colloques et séminaires

BIOGÉOGRAPHIE DE MADAGASCAR
BIOGEOGRAPHY OF MADAGASCAR

Publié par / *Edited by*

Wilson R. LOURENÇO



Actes du Colloque International
Biogéographie de Madagascar.
Société de Biogéographie - Muséum -
ORSTOM - Paris (France),
du 26 au 28 septembre 1995

Actes du Colloque International Biogéographie de Madagascar
Société de Biogéographie - Muséum - ORSTOM
Paris (France), du 26 au 28 septembre 1995

BIOGÉOGRAPHIE DE MADAGASCAR
BIOGEOGRAPHY OF MADAGASCAR

Publié par / *Edited by*
Wilson R. LOURENÇO

ORSTOM Éditions
INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION
Collection **COLLOQUES et SÉMINAIRES**
PARIS 1996

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa1er de l'article 40).
Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

ISSN : 0767-2896
ISBN : 2-7099-1324-0

© ORSTOM éditions

COLLOQUE INTERNATIONAL BIOGÉOGRAPHIE DE MADAGASCAR

INTERNATIONAL SYMPOSIUM BIOGEOGRAPHY OF MADAGASCAR

PRÉSIDENT D'HONNEUR / *PRESIDENT OF HONOR*

Théodore MONOD, Professeur Honoraire au Muséum

COMITE DE PARRAINAGE / *FOUNDATION COMMITTEE*

René BATTISTINI, Professeur Honoraire à l'Université d'Orléans
Patrick BLANDIN, Professeur au Muséum
Edouard BRYGOO, Professeur Honoraire au Muséum
Yves COINEAU, Professeur au Muséum
Jean-François LEROY, Professeur Honoraire au Muséum
Philippe MORAT, Professeur au Muséum
Renaud PAULIAN, Ancien Recteur de l'Académie de Bordeaux
Césaire RABENORO, Président de l'Académie des Sciences Malgache
Werner RAUH, Professeur à la Ruprecht-Karls-Universität, Heidelberg
Jean-Martin RAZAFINTSALAMA, Professeur Honoraire du CNRP, Madagascar
Pierre VIETTE, Professeur Honoraire au Muséum

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC COMMITTEE*

Lucile ALLORGE
Jean-Marie BETSCH
Charles P. BLANC
Jean-Louis GUILLAUMET
Jean-Noël LABAT
Wilson R. LOURENÇO
France RAKOTONDRAINIBE
Claude SASTRE

COMITÉ D'ORGANISATION / *ORGANIZING COMMITTEE*

Lucille ALLORGE, Jean-Marie BETSCH, Charles P. BLANC,
Jean-Louis GUILLAUMET, Wilson R. LOURENÇO,
France RAKOTONDRAINIBE, Lala RAKOTOVAO, Claude SASTRE

FINANCEMENT
FINANCIAL SUPPORTS

L'ORGANISATION DU PRÉSENT COLLOQUE
N'AURAIT PU AVOIR LIEU
SANS LA PARTICIPATION FINANCIÈRE
DES ORGANISMES SUIVANTS :

Grande Galerie de l'Évolution du Muséum National d'Histoire Naturelle

Institut français de recherche scientifique
pour le développement en coopération (ORSTOM)

Agence de Coopération Culturelle et Technique (ACCT)

Ministère de la Coopération

WWF International / Madagascar

Fondation Yves Rocher

CANON France

Microsoft France

CARREFOUR France

Galeries Lafayette

Agence CORTEZ, USA

L'Editeur tient à exprimer ses vifs remerciements à Jean-Louis GUILLAUMET,
Sabine JOURDAN, Annick LE THOMAS et Pete LOWRY
pour leur active participation à la mise en forme de plusieurs textes,
résumés et abstracts.

The Editor wishes to say thanks to Jean-Louis GUILLAUMET,
Sabine JOURDAN, Annick LE THOMAS and Pete LOWRY
for their active participation in the correction of several texts,
abstracts and " résumés ".

AVANT-PROPOS
FOREWORD

En 1953, la Société de Biogéographie réunissait, dans un mémoire intitulé «Contribution à l'étude du peuplement de Madagascar», une série d'articles publiés à partir de 1948 dans les «Mémoires de l'Institut scientifique de Madagascar». Ces vingt-neuf textes réunis par le professeur Max VACHON, secrétaire général de la Société de 1945 à 1949, se répartissaient entre botanique (onze), zoologie (huit), géologie et paléontologie (cinq), pédologie et climatologie (trois), ethnographie (un) et paléobotanique (un).

Les auteurs insistaient sur la multiplicité des faciès de la Grande Île, susceptible d'en expliquer la richesse. Tous s'accordaient à reconnaître l'originalité du peuplement malgache, son niveau d'endémisme élevé, ses affinités africaines, orientales, voire américaines, mais aussi ses lacunes et les divergences, évidentes dans certains groupes, avec celui des îles voisines de l'océan Indien. C'était l'époque où s'affrontaient partisans et adversaires de la théorie de WEGENER - la tectonique des plaques n'avait pas encore vu le jour -, comme le rappelait récemment l'actuel président de la Société, le professeur Claude SASTRE (*Biogeographica* 1995, 70 (4) : 204).

