

ENTOMOLOGIE GÉNÉRALE

Composition et origine de l'entomofaune comorienne

par Renaud PAULIAN

Situé à mi-chemin entre l'Afrique et le Nord de Madagascar, l'archipel des Comores comprend quatre îles principales, volcaniques, d'inégale importance et d'altitudes très différentes, et un certain nombre d'îlots secondaires :

TABLEAU I

Îles	Altitude maximum en mètres	Surface en kilomètres carrés
Grande Comore	2.351	950
Anjouan	1.578	378
Mayotte	660	340
Mohéli	780	216

Entièrement situé à la limite de la zone tropicale et de la zone équatoriale, l'archipel a un climax forestier qui ne se maintient plus, sur Mayotte et Anjouan, que dans quelques secteurs protégés.

A la Grande Comore, les conditions édaphiques xériques ont amené l'apparition d'une forêt déciduifoliée sur la partie Nord de l'île (massif de la Grille).

Géologiquement, l'archipel est récent, l'ordre d'apparition des îles paraissant s'étager du Sud-Est au Nord-Ouest. La Grande Comore possède un volcan encore actif, dont les plus récentes coulées de lave n'ont pas encore été colonisées par la végétation⁽¹⁾. Ce système volcanique est contemporain sans doute du système de la Montagne d'Ambre à Madagascar : les basaltes les plus anciens sont en effet néogènes ; de nouvelles éruptions ont eu lieu au début du Pleistocène, suivies d'un effondrement de Mayotte et du Sud de Mohéli, puis d'éruptions au Pleistocène récent édifiant le Karthala, encore actif.

De profondes fosses sous-marines, décelées par la campagne de la *Calypso*, isolent les îles entre elles, et il ne semble pas exister de socle commun.

Le peuplement humain comprend une population ancienne, de type africain, localisée dans les hauteurs d'Anjouan ; une population plus récente, arabisée, formée sans doute sur la côte orientale d'Afrique dans la zone d'influence des états islamiques du Golfe Persique et de la Mer Rouge ; enfin, surtout à Mohéli, des éléments malgaches : réfugiés fuyant les mouvements politiques de la Grande Ile, équipages de pirates malgaches échoués, esclaves puis travailleurs libres importés plus récemment. Les contacts maritimes les plus nombreux et les plus réguliers ont été avec Zanzibar et Madagascar.

Des échanges fréquents ont eu lieu au XVIII^e siècle et au XIX^e siècle avec les Mascareignes et les Séchelles.

(1) Nous avons insisté, ailleurs, sur la lenteur de cette colonisation, comparée à celle des laves récentes d'Afrique continentale.

Sauf Mohéli, peu peuplée et encore largement boisée, et la Grande Comore où les pentes Nord-Ouest du Karthala, en particulier, gardent un magnifique couvert forestier, l'occupation humaine est très dense et la dégradation du milieu naturel si avancée qu'il ne présente plus guère de zones intactes.

Malgré les efforts accomplis au XIX^e siècle, efforts auxquels sont associés les noms des collecteurs COQUEREL, PUIPIER, DESRUISSEAUX, HUMBLLOT et VOELTZKOW, et ceux des taxonomistes SIGNORET, COQUEREL, FAIRMAIRE, FLEUTIAUX, CHATANAY et VOELTZKOW, l'entomofaune était, de toutes les faunes de la région géographique malgache, la plus mal connue.

Dans la première moitié du XX^e siècle, seuls les Macrolépidoptères avaient été l'objet de quelques publications de Ch. OBERTHÜR, W. ROTHSCHILD et JORDAN et B.P. CLARK.

Sous l'impulsion du Professeur MILLOT, l'étude de cette faune a été reprise dès 1947.

Comme il paraît probable que cet effort sera, maintenant, interrompu, nous avons voulu dresser un catalogue de la faune entomologique des Comores, qui sera publié par ailleurs, et en analyser ici la composition et l'origine.

Ainsi sera sauvé l'effort de récolte auquel sont associés les noms de J. MILLOT, P. CACHAN, P. GRIVEAUD, A. GRJEBINE, R. PAULIAN, E. RAHARIZONINA et P.A. ROBINSON. Les récoltes faites par P. GRIVEAUD lors du séjour aux Comores de M. BENSON, Chargé de mission par la British Ornithological Union, ont eu une importance particulière.

