 1990**

En 2010, nous avons publié des restes d'Hippopotamidae découverts en 2007-2008 dans le locus Belobaka XVII (Faure *et al.*, 2010). Associés à *Archaeolemur*, ces restes sont pris dans une brèche très dure. Parmi un matériel plus abondant, nous avons pu dégager complètement et étudier un Mt III, un Mt IV, trois calcanéums (dont un, BEL XVII 32'10, très fragmentaire), un astragale, une phalange I abaxiale et deux prémolaires inférieures. Ces restes sont tous juvéniles; en 2010 nous pensions être en présence d'un seul individu, mais depuis quelques restes supplémentaires ont pu être dégagés, notamment deux calcanéums droits (BEL XVII 31'10 et 32'10) indiquant la présence d'au moins deux individus (le calcanéum gauche BEL XVII 1'10 (publié en 2010) s'apparie avec le droit BEL XVII 31'10).

Ces ossements sont nettement plus gros que leurs homologues chez les deux autres espèces d'hippopotames de Madagascar. Bien qu'ils soient non épiphysés, leur taille nous permet de conclure qu'il ne s'agit ni de *Hippopotamus lemerlei* Grandidier, 1868, connu par ailleurs dans la Province de Mahajanga, notamment dans la grotte d'Anjohibé (Gommery *et al.*, 2011), ni de *Hippopotamus guldbergi* (Fovet, Faure & Guérin, 2011; Faure, Guérin & Ohler, 2015). Nous les avons attribués à *Hippopotamus laloumena* Faure & Guérin, 1990.

En 1990, nous avons défini cette espèce à partir d'une mandibule découverte lors de travaux le long du canal des Pangalanes, près de Mananjary sur la côte est de l'île, et publiée par Monnier & Lambertson en 1922. La mandibule désignée comme holotype est conservée au Musée de l'Académie malgache à Antananarivo. En 1923, Joleaud comparait la taille de cet hippopotame à celle d'un «*H. amphibius pentlandi*» des îles méditerranéennes,

«n'atteignant que les 3/4 de la taille de *H. amphibius* type et dépassant de 1/4 celle de *H. madagascariensis*». Considérée dans un premier temps comme une sous-espèce de l'espèce actuelle *Hippopotamus amphibius* var. *standini* Monnier & Lambertson, 1922, son authenticité a été mise en doute, très rapidement et assez arbitrairement, par d'éminents naturalistes biogéographes. Dès 1922, le botaniste phytogéographe H. Perrier de la Bathie avait exprimé une certaine curiosité pour cet hippopotame lors d'une séance de l'Académie malgache (Perrier de la Bathie, 1922-1923). Des décennies plus tard, en 1946, l'entomologiste R. Jeannel fera référence (en huit lignes p. 12) au scepticisme de H. Perrier de la Bathie avant de conclure (p. 13) «Il semble donc qu'il faille laisser de côté l'Hippopotame quaternaire de Madagascar». C'était pour le moins expéditif !

Rappelons que dès 1895 H. Filhol avait signalé l'existence d'«une troisième espèce d'*Hippopotamus*, atteignant presque la taille de celle vivant en Afrique». Il s'était fait cette opinion à la vue d'un fragment de fémur de grande taille découvert à Bélo-sur-Mer (sur la côte sud-ouest de l'île) par H. Grevé, collecteur pendant plus de 20 ans pour A. Grandidier (Vaillant, 1895; Grandidier, 1895).

Lors d'une mission à Antananarivo en 1989, nous avons découvert dans la Collection paléontologique du *Rova*, le Palais de la Reine, des métapodes (sans précision de gisement) que nous avons attribués à la même espèce *H. laloumena* (Faure & Guérin, 1990, pl. 1).

Récemment, Goodman & Jungers (2013, p. 143; 2014, p. 123, fig. 55) ont jugé utile de republier les photos de ces spécimens que nous avons faites en 1989, en recomposant notre planche, et en indiquant à tort que ces spécimens seraient ceux de Monnier & Lambertson (1922). En fait, seule la mandibule (fig. 55A) correspond au matériel signalé par Monnier & Lambertson. Les métapodes étudiés et figurés par nous en 1990 étaient conservés dans la Collection du *Rova*, et nous ignorons leur provenance précise.