Pour Max VACHON, ce volume devait marquer «... le départ de tout un ensemble de recherches sur la biogéographie de Madagascar ». Il fut, pour les chercheurs préoccupés de la mise en place des faunes et flores malgaches, une base d'inspiration et de réflexion. Plus de quarante ans après, la Société de Biogéographie se devait d'appeler la communauté scientifique à faire le point.

En quatre décennies, la connaissance des êtres vivants s'est considérablement accrue ; les inventaires de flore et de faune, bases essentielles à toute recherche biogéographique, se sont accumulés. La dérive des continents est maintenant un fait acquis, même s'il reste quelques divergences sur l'individualisation des masses continentales et sur sa chronologie. De nouveaux outils, des radio-isotopes à la biologie moléculaire, permettent une approche momentanément plus précise des relations entre organismes ; d'autres, plus techniques, facilitent le traitement et la comparaison des indispensables données de base. Tous permettent de développer de nouvelles orientations de recherches.

Les cinquante-cinq communications présentées dans ce volume de la série « Colloques et séminaires » de l'ORSTOM - dont on sait la somme de connaissance accumulée depuis la fondation, en 1948, de ce qui était alors l'Institut scientifique de Madagascar - se partagent de façon très inégale entre la géographie (une), la géodynamique (une), la paléontologie (une), la botanique (dix-neuf), la zoologie (trente-deux) et l'approche méthodologique (une).

Elles montrent à l'évidence l'intérêt des scientifiques pour une approche, la distribution des êtres vivants, qui, loin d'être désuète comme certains le prétendent, aborde les grands problèmes actuels de biodiversité, de protection et d'environnement.

Madagascar reste, en ces domaines, une terre d'excellence qui attirera toujours les scientifiques du monde entier. Plus important à nos yeux est l'intérêt montré par les chercheurs malgaches eux-mêmes aux études naturalistes, tout particulièrement biogéographiques : l'émergence de cette communauté nationale ouvre des voies nouvelles de développement.

Jean-Louis Guillaumet
Botaniste à l'ORSTOM

SOMMAIRE / *CONTENTS*

R. BATTISTINI.- Paleogéographie et variété des milieux naturels à Madagascar et dans les îles voisines : quelques données de base pour l'étude biogéographique de la « région malgache » 1

F. FRÖHLICH.- La position de Madagascar dans le cadre de l'évolution géodynamique et de l'environnement de l'océan indien 19

J.-C. RAGE.- Le peuplement animal de Madagascar : une composante venue de Laurasie est-elle envisageable 27

H. STRAKA.- Histoire de la végétation de Madagascar oriental dans les derniers 100 millénaires 37

D.A. BURNEY.- Climate and fire ecology as factors in the Quaternary biogeography of Madagascar 49

J.-F. LEROY.- Biogéographie : quelques grands faits relatifs à la flore Angiospermienne malgache 59

G.E. SCHATZ.- Malagasy/Indo-Australo-Malesian phytogeographic connections 73

A. LE THOMAS & J.A. DOYLE.- Geographic relationships of Malagasy Annonaceae 85

J.-N. LABAT.- Biogéographie, endémisme et origine des Leguminosae-Papilionoideae de Madagascar 95

F. RAKOTONDRAINIBE, F. BADRE & S. STEFANOVIC.- Etude floristique et phytogéographique des Pteridophytes des îles du sud-ouest de l'océan indien 109

L. GAUTIER, C. CHATELAIN & R. SPICHIGER.- Transition entre les domaines du centre et du Sambirano : Proposition d'étude par l'analyse de la flore de la réserve spéciale de Manongarivo 121

P.B. PHILLIPSON.- Endemism and non-endemism in the flora of south-west Madagascar 125

L. ALLORGE-BOITEAU.- Madagascar centre de spéciation et d'origine du genre *Kalanchoe* (Crassulaceae) 137

J. BRULFERT, D. RAVELOMANANA, H. GEHRIG & M. KLUGE.- Signification biogéographique des processus d'adaptation photosynthétique. I : l'exemple des *Kalanchoe* malgaches 147

M. KLUGE, J. BRULFERT & B. VINSON.- Signification biogéographique des processus d'adaptation photosynthétique. II : l'exemple des Orchidées malgaches 157

RAMAVOVOLOLONA.- Biogéographie des *Senecio* (Asteraceae) de Madagascar 165

S.J. RAZANAKA.- Répartition des espèces xérophiles dans le sud-ouest de Madagascar 171

E.A. RAKOTOBE.- Le genre endémique malgache *Dicoryphe* Du Petit-Thouars (Hamamelidacées) : Répartition et phytogéographie 177

L.H. RAKOTOVAO, C. RAJERIARISON & RAMAVOVOLONA.- Les Didiereaceae : origine, affinités systématiques et répartition à Madagascar 183

L.H. RAKOTOVAO & E. RANDRIANJOHANY.- Origine et répartition bioécologique des plantes aromatiques de Madagascar 187

C. RAJERIARISON.- Aperçu bibliographique sur l'origine et les affinités de la flore malgache 195

D.J. DU PUY & J. MOAT.- A refined classification of the primary vegetation of Madagascar based on the underlying geology : using GIS to map its distribution and to assess its conservation status 205

R. PAULIAN.- Réflexions sur la zoogéographie de Madagascar 219

C.P. BLANC & R. PAULIAN.- Originalité biogéographique de la faune du sud malgache 231