COMPOSITION DE L'ENTOMOFAUNE COMORIENNE

Actuellement, on a signalé 1 106 espèces ou sous-espèces d'Insectes comoriens. Ceux-ci se répartissent comme suit (tableau II) :

TABLEAU II

Composition de l'Entomofaune comorienne

Ordre	Genres	Espèces	Genres endémiques	Espèces endémiques
Aptérygotes	2	2		
Ephéméroptères	4	4		2
Odonates	15	27		6
Dermaptères	9	14		2
Phasmoptères	2	2		1
Blattodea	8	8	1	5
Mantodea	5	6		1
Orthoptères	46	55	3	23
Isoptères	4	5		1
Embioptères	2	4		
Hétéroptères	66	88	2	30
Homoptères	21	23		11
Aphides	1	1		
Coccides	15	16		3
Thysanoptères	1	1		1
Psocoptères	4	4		3
Coléoptères	286	427	3	183
Névroptères	8	10		1
Trichoptères	3	3		1
Hyménoptères	33	58		10
Lépidoptères	195	286		85
Diptères	35	58		13
Aphaniptères	2	3		

Bien entendu, ces chiffres ne correspondent qu'à une fraction de la faune, et bien des espèces doivent encore nous être inconnues ; la faune connue ne doit pas dépasser 50 % de la faune totale.

Ces 1 106 espèces ou sous-espèces se répartissent en 767 genres, ce qui donne un indice de diversité spécifique de 1,44, chiffre très bas. L'endémisme générique (9 genres sur 767) est insignifiant, 1,3 %. Par contre, l'endémisme spécifique, avec 382 espèces endémiques, atteint 34 %, chiffre déjà élevé.

Malheureusement, pour de nombreuses espèces décrites au siècle dernier, nous ne disposons pas d'indication précise de provenance, ce qui rend l'analyse de la faune des diverses îles de l'archipel délicate. Dans ce qui suit, nous n'utilisons que les espèces citées avec précision de telle ou telle île.

Le tableau III résume la composition comparée de la faune des différentes îles.

TABLEAU III

Faune comparée des quatre îles (2)

Îles	Genres	Espèces	Espèces endémiques strictes (3)	Espèces de l'archipel	Espèces africaines	Espèces malgaches (4)	Espèces afro-malgaches
Grande Comore	301	341	88	130	21	95	58
Anjouan	203	227	29	63	15	62	45
Mohéli	289	337	75	105	16	79	46
Mayotte	317	392	100	129	22	103	53

Nous voyons aussitôt que la composition de la faune des quatre îles est sensiblement identique. L'essentiel de cette faune est formé d'entités endémiques. L'élément exclusivement malgache est déjà moins important, suivi de l'élément afro-malgache, puis de l'élément purement africain. Les autres constituants, sur lesquels nous reviendrons plus loin, sont d'importance numérique négligeable.

Compte tenu du fait, signalé par nous ailleurs, que les éléments afro-malgaches sont en réalité des éléments d'origine africaine qui ont, ensuite, peuplé Madagascar, nous voyons que la faune comorienne comprend :

- un peu plus d'un tiers d'éléments endémiques ;
- un peu moins d'un tiers d'éléments d'origine africaine ;
- un peu moins d'un tiers d'éléments d'origine malgache ;

ces deux derniers éléments étant sensiblement d'égale importance, avec cependant une légère supériorité de formes malgaches.

Le tableau IV dresse la liste des endémiques comoriens à l'échelon subsppécifique et de leur origine.

TABLEAU IV

a) Endémiques subsppécifiques comoriens vicariants d'espèces malgaches :

Tagiades samborana rana Evans. — G. C. (5).

Tagiades insularis grandis Evans. — G. C.

Tagiades insularis mayotta Evans. — Ma.

Coeliades ramanatek comorana Evans. — G. C., Ma., A.

(2) Dzaoudzi et Pamanzi sont groupées ici avec Mayotte dont elles sont à peine séparées.

(3) Nous opposons ainsi les endémiques connus d'une seule île aux endémiques observés dans deux ou plus de deux îles de l'archipel.

(4) Et parfois étendues aux Mascareignes et aux Séchelles.

(5) G. C. : Grande Comore ; A. : Anjouan ; Ma. : Mayotte ; Mo. : Mohéli.