Malheureusement, le tragique incendie du Palais, en novembre 1995, a détruit l'ensemble de cette collection. La disparition des métapodes constituant le paratype de l'espèce nous conduit à désigner ces restes post-crâniens et dentaires de Belobaka XVII (le Mt III, le Mt IV, le calcanéum, la phalange I abaxiale et les deux prémolaires inférieures), figurés in Faure *et al.*, 2010 (p. 160, fig. 4) comme nouveau paratype de l'espèce. Ces spécimens sont conservés au Mozea Akiba de la Faculté des Sciences, de Technologies et de l'Environnement à l'Université de Mahajanga.

L'hippopotame fossile découvert à Belobaka confirme une fois de plus l'existence d'une troisième espèce d'Hippopotamidae à Madagascar. Il accroît largement l'aire de répartition de l'espèce et son extension temporelle. Un échantillon de calcite du locus BEL XVII a été prélevé pour datation, D. Genty (Faure *et al.*, 2010) a estimé son âge entre 21 650 et 19 050 BP, ce qui en fait

le plus ancien site malgache à *Hippopotamus*, le seul qui soit pléistocène. Ce gisement est pour le moment le seul ayant permis de dater cette espèce avec précision.

6. CONCLUSION

Après une quinzaine d'années de recherches dans les carrières de Belobaka, nous nous devons de faire une synthèse de nos découvertes. Depuis nos premières publications en 2009-2010, nous avons pu compléter notre connaissance des rongeurs, des primates et de l'hippopotame.

Trois loci (BEL XVII, BEL XX et BEL XXII) ont livré une microfaune particulièrement abondante et diversifiée. Quelques pièces sont venues compléter les collections des deux rongeurs éteints, *Nesomys narindaensis* et *Brachytarsomys mahajambaensis*. Elles seront intégrées, ainsi que celles d'autres sites, à des études plus spécifiques. C'est la deuxième fois que le genre *Brachyuromys* est signalé dans un site à subfossile.

Dans ce site les primates sont aussi bien représentés, par neuf genres. Les nouveaux restes de *Palaeopropithecus kelyus* nous ont permis de mieux appréhender la variabilité de la taille des restes dentaires et de compléter les connaissances pour certaines dents, manquantes dans notre publication de 2009.

La présence de plusieurs taxons suggère que l'environnement à Belobaka, probablement au Pléistocène supérieur voire à l'Holocène ancien, était assez forestier avec une tendance probablement plus humide qu'aujourd'hui.

Hippopotamus laloumena est aussi une espèce remarquable, le locus BEL XVII étant le premier gisement où il a été découvert en stratigraphie, ce qui, en 2010, avait permis de le dater avec précision. Le paratype de *H. laloumena* (publié en 1990) ayant été détruit en 1995 par l'incendie du Rova à Antananarivo, des spécimens provenant de Belobaka sont désignés comme nouveau paratype.

REMERCIEMENTS

Les recherches sur le terrain n'auraient pas été possibles sans l'accord des autorités de la commune de Belobaka et de ses habitants, ni l'aide logistique apportée par Patrice et Dominique Kerloc'h, Hervé Randrianantenaina et Sabine Tombomiadana-Raveloson, ni sans la participation des étudiants de la formation Géologie-Paléontologie-Muséologie de l'Université de Mahajanga, nous tenons à les en remercier. De même, nous remercions Brigitte Senut et Olivier Maridet pour leur relecture de notre manuscrit et leurs conseils constructifs.

Nos recherches à Belobaka ont été financées par l'Université de Mahajanga, le Ministère des Affaires Étrangères et du Développement International (Sous-Direction de l'Enseignement supérieur et de la Recherche – Pôle