A.D. YODER.- The use of phylogeny for reconstructing Lemuriform biogeography 245

R.D. WARREN & R.H. CROMPTON.- Lazy leapers : energetics, phylogenetic inertia and the locomotor differentiation of the Malagasy primates. 259

M. LEIPOLDT, A. SCHLITZ, J.U. GANZHORN & J. TOMIUK.- Genetic analysis of *Lepilemur mustelinus ruficaudatus* population using RAPD markers 267

N. RAKOTOARISON, H. ZIMMERMANN & E. ZIMMERMANN.- Hairy-eared dwarf lemur (*Allocebus trichotis*) discovered in a highland rain forest of eastern Madagascar 275

S. GOODMAN & D. RAKOTONDRAVONY.- The Holocene distribution of *Hypogeomys* (Rodentia : Muridae : Nesomyinae) on Madagascar 283

S. SOMMER.- Ecology and social structure of *Hypogeomys antimena*, an endemic rodent of the dry deciduous forest in western Madagascar. 295

D. RAKOTONDRAVONY.- Biogéographie des Rongeurs de Madagascar 303

P.A. RACEY & P.J. STEPHENSON.- Reproductive and energetic differentiation of the Tenrecidae of Madagascar 307

J.L. EGER & L. MITCHELL.- Biogeography of the bats of Madagascar 321

J.B. CARROL & A.T.C. FEISTNER.- Conservation of western indian ocean bats 329

M. LOUETTE.- Biogéographie, origine et évolution des Oiseaux aux Comores 337

L. WILMÉ.- Composition and characteristics of bird communities in Madagascar 349

H.G. YOUNG.- The distribution and origins of wildfowl (Anatidae) of western indian ocean islands 363

C.J. RAXWORTHY & R.A. NUSSBAUM.- Patterns of endemism for terrestrial vertebrates in eastern Madagascar 369

H. ZIMMERMANN.- On the origin of the Malagasy *Mantella* 385

F. ANDREONE.- Seasonal variation of the amphibian communities in two rainforests of Madagascar 397

P.M. NARINS & E.R. LEWIS.- Extended call repertoire of a Madagascan frog 403

L. BELTAN.- Quelle est l'origine et en quel lieu se produit la parturition du Coelacanthe actuel : *Latimeria chalumnae* Smith, 1940 (Pisces, Sarcopterygii) ? 411

P.H. DE RHAM.- Poissons des eaux intérieures de Madagascar 423

W.R. LOURENÇO.- Origins and affinities of the scorpion fauna of Madagascar 441

B.L. FISHER.- Origins and affinities of the ant fauna of Madagascar 457

D. LACHAISE, M. HARRY & M. SOLIGNAC.- Affinités biogéographiques des Drosophilidae de Madagascar et des îles de l'océan indien 467

D.C. LEES.- The Périnet effect ? Diversity gradients in an adaptative radiation of Madagascan butterflie (Satyrinae : Mycalesina) contrasted with other species-rich rainforest taxa 479

G. BERNARDI.- Biogéographie et spéciation des Lépidoptères Papilionidae, Pieridae, Danaidae et Acraeidae de Madagascar et des îles voisines 491

F.-M. GIBON & J.-M. ELOUARD.- Etude préliminaire de la distribution des Insectes lotiques à Madagascar (exemples des Trichoptères Philopotamidae et Diptères Simuliidae) 507

Z. RALALAHARISOA-RAMAMONJISOA, H. RALIMANANA & D. LOBREAU-CALLEN.- Comportement de butinage d'*Apis mellifera* var. *unicolor* (Hymenoptère, Apidae) dans divers biotopes 517

O.B. RALISOA.- Biogéographie du complexe *Anopheles gambiae* de Madagascar, vecteur du paludisme 523

J.-M. BETSCH & P. CASSAGNAU.- Origine, différenciation locale et endémisme de quelques groupes de microarthropodes du sol et de la litière à Madagascar 535

B. RABERISOA, J.-M. ELOUARD & E. RAMANANKASINA.- Biogéographie des écrevisses malgaches (Decapoda : Parastacidae) 559

K.C. EMBERTON & M.F. RAKOTOMALALA.- Madagascar's biogeographically most informative land-snail taxa 563

J.-M. HÖEBLICH & RASOLOFOHARINORO.- La banque de données de l'environnement à Madagascar : un outil de base pour la recherche en biogéographie 575