- Maasenia heydeni comorana* Roths. Jord. — G. C.
Pseudoclanis grandidieri comorana Roths. Jord. — G. C.
Camponotus niveosetosus Mayr. — G. C.
Technomyrmex madecassus fusciventris Forel. — Mo.
Euops goudoti latirostris Richard. — Mo.
Oryctes simiar nesiotis Paulian. — Mo.
Rhagovelia tesari mohelii Poisson. — Mo., A.
Microvelia andringitrae pamanzii Poisson. — Ma., A.
- b) Endémiques subspécifiques comoriens vicariants d'espèces africaines :
- Baoris fatuellus dolens* Mab. — G. C., Ma., A.
Charaxes fulvescens comoranus Aur. — Ma.
Charaxes castor comoranus Roths. — G. C., Ma.
Acraea esebria masaris Obth. — G. C., A.
Papilio nireus aristophontes Obth. — G. C.
Temnora pseudopylas latimargo Roths. Jord. — G. C.
Temnora marginata comorana Roths. Jord. — G. C.
Nephele oenopion stictica Roths. Jord. — G. C.
Nephele accentifera comorana B. P. Clark. — G. C.
Derosphaerus globulicollis globulicollis Fairm. — Tout l'archipel.
- c) Endémiques subspécifiques comoriens vicariants de formes afro-malgaches :
- Eagris sabadius comorana* Evans. — G. C.
Pseudacrea lucretia comorana Obth. — G. C., Ma.
Ischmurges lancinalis comorensis Viette. — G. C., Mo.
- d) Endémique subspécifique comorien vicariant d'espèce orientale :
- Microvelia diluta nioumbadjoui* Poisson. — G. C.

Nous voyons qu'ici aussi les deux éléments, africain et malgache, s'équilibrent sensiblement.

On pourrait faire remarquer que les endémiques subspécifiques, qui s'observent surtout parmi les Lépidoptères, sont des formes récentes et que les espèces non endémiques sont sans doute aussi des arrivants récents ; en d'autres termes, que l'équilibre observé entre éléments malgache et africain traduit les relations actuelles entre l'archipel et les terres voisines, mais n'éclaire en rien l'origine de la faune endémique des Comores.

En fait, et pour autant que l'analyse de l'origine des endémiques spécifiques soit possible, elle amène elle aussi aux mêmes conclusions. Elle nous montre, en tous cas, l'existence côte à côte, et en proportions sensiblement égales, d'endémiques d'origine malgache et d'endémiques d'origine africaine.

Il nous faut insister ici sur le très faible nombre des genres endémiques et sur l'absence apparemment totale de paléoendémiques. Aucune forme relictée, archaïque, n'est connue des Comores, alors que ces formes sont nombreuses dans la faune malgache ; aucun représentant des ensembles hautement spécialisés de la faune malgache ne se retrouve dans l'archipel (par exemple les Pogonostomes, les Hexodon, les Epilissiens, les Orphnides et les Ochodéides si particuliers, que rien n'empêche de vivre sur les Comores, ne s'y rencontrent pas). Les quelques rares endogées comoriens se rattachent à des types malgaches.

D'autre part, le faible indice de diversité spécifique signalé plus haut doit être rappelé ici et rapproché de cette absence de formes archaïques.

Les deux faits semblent souligner le caractère récent, et sans doute encore très instable, de l'entomofaune comorienne.

Nous avons déjà indiqué que certains éléments de la faune comorienne ne pouvaient pas se classer dans l'une des quatre rubriques énumérées plus haut.

Il s'agit, d'une part, d'espèces à vaste distribution, au moins afro-asiatique et souvent pantropicale ; ce groupe représente :

Grande Comore	: 24 espèces.
Anjouan	: 34 espèces.
Mayotte	: 61 espèces.
Mohéli	: 66 espèces.

L'importance plus grande de cet élément à Mayotte et à Mohéli tient sans doute à l'ampleur plus grande des échanges dus à la navigation européenne dans l'Océan Indien entre ces îles, depuis longtemps sièges d'une exploitation agricole européenne, et le monde extérieur, qu'avec la Grande Comore et Anjouan, longtemps plus fermées aux étrangers infidèles.

Un certain nombre d'espèces sont propres aux Comores et aux Séchelles, ou aux Comores et aux Mascareignes, ou aux Comores et à Aldabra, enfin aux Comores et à l'Asie tropicale (tableau V).