sciences humaines et sociales, de l'archéologie et du patrimoine) et le CNRS-INEE.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bour R. 1984. Les tortues géantes des îles de l'Océan Indien occidental : données géographiques, taxinomiques et phylogénétiques. *Studia Geologica Salmanticensia*, 1 : 17-76.
- Burney D. A., James H. F., Grady F. V., Rafamantanantsoa J.-G., Ramilisoninas, Wright H. T. & Cowart J. B. 1997. Environmental change, extinction and human activity : evidence from caves in NW Madagascar. *Journal of Biogeography*, 24 : 755-767.
- Carleton M. D. & Goodman S. M. 1996. Systematic studies of Madagascar's endemic rodents (Muoidea : Nesomyinae) : a new genus and species from the central highlands. In : Goodman S. M. (Ed.). A floral and faunal inventory of the Eastern slopes of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar : with reference to elevational variation. *Fieldiana : Zoology*, 85 : 231-256.
- Faure M. & Guérin C. 1990. *Hippopotamus laloumena* nov. sp., la troisième espèce d'hippopotame holocène de Madagascar. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 310 : 1299-1305.
- Faure M., Guérin C., Genty D., Gommery D. & Ramanivosoa B. 2010. Le plus ancien hippopotame fossile (*Hippopotamus laloumena*) de Madagascar (Belobaka, Province de Mahajanga). *Comptes Rendus Palevol.*, 9(4) : 155-162.
- Faure M., Guérin C. & Ohler A. 2015. Le statut du nom *Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883. Réponse à Rakotovoao *et al.* 2014. *Geodiversitas*, 37(2) : 267-269.
- Fichtel C. 2016. Predation in the dark : antipredator strategies of Cheirogaleidae and other nocturnal primates. In : Lehman S.M., Radespiel U. & Zimmermann E. (Eds). *The dwarf and mouse lemurs of Madagascar : Biology, behavior and conservation biogeography of the Cheirogaleidae*. Cambridge University Press, Cambridge : 366-380.
- Filhol H. 1895. Observations concernant les Mammifères contemporains des *Aepyornis* à Madagascar. *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle*, 1 : 12-14.
- Fovet W., Faure M. & Guérin C. 2011. *Hippopotamus guldbergi* nov. sp. : révision du statut d'*Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883 après plus d'un siècle de malentendus et de confusions taxinomiques. *Zoosystema*, 33(1) : 61-82.
- Freedman L. 1957. The fossil Cercopithecoidea of South Africa. *Annals of the Transvaal Museum*, 23 : 121-262.
- Garbutt N. 2007. *Mammals of Madagascar. A complete guide*. A&C Black Publishers Ltd, Londres, 304 pp.
- Genet-Varcin E. 1963. *Les singes actuels et fossiles*. Editions N. Boubée & Cie, Paris, 239 pp.
- Godfrey L. R., Jungers W. L. & Burney D. A. 2010. Subfossil Lemurs of Madagascar. In : Werdelin L. & Sanders J. (Eds). *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press, Londres : 351-367.
- Gommery D. & Ramanivosoa B. 2011. Les lémuriens subfossiles dans le Nord-Ouest de Madagascar, du terrain à la diffusion des connaissances ou 15 ans de recherches franco-malgaches. *Revue de primatologie*, 3. Doi : 10.4000/primatologie.670