PARTICIPANTS AU COLLOQUE INTERNATIONAL BIOGÉOGRAPHIE DE MADAGASCAR

ALBIGNAC, R., France
ALLORGE, L., France
ANDREONE, F., Italie
ANDRIAMIHARINOSY, S., France
BADRE, F., France
BAMEL, F., France
BATTISTINI, R., France
BELTAN, L. , France
BERNARDI, G., France
BETSCH, J.-M., France
BLANC, C.P., France
BLANDIN, P., France
BOURGEOIS, C., France
BRULFERT, J., France
BRYGOO, E., France
BÜHRMANN, N., Allemagne
BURNEY, D.A., U.S.A.
CHATELAIN,C., Suisse
CHOUTEAU, P., France
CIVEYREL, L., Grande-Bretagne
CLEVENGER, A.P., France
COINEAU, Y., France
DU PUY, D., Grande-Bretagne
EGER, J.L., Canada
EMBERTON, K.C., U.S.A.
EMOND, J., France
EMOND, M., France
FARAMALALA M.H., Madagascar
FEISTNER, A.T.C., Grande-Bretagne
FICHER, B., U.S.A.
FORTUNE-HOPKINS, H., France
FROHLICH, F., France
GANZHORN, J., Allemagne
GAUTIER, L., Suisse
GIBON, F.M., Madagascar
GLAW, F., Allemagne
GOODMAN, S.M., U.S.A.
GRUNDMANN, E., France
GUILLAUMET, J.-L., France
HALAMSKI JR., A., France
HEURTAULT, J., France
HOEBLICH, J.-M., France
HOLLOWAY, L., Grande-Bretagne
JESU, R., Italie
JOURDAN, S., France
KIRSCH, R., France
KLACKENBERG, J., Suede
KLUGE, M., Germany
LABAT, J.-N., France
LANGRAND, O., Madagascar
LACHAISE, D., France
LE THOMAS, A., France
LEES, D.C., Grande-Bretagne
LEIPOLDT, M., Allemagne
LEROY, J.-F., France
LOUETTE, M., Belgique
LOURENÇO, J., France
LOURENÇO, W.R., France
LOWRY II, P.P., U.S.A.
LUCKOW, M., U.S.A.
MARCOU, M., France
MATILE, L., France
MAURIES, J.-P., France
MINET, J., France

MITCHELL, L., Canada
MONOD, T., France
MORAT, P., France
NARINS, P., U.S.A.
PAULIAN, R., France
PETIT, , France
PETTER, J.-J., France
PHILLIPSON, P., Afrique Du Sud
PIERRE, J., France
RABENORO, C., Madagascar
RABETAFIKA, L., France
RACEY, P.A., Grande-Bretagne
RAGE, J.-C., France
RAJERIARISON, C., Madagascar
RAKOTOBE, E.A., Madagascar
RAKOTONDRAINIBE, F., France
RAKOTONDRAVONY, D., Madagascar
RAKOTOVAO, L., Madagascar
RALISOA, O.B., Madagascar
RAMAMONJISOA, R., Madagascar
RAMANANKASINA, E., Madagascar
RAMANITRA, N.A., Madagascar
RAMAVOVOLONA, Madagascar
RAMDRIAMBOLOLONA, M., Madagascar
RANDRIANARIVO, C., Madagascar
RANDRIANASOLO, R., Madagascar
RANDRIANASOLO, V., Madagascar
RANDRIANJOHANY, E., Madagascar
RASOANAIVO, P., Madagascar
RASOLOFOHARINORO, Madagascar
RATSIMBAZAF, R., France
RAUH, W., Allemagne
RAVAOARINOROMANGA, Madagascar
RAXWORTHY, C.J., U.S.A.
RAZAFINTSALAMA, J.-M., Madagascar
RAZANAKA, S., Madagascar
RHAM, P. DE, Suisse
SALOMON, M., France
SARTORI, M., Suisse
SASTRE, C., France
SCHATZ, G.E., U.S.A.
SCHIMMENTI,G., Italie
SCHMID, J., Allemagne
SOARES COSTA, S., France
SOMMER, S., Allemagne
STEFANOVIC, S., France
STERLING, E., Madagascar
STRAKA, H., Allemagne
TAITI, S., Italie
THOUVENIN, C., France
VALLAN, D., Suisse
VAN BERGEN, M.A., Pays-Bas
VAN CAMPO, E., France
VAUCOULON, M.B., France
VAUCOULON, P., France
VENCES, M., Allemagne
VIETTE, P., France
VILLEMANT, C., France
WARREN, R.D., Grande-Bretagne
WESTERHAUS, A., U.S.A.
WILME, L., Madagascar
WOHLHAUSER, S., Suisse
YODER, A.D., U.S.A.
YOUNG, H.G., Grande-Bretagne
ZIMMEMANN, E., Allemagne
ZIMMERMANN, H., Allemagne

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 1-17

PALEOGEOGRAPHIE ET VARIETE DES MILIEUX NATURELS A MADAGASCAR ET DANS LES ILES VOISINES : QUELQUES DONNEES DE BASE POUR L'ETUDE BIOGEOGRAPHIQUE DE LA « REGION MALGACHE »

René BATTISTINI

86, rue Gustave Flaubert 45100 Orléans, FRANCE

ABSTRACT.- Separated from Gondwana since the Mesozoic, Madagascar has the characteristics of a true continent, with complicated geology and varied morphology at low and high elevations. The extreme diversity of the largely endemic fauna and flora has developed in part because of a great variety in the natural environment. Diversity in the geomorphology and climate (ranging from per-humid to semi-arid) is examined successively. The Mascareignes, Comoro and Seychelles archipelagos and various smaller islands each form a biogeographical entity distinct from Madagascar. Landscapes and fauna have changed dramatically in the Malagasy area following the recent arrival of humans.

KEY-WORDS.- Madagascar, Paleogeography, Geomorphology, Climatology, Natural environments

RESUME.- Détaché du Gondwana au Mésozoïque, Madagascar a les caractères d'un véritable petit continent, avec une histoire géologique complexe et un relief varié comprenant des régions de basse altitude et des hautes terres. L'extrême diversité d'une flore et d'une faune largement endémiques a été favorisée par la grande variété des milieux naturels. La variété géomorphologique et climatique (allant du per-humide au semi-aride) sont successivement étudiées. Les archipels des Mascareignes, des Comores, les Seychelles et divers îlots isolés, constituent autant d'entités distinctes de la Grande Ile sur le plan biogéographique. L'arrivée récente de l'homme dans la région malgache a entraîné un véritable bouleversement dans les paysages et dans la faune.