TABLEAU V
Espèces se retrouvant hors des Comores

<i>Iles</i>	<i>Séchelles</i>	<i>Mascareignes</i>	<i>Aldabra</i>	<i>Asie</i>
Grande Comore	2	1		
Anjouan	1			1
Mayotte		2	1	6
Mohéli	2	3	1	4

Ces chiffres sont trop faibles pour se prêter à l'analyse, tout au plus retrouvons-nous un plus grand nombre d'espèces ayant ce type de répartition à Mayotte et à Mohéli, ce qui confirme ce que nous venons de voir.

Enfin, quelques espèces se retrouvent à Madagascar et en Asie, ou aux Mascareignes, ou aux Séchelles et en Asie ; il ne s'agit là que d'un petit nombre de formes, nettement liées au transport par l'homme.

Si maintenant nous cherchons à comparer, entre elles les faunes endémiques des diverses îles, nous obtenons le tableau suivant (tableau VI) :

TABLEAU VI
Distribution des endémiques comoriens dans l'archipel

	<i>Grande Comore</i>	<i>Anjouan</i>	<i>Mayotte</i>	<i>Mohéli</i>
Grande Comore	88	10	9	10
Anjouan	10	29	5	3
Mayotte	9	5	100	3
Mohéli	10	3	3	75
Anjouan et Mayotte	5			4
Mayotte et Mohéli	3	4		
Grande Comore et Mayotte		5		3
Grande Comore et Mohéli		3	3	
Grande Comore et Anjouan			5	3
Tout l'archipel	5	5	5	5

Le tableau établit très nettement qu'alors que l'endémisme strict est assez fort, peu d'espèces endémiques se trouvent sur deux ou plusieurs îles. Qui plus est, la distribution des espèces peuplant plusieurs îles ne présente aucune régularité il n'est pas possible de proposer de regroupements ou de rapprochements plus particuliers entre certaines îles.

L'étude de la distribution des endémiques représentés par des formes vicariantes sur deux ou plusieurs des îles de l'archipel apporte des conclusions analogues. On peut résumer cette répartition sur le tableau VII.

TABLEAU VII

Distribution des formes endémiques vicariantes dans l'archipel

	Gr. Comore	Anjouan	Moheli	Mayotte	Pamanzi
<i>Frea</i>	<i>johannae</i>	<i>johannae</i>	<i>johannae moheliana</i>	<i>johannae johannae</i> v. <i>fulvovestita</i>	
<i>Sternotomis</i>	<i>levassori cornutor</i>	<i>cornutor</i>	<i>pupieri</i>	<i>thomsoni</i>	
<i>Cratopus</i>	<i>segregutus subdenudatus viridisparvus</i>	<i>ditissimus</i>	<i>ditissimus</i>	<i>ditissimus</i>	<i>ditissimus</i>
<i>Hoffmannista</i>	<i>parcegranatus</i>		<i>p. moheli</i>	<i>parcegranatus</i>	
<i>Apion</i>	<i>comoriensis</i>		<i>alutaceicollis</i>	<i>alutaceicollis</i>	<i>pamanzianum</i>
<i>Stenocylidrus</i>	<i>impressipennis rubrocaudatus</i>			<i>consobrinus lividipes pedator</i>	
<i>Encya</i>	<i>inermis</i>	<i>anjouanae</i>	<i>mohelica</i>	<i>griveaudi</i>	<i>pamanzii</i>
<i>Culapa</i>	<i>comorensis comoranus</i>	<i>comorensis</i>		<i>mayottensis</i>	
<i>Mylothris</i>	<i>ngazyia</i>	<i>humblotti</i>			
<i>Tagiades insularis</i>	<i>grandis</i>			<i>mayotta</i>	

Rien dans ce tableau ne fait apparaître de relations particulièrement étroites entre deux des îles de l'archipel. Tout évoque bien plutôt une distribution de hasard.

Si nous faisons porter cette analyse de la distribution des espèces dans l'archipel sur les formes non endémiques, nous obtiendrions — comme nous l'avons indiqué dans un autre travail — des résultats absolument identiques : fort peu d'espèces non endémiques couvrent l'archipel, et leur répartition s'étend sur une ou plusieurs îles, au hasard.

Ainsi l'entomofaune comorienne apparaît relativement pauvre, à diversité spécifique faible, sans formes archaïques, à endémisme assez marqué mais sans spéciation explosive, chaque île se comportant comme si elle était indépendante des trois autres. Les affinités dominantes se partagent également entre l'Afrique et Madagascar.