- Gommery D., Zieglé Ph., Ramanivosoa B. & Cauvin J. 1998. Découverte d'un nouveau site à lémuriens sub-fossiles dans les karsts malgaches. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la terre et des planètes*, 326: 823-826.
- Gommery D., Tombomiadana S., Valentin F., Ramanivosoa B. & Bezoma R. 2004. Nouvelle découverte dans le Nord-Ouest de Madagascar et répartition géographique du genre *Palaeopropithecus*. *Annales de Paléontologie*, 94(4): 279-286.
- Gommery D., Ramanivosoa B., Tombomiadana-Raveloson S., Randrianantenaina H. & Kerloc'h P. 2009. Une nouvelle espèce de lémurien géant subfossile du Nord-Ouest de Madagascar (*Palaeopropithecus kelyus*, Primates). *Comptes Rendus Palevol*, 8: 471-480.
- Gommery D., Ramanivosoa B., Faure M., Guérin C., Kerloc'h P., Sénégas F. & Randrianantenaina H. 2011. Les plus anciennes traces d'activités anthropiques de Madagascar sur des ossements d'hippopotames subfossiles d'Anjohibe (Province de Mahajanga). *Comptes Rendus Palevol*, 10: 271-278.
- Goodman S.M. & Jungers W.L. 2013. Les animaux et écosystèmes de l'Holocène disparus de Madagascar. *Vahatra Association*, Guides sur la diversité biologique de Madagascar, Antananarivo, 249 pp.
- Goodman S.M. & Jungers W.L. 2014. Extinct Madagascar. Picturing the Island's Past. *The University of Chicago Press*, 296 pp.
- Goodman S.M., Langrand O. & Raxworthy C.J. 1992. The food habits of the barn owl *Tyto alba* at the three sites on Madagascar. *Ostrich: Journal of African Ornithology*, 64(4): 160-171.
- Goodman S. M. & Rakotondravony D. 1996. The Holocene distribution of *Hypogeomys* (Rodentia: Muridae: Nesomyinae) on Madagascar. In: Lourenço W. R. (Ed.). *Biogéographie de Madagascar*. Editions de l'ORSTOM, Paris: 283-293.
- Goodman S. M. & Soarimalala V. 2005. A new species of *Macrotarsomys* (Rodentia: Muridae: Nesomyinae) from southwestern Madagascar. *Proceedings of the biological society of Washington*, 118(2): 450-464.
- Grandidier A. 1895. Annonce de la mort de M. Grevé. 4^e Réunion des naturalistes du Muséum - 30 avril 1895. *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle*, 4: 138-140.
- Griveaud D.P. 1961. Rapport sur les gisements de subfossiles d'Amparihingidro (province de Majunga). *Institut de Recherche Scientifique de Madagascar*: 1-9.
- Groves C. 2001. Primate taxonomy. Smithsonian series in comparative evolutionary biology. Smithsonian Institution Press, Washington, 350 p.
- IUCN 2016. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-3*. <<http://www.iucnredlist.org>>.
- Jeannel R. 1946. Faune de l'empire français VI – Coléoptères carabiques de la région malgache. *Office de la Recherche scientifique coloniale, Editions du Muséum*, Paris, 372 pp.
- Joleaud L. 1923. Sur les Hippopotames subfossiles de Madagascar et sur les connexions géographiques récentes de la Grande Ile avec le continent africain. *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences*, 176(2): 117-120.
- Kaudern W. 1918. Quartäre Fossilien aus Madagascar. *Zoologisches Jahrbuch*, 41: 521-533.
- Mahé J. 1965a. Un gisement nouveau de subfossiles à Madagascar. *Comptes Rendus de la Société Géologique de France*, 2: 66.
- Mahé J. 1965b. Les subfossiles malgaches. *Revue de Madagascar* 29: 51-57.
- Mahé J. & Sourdat M. 1972. Sur l'extinction des vertébrés subfossiles et l'aridification du climat dans le Sud-Ouest de Madagascar. Description des gisements. Datations absolues. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 7(14): 295-309.
- McGraw W.S., Berger L.R. 2013. Raptors and primate evolution. *Evolutionary Anthropology*, 22: 280-293.
- Mein P., Sénégas F., Gommery D., Ramanivosoa B., Randrianantenaina H. & Kerloc'h P. 2010. Nouvelles espèces subfossiles de rongeurs du Nord-ouest de Madagascar. *Comptes Rendus Palevol*, 9: 101-112.
- Mittermeier R. A., Louis E. E. Jr., Ridcharson M., Schwitzer C., Langrand O., Rylands A. B., Hawkins F., Rajaobelina S., Ratsimbazafy J., Rasoloarison R., Roos C., Kappeler P. M. & Mackinnon J. 2010. *Lemurs of Madagascar*. Third edition. Conservation International Field Guide Series. Panamericana Formas e Impresos S.A., Bogota, 767 pp.
- Monnier L. & Lambertson C. 1922. Note sur des ossements subfossiles de la région de Mananjary. *Bulletin de l'Académie malgache, Nouvelle Série*, 3: 211-213.
- Perrier de la Bathie H. 1922-1923. Procès-verbaux – Séance du 26 octobre 1922. *Bulletin de l'Académie malgache, Nouvelle Série*, VI: XX-XXI.
- Rasoma J. & Goodman S.M. 2007. Food habits of the barn owl (*Tyto alba*) in spiny bush habitat of arid southwestern Madagascar. *Journal of Arid Environments*, 69: 537-543.
- Rasoloharijaona S. 1999. Contribution à l'étude du genre *Archaeolemur* sp. (Archaeolemuridae): un lémurien subfossile provenant de la région de l'Ankarana. Essai de reconstitution du paléoenvironnement de la région de l'Ankarana. *Lemur. News*, 4: 7-10.
- Sibert E., Morenas A. & Montagny L. 2013. Madagascar. Nord-ouest. *Spelunca*, 130: 11-12.
- Vaillant L. 1895. Sur les reptiles provenant des fouilles exécutées par M. Grevé à Madagascar. *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle*, 1(3): 91-93.
- Wilson D. E. & Reeder D. M. (Eds). 2005. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. 3^e édition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2142 pp.