MOTS CLES.- Madagascar, Paléogéographie, Géomorphologie, Climatologie, milieux naturels

INTRODUCTION

Bien que 300 km séparent la côte du Cap St André, à Madagascar, de la côte du Mozambique, Madagascar n'est pas une dépendance de l'Afrique sur le plan biogéographique. Madagascar est un véritable petit continent dont la flore et la faune ont évolué depuis très longtemps de manière autonome, même si la proximité du continent africain a permis, au cours de ce long isolement, des apports disparates dus au hasard, qui se sont ajoutés au fond ancien, et ont continué à évoluer en vase clos. L'originalité de la flore et de la faune, font de la Grande Ile un terrain d'étude privilégié pour les naturalistes. Le but de cet article est de présenter la grande variété des milieux naturels qui a permis l'extrême diversification de cette flore et de cette faune largement endémiques. Certains problèmes particuliers, importants pour l'étude biogéographique de la « région malgache », seront aussi examinés, comme les variations plio-quaternaires du

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

climat, les courants marins et l'intervention récente de l'homme qui a bouleversé les données naturelles et complètement transformé les paysages. Dans cette étude il faut distinguer d'une part la Grande Ile de Madagascar et les îles proches situées sur le plateau continental, d'autre part les nombreuses îles et groupes d'îlots plus éloignés, qui constituent ce qu'on a appelé la « région malgache ».

I - MADAGASCAR : UN MORCEAU DU GONDWANA

L'individualisation de Madagascar date de l'éclatement au Mésozoïque moyen du supercontinent de Gondwana (qui regroupait aussi l'Afrique, le continent des Seychelles, le Dekkan, l'Australie, l'Antarctique, et une partie de l'Amérique du Sud). On a beaucoup discuté de la place exacte de Madagascar dans cet ensemble. D'après RABINOWITZ *et al.* (1982) Madagascar se serait détaché des côtes somalienne, kenyane, et tanzanienne, et aurait commencé à dériver vers le sud au Jurassique moyen (vers 165 M d'années), entraînant dans son sillage les Seychelles et le Dekkan. L'existence d'un pré-Canal de Mozambique dès cette époque, contemporaine du début de l'ouverture de l'Atlantique, est attestée par l'affleurement d'un Bajocien-Bathonien marin bien développé dans la série sédimentaire de l'Ouest malgache. La situation à 135 M d'années montre un Canal de Mozambique déjà bien formé, avec l'Antarctique encore toute proche. La migration vers le sud se serait arrêtée il y a environ 125 M d'années (Crétacé inférieur). A ce moment le Canal de Mozambique a une largeur voisine de sa largeur actuelle. Le bloc seychellois reste proche, mais l'Inde s'est largement éloignée vers le nord-est. En d'autres termes, si l'isolement de Madagascar est tout à fait caractérisé au début du Crétacé, la séparation était déjà bien amorcée dès le Jurassique moyen.

II - UN PETIT CONTINENT AVEC UNE HISTOIRE GEOLOGIQUE ET UN RELIEF COMPLEXES

Si le facteur temps doit être invoqué en priorité pour expliquer la grande originalité de la flore et de la faune malgaches, un autre facteur a favorisé l'évolution et la différenciation des espèces : la variété des milieux naturels. Troisième île du monde par sa superficie (587 000 km^2) après la Nouvelle Guinée et Bornéo, Madagascar possède la diversité géographique d'un véritable petit continent, avec presque toute la gamme des milieux naturels et des niches écologiques que l'on peut inventorier dans le monde tropical. C'est cette diversité géographique qui a permis à la faune et à la flore d'acquérir son originalité, et, dans certains groupes, de se diversifier de manière si spectaculaire.

Madagascar est constitué par un vieux socle précambrien, varié au point de vue pétrographique, qui affleure sur les deux tiers de la surface de l'île, et disparaît à l'Ouest sous les terrains sédimentaires des deux bassins de Morondava et de Majunga. Ce vieux socle a été cassé dès la fin du Crétacé par des fractures subméridiennes qui ont donné à l'île une dissymétrie fondamentale sur le plan orographique : la descente est brutale du côté de l'Océan Indien, plus progressive vers le Canal de Mozambique. De cette dissymétrie orographique résulte une dissymétrie de l'hydrographie : les fleuves les plus longs sont tous tributaires du Canal de Mozambique, tandis que le versant oriental est drainé par des cours d'eau très nombreux, mais courts. A cela s'ajoute une dissymétrie climatique : le versant oriental, exposé à l'alizé du sud-est, reçoit les plus fortes

précipitations (2 à 4 m. par an), la pluviosité diminuant vers l'ouest et le sud-ouest, jusqu'à la semi-aridité de la région de Tuléar (350 mm.) et de l'Extrême-Sud.

Contrairement à l'Afrique voisine, Madagascar ne possède pas de très hautes montagnes, mais on y trouve des Hautes Terres avec un climat tropical d'altitude, typiquement montagnard, excluant toutefois le domaine de la prairie alpine. Les plus hauts sommets n'atteignent pas 3000 mètres (2876 m. au Tsaratanana dans le nord de l'île, 2658 m. dans l'Andringitra dans le centre sud, 2643 m. dans l'Ankaratra au sud de Tananarive).