ORIGINE DE L'ENTOMOFAUNE COMORIENNE

Nous venons de définir la composition de l'entomofaune comorienne. Pouvons-nous retracer, à partir de cette composition, l'origine de cette faune ?

Rappelons tout d'abord que la faune mammalienne est très pauvre et qu'elle ne comprend que des formes qui ont pu atteindre l'archipel par leurs propres moyens ou qui y ont été importées volontairement par l'homme (cas des *Lemur*).

L'avifaune, plus riche, a été l'objet d'une récente étude très détaillée de BENSON. Sur 52 espèces terrestres, 9 sont endémiques, 28 sont d'origine malgache, 19 sont d'origine africaine (ou sont afro-malgaches), 2 se retrouvent aux Séchelles et

une en Asie. L'endémisme est peu accusé, n'atteignant le niveau générique qu'avec le seul genre *Humblotia*. La distribution des Oiseaux sur l'archipel paraît due au hasard, les espèces occupant, sans raison apparente, telle ou telle île et non telle ou telle autre.

Les traits mis en évidence pour l'entomofaune se retrouvent donc et se précisent pour les Vertébrés. L'absence de Mammifères endémiques ou de groupe isolé d'Oiseaux endémiques évoque une faune d'île océanique récente.

Si cette interprétation est exacte, et tout semble l'établir, nous devons admettre que les îles actuelles, nées de mouvements volcaniques de la fin du tertiaire et du début du quaternaire, n'ont pas succédé à des îles plus anciennes, qu'elles n'ont jamais été liées directement à l'Afrique, à Madagascar ou entre elles, mais constituent des points isolés dès l'origine.

Sur ces îles ont atterri, à la suite de transports passifs naturels, puis, depuis un ou deux millénaires, grâce aussi à la navigation humaine, des espèces venant pour partie d'Afrique, pour partie de Madagascar; quelques éléments ont été introduits en provenance de l'Asie tropicale. Ces espèces ont pu, par le jeu de la dérive génétique, donner des vicariants endémiques. L'identité des endémiques sur deux îles peut être due à des échanges entre ces îles, mais peut aussi être due à l'identité du patrimoine génétique particulier des immigrants parvenus dans ces deux îles.

La fréquence plus grande des vicariants subsécifiques chez les Macrolépidoptères permet de supposer que ceux-ci ont été des immigrants particulièrement tardifs, sans que l'on puisse expliquer ce retard pour une période si courte.

Les Comores n'ont pas été le siège d'une spéciation explosive comparable à celle qui a été constatée à Madagascar, aux Hawaï, etc. Ceci encore souligné le caractère récent de leur peuplement, les espèces comoriennes se trouvant à la première phase de leur installation dans l'archipel.

Le faible dynamisme de la végétation comorienne, manifeste dans la lenteur de la colonisation des laves récentes, parle dans le même sens.

Une telle interprétation du peuplement entomologique des Comores ne permet pas d'attribuer à l'archipel un rôle important dans le peuplement de Madagascar. Tout au plus a-t-il pu servir d'étape pour les espèces afro-malgaches. Et nous savons que celles-ci ne sont guère nombreuses.

CONCLUSION. — L'entomofaune comorienne s'est formée, à une époque récente, à partir d'éléments introduits, par voie passive, en proportions sensiblement égales, d'Afrique et de Madagascar.

Faune en voie d'installation, elle ne montre pas de spéciation explosive et chaque île a constitué un domaine bien distinct des autres îles de l'archipel.

Aucun élément archaïque n'a pu être décelé, l'endémisme est de faible ampleur.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- BENSON (C.W.). — The birds of the Comoro islands (*Ibis*, 103 b, pp. 5-106, figs.).
 PAULIAN (R.). — La Zoogéographie de Madagascar et des îles voisines (*Faune de Madagascar*, 13, Tananarive, 1961, 486 p., 23 pl., 122 fig., cartes).
 SAINT-OURS (J. DE). — Etude géologique et morphologique de l'archipel des Comores (*Bull. Acad. Malgache*, 34, 1956, pp. 7-39, 6 fig.).
 VOELTZKOW (A.). — Berichte über eine Reise nach Ostafrika. Berlin 1903-1906.
 (O.R.S.T.O.M., Brazzaville, Congo).

BULLETIN
DE LA
SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE DE FRANCE

EXTRAIT

PAULIAN (Renaud)

Composition et origine de l'entomofaune comorienne.

O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

n° 10232 ex 1