II.1. Le relief du socle

Le vieux socle cristallin et métamorphique de Madagascar, d'âge précambrien, est hérité du Gondwana. Sa structure est complexe. On y distingue trois grandes séries métamorphiques précambriennes, qui présentent une disposition stratifiée et plus ou moins violemment plissée. Des granitisations se sont produites à diverses époques (2500 Ma, 1100 Ma, 550 Ma) donnant soit des granites recoupants en batholites ou en filons, soit des granites « stratoïdes » par granitisation des couches des séries précambriennes. Ces granites jouent un rôle important dans le relief ; ce sont des roches résistantes qui donnent souvent les points hauts du relief, dômes convexes, ou longues arêtes dissymétriques dans les granites stratoïdes, par exemple dans le centre et le sud du pays betsileo où se trouve le second sommet de Madagascar, dans le massif granitique de l'Andringitra (PETIT 1970). Les vieilles séries métamorphiques comportent par ailleurs une grande variété pétrographique, avec différents types de gneiss, de micaschistes, des quartzites (qui se comportent aussi en roches résistantes), des cipolins, des leptinites, etc...

Ce vieux socle a été affecté par deux directions de fracturation : NNW-SSE (direction dite Bongo-lava), et NNE-SSW (dite Côte Est). Ces deux directions de fracturation apparaissent comme constantes et fondamentales dans la genèse du relief de Madagascar, déterminant jusqu'à la forme même de la Grande Ile. A la direction Côte Est nous devons la formation du Grand Escarpement oriental, la dépression tectonique du lac Alaotra, le bassin d'Antsirabe. La direction Bongo-lava est fondamentale dans le nord de l'île, où elle commande la formation de la baie d'Antongil, et l'orientation de la côte au nord du Cap Masoala. Cette tectonique cassante remonte pour l'essentiel à la fin du Cretacé et on lui doit dès cette époque le soulèvement des Hautes Terres malgaches et la dissymétrie de l'île. Elle a été accompagnée par un volcanisme fissural basaltique, qui a recouvert presque toute l'île, et dont on retrouve les témoins interstratifiés dans la série sédimentaire de l'Ouest, sur la Côte Est, et dans le massif volcanique de l'Androy dans l'Extrême Sud. Des venues volcaniques variées, microgranites, syénites, trachytes, rhyolites, gabbros, sous la forme de filons ou d'intrusions massives, que l'on peut considérer comme les racines d'anciens volcans, datent de la même époque. Certaines fractures continuent à être actives, donnant lieu à des séismes par exemple dans l'Itasy, ou dans la région du lac Alaotra, où l'on observe des escarpements de faille très frais, quaternaires.

Un autre aspect important du relief du socle est lié à plusieurs phases d'aplanissement, séparées par des reprises d'érosion durant lesquelles l'érosion différentielle a remis en saillie les affleurements des roches les plus résistantes. L'aplanissement le plus général et le plus complet s'est produit au début du Tertiaire. On

en retrouve les traces conservées en position sommitale sous la forme de plateaux résiduels, qui nivellent à la fois le socle et les coulées du Crétacé : les tampoketsa. Après une reprise d'érosion, par endroits de plusieurs centaines de mètres, un nouvel aplanissement dit « meso-tertiaire » s'est développé en contrebas, respectant cette fois les roches les plus résistantes. Enfin, emboîté dans cette surface méso-tertiaire, s'est développé sur les bordures de ce socle et dans les cuvettes intérieures, à la fin du Tertiaire, un dernier aplanissement limité aux affleurements des roches les moins résistantes, gneiss et micaschistes.

Héritage de cette longue histoire géologique et géomorphologique, le relief du socle malgache est complexe et varié. Dans le domaine oriental on passe des montagnes du grand escarpement à l'étroite plaine côtière par une zone de collines d'altitude sub-égale dans chaque région. Sur les Hautes Terres, le relief est cloisonné en multiples dépressions allongées et cuvettes séparées par des chaînons granitiques. Un relief de collines, résultant de la dissection des surfaces d'aplanissement meso et fin-tertiaires, domine des dépressions marécageuses aujourd'hui aménagées en rizières dans le Betsileo ou dans la plaine de Tananarive, ou encore largement inexploitées dans le pays tsimihety. Dans le Moyen Ouest le paysage est plus ouvert, offrant souvent de grandes étendues de petites collines résultant de la dissection de la surface fin-tertiaire, dominées par des reliefs plus vigoureux dans des granites ou des quartzites qui prennent des allures d'inselbergs, et dans le nord-ouest par les tampoketsa (d'Analamaitso, de Beveromay, du Kamoro, d'Ankazobe, de Fenoarivo, de Famoizankova).

II.2. Le relief de la couverture sédimentaire

Les deux bassins sédimentaires de Morondava, dans le sud-ouest et l'ouest, et de Majunga dans le nord-ouest, sont séparés par la réapparition du socle en boutonnière dans la région du Cap St André. La disposition des couches sédimentaires en ensembles successivement durs et tendres, avec un pendage généralement faible vers le Canal de Mozambique, détermine un relief de cuestas, avec fronts tournés vers le socle, et plateaux plus ou moins étendus de revers. Dans le nord-ouest, une large dépression périphérique, évidée dans les grès tendres de l'Isalo (Karroo supérieur) sépare le socle de la première cuesta, qui est soit dans les grès de la base du Crétacé (de Port-Bergé à Ambato-Boeni), soit dans les calcaires du Jurassique moyen (dépression de Kandreho). Dans le nord du bassin de Morondava, la même disposition se poursuit, avec la puissante cuesta calcaire du Bemaraha qui domine une dépression périphérique évidée dans les grès de l'Isalo. La dépression périphérique n'a plus qu'une largeur d'une dizaine de kilomètres dans la région de Miandrivazo. Au sud de la percée de la Tsiribihina, ce sont les grès de l'Isalo I, ici très résistants, qui donnent un imposant front de cuesta, haut par endroits de 400 mètres, alors que la dépression périphérique elle-même, dans la région de Ranohira, est évidée dans les schistes de la Sakamena (Karroo moyen).

Une transversale dans la partie centrale du bassin de Majunga fait traverser en allant vers la mer une imposante cuesta dans les basaltes de la fin Cretacé (cuesta de l'Ankarafantsika), une nouvelle cuesta dans des grès fin-crétacés, enfin la petite cuesta de la région côtière dans les calcaires éocènes. Les dépressions subséquentes sont évidées dans les couches les moins résistantes à l'érosion, grès-argileux, argiles ou marnes.

Selon une transversale entre Onilahy et Mangoky, dans le sud du bassin de Morondava, après le large revers dans les grès de l'Isalo, et une petite cuesta dans les

calcaires du Jurassique moyen, les grès et basaltes de la fin du Crétacé donnent une puissante cuesta, avant la cuesta des calcaires éocènes dont les plateaux karstifiés de revers se terminent par un escarpement de faille au-dessus de la plaine côtière de Tuléar. Dans l'Extrême Sud, seuls demeurent les calcaires éocènes subhorizontaux, reposant directement sur le socle, donc une seule cuesta dont le revers est le large plateau karstique du Mahafaly.

Le sédimentaire de l'Extrême Nord de Madagascar, bien que rattaché au bassin de Majunga, en est pratiquement séparé à la hauteur de la péninsule d'Ampasindava. Une étroite dépression périphérique dans les schistes et grès du Permo-Trias sépare le socle cristallin du massif du Tsaratanana (où se trouve le point culminant de Madagascar : 2876 m.), d'une spectaculaire cuesta (Galoka-Andavakoera) dans les grès de l'Isalo très redressés et faillés. Le front de cuesta atteint localement 500 mètres de hauteur. Une seconde cuesta (Andrafiamena-Analamera) est dans les calcaires du Bajocien-Bathonien (Jurassique moyen), le revers formant des plateaux karstiques, dont le plateau de l'Ankarana où se trouve l'un des plus beaux kegelkarsts de Madagascar. Enfin des grés continentaux crétacés donnent un troisième escarpement, moins important, et les calcaires éocènes les tables karstiques qui dominent la rade d'Antsirana.

Le relief de la couverture sédimentaire s'ordonne donc en une série de dépressions allongées évidées dans les strates les plus tendres, dominées par les reliefs plus ou moins élevés des fronts de cuestas. Les grands fleuves traversent ce système par des gorges parfois impressionnantes dans les plateaux de revers, par exemple celles de la Manambolo et de la Tsiribihina dans l'Ouest.

Les régions à relief karstique de Madagascar correspondent à certains de ces plateaux de revers dans les calcaires du Jurassique moyen d'une part, dans les calcaires marins maestrichiens et tertiaires d'autre part. Dans les calcaires du Jurassique moyen, le karst de l'Ankarana dans l'Extrême Nord de Madagascar, celui de Namoroka au sud de Majunga, et le karst du Bemaraha dans l'ouest, sont de magnifiques kegelkarsts à couloirs et à tsingy (lames acérées de calcaire). Le karst de l'Ankarana est traversé de part en part par la rivière Mananjeba, et on y a exploré un grand développement de grottes. Les vastes plateaux du Kelifely et de l'Ankara, dans le sud du bassin de Majunga, sont truffés de dolines. Dans les calcaires marins tertiaires les plus beaux karsts sont dans le sud-ouest : entre le Mangoky et l'Onilahy, et au sud de l'Onilahy (karst mahafaly). Le plateau calcaire mahafaly est truffé de dolines et d'avens en chaudron (cenotes). L'ennoiement du réseau karstique empêche son exploration. Dans la région côtière entre Majunga et la baie de Narinda, il existe par contre de belles grottes (Andranoboka, Anjohibe) dans les calcaires marins de la fin du Secondaire et du début du Tertiaire (Eocène).

Les grès de l'Isalo donnent un autre type de relief parfois spectaculaire, dans le Makay et le massif de l'Isalo, dans le sud du bassin de Morondava : profonds canyons étroits suivant le réseau de fracturation, et reliefs ruiniformes dominant, sur les revers, de vastes épandages sableux.

II.3. Les volcans tertiaires

Sur les Hautes Terres centrales, au sud de Tananarive, l'Ankaratra (troisième sommet de Madagascar : 2643 m.) est un grand strato-volcan pliocène d'une centaine de kilomètres de diamètre, superposé au socle. L'activité volcanique s'est poursuivie au

Quaternaire, donnant les nombreux cônes stromboliens de la région d'Antsirabe. A 120 km à l'Ouest de Tananarive, le massif de l'Itasy est un alignement de cônes stromboliens quaternaires et de dômes trachytiques péléens, comparable à la chaîne des puys dans le Massif Central français. Le lac Itasy est un lac de barrage dû à la désorganisation du reseau hydrographique par la construction volcanique. Dans l'Extrême Nord, la montagne d'Ambre (1475 m.) est un grand cône volcanique pliocène surtout basaltique, construit sur le sédimentaire ; il est flanqué au sud de cônes stromboliens quaternaires.

II.4. Les régions littorales

Tous les grands types de milieux littoraux tropicaux sont représentés à Madagascar: côtes élevées, côtes sableuses basses à lagunes, mangroves, récifs coralliens, etc..

Sur 800 km entre Fort-Dauphin et Foulpointe, la côte est est une côte basse rectiligne, avec un cordon sableux récent protégeant de la grande houle d'alizé des centaines de lagunes. Les cours d'eau les moins importants aboutissent en général dans ces lagunes ; ils hésitent ensuite longtemps avant de trouver un exutoire vers la mer. Ces lagunes ont été reliées entre elles artificiellement pour former une voie d'eau (intracostal waterway), le Canal des Pangalanes, dont l'utilisation est aujourd'hui abandonnée. Plus au nord, la côte devient élevée et rocheuse dans la baie d'Antongil et la péninsule du Cap Masoala. La plaine côtière à cordons sableux réapparaît ensuite entre Antalaha et Vohemar.

La côte nord-ouest est très découpée, avec des grandes baies (Bombetoka, Mahajamba, Narinda) et de nombreuses rias (Loza) où en milieu estuarien se développent de vastes mangroves (LEBIGRE, 1990). Au nord, les deltas du Sambirano et de la Mahavavy du nord sont aussi frangés de mangroves. La côte est précédée par de nombreuses îles : Nosy Be, Nosy Komba, les îles Mitsio, les Radama.

La côte sud et sud-ouest, à partir du delta du Mangoky, est caractérisée par le grand développement des dunes littorales, sur une largeur qui peut atteindre 30 km. Les vieilles dunes quaternaires grésifiées sont attaquées en falaises, hautes de quelques mètres, mais pouvant atteindre 150 m. au Cap Ste Marie. Il existe aussi le long du littoral mikea (au nord de Tuléar) et de la plaine côtière mahafaly, de grands secteurs de côte basse sableuse, frangée de récifs coralliens, point de départ de vastes champs de dunes vives.

On trouve à Madagascar presque tous les grands types de récifs coralliens. Les récifs frangeants sont bien développés dans le nord-ouest, sur la côte, et sur les îles (les quatre îles Radama, Nosy-Be, les Mitsio, etc..). La côte sud-ouest dans le Mahafaly et jusqu'au delta du Mangoky est aussi bordée de récifs frangeants. Ces récifs disparaissent à partir du delta du Mangoky, à cause de la turbidité des eaux côtières qui favorisent au contraire les mangroves. Ils sont remplacés par de nombreux récifs à caye au large, en face de Morondava, Maintirano, et jusqu'au Cap St André, sur une plate-forme continentale large ici d'une centaine de kilomètres. Dans le sud-ouest le Grand Récif de Tuléar, et le récif d'Ifato, sont des récifs barrière. Il faut signaler aussi la barrière ennoyée du nord-ouest de Madagascar, qui se développe sur 500 km. entre le Cap St André et le Cap St Sébastien, séparée de la côte par des profondeurs d'une trentaine de mètres.

II.5. Les milieux d'eau douce : fleuves, rivières et lacs

Les fleuves et rivières malgaches se répartissent en trois groupes. Les cours d'eau de la côte est sont courts (si l'on excepte le Mangoro qui draine la dépression de l'Alaotra), et bien alimentés toute l'année. Leur parcours est coupé de rapides dans les montagnes et les hautes collines du Grand Escarpement. Les longs fleuves de l'Ouest, Mahajamba, Betsiboka, Tsiribihina, Mangoky, Onilahy, prennent leur source sur les Hautes Terres, et ont un régime contrasté, avec des crues parfois violentes de saison chaude et des étiages hivernaux . En saison sèche, l'étiage permet la pratique de cultures de décrue (baiboho) sur de vastes surfaces alluvionnaires dont la fertilité est renouvelée chaque année par la submersion lors des hautes eaux. Enfin la Linta, la Menarandra, la Manambovo et le Mandrare, dans l'Extrême-Sud, sont pratiquement à sec durant la plus grande partie de l'année.

Au chapitre des milieux d'eau douce, il faut signaler l'existence de nombreux lacs et marécages, tant en milieu d'altitude que sur la côte. Les plus grands lacs sont le lac Alaotra et le lac Itasy, bordés de marécages, et dans les régions côtières le lac Kinkony près de Majunga, ainsi que dans le sud-ouest le lac Ihotry et le lac Tsimanampetsotsa. De vastes marécages, accompagnés de nombreux lacs existent en pays tsimihety, dans le nord des Hautes Terres malgaches.

III - LA VARIETE DES CLIMATS

Madagascar est une véritable mosaïque sur le plan climatique, avec une variété qui va du perhumide subéquatorial au semi-aride sub-méditerranéen, en passant par le tropical montagnard. La Grande Ile s'étend entre 12°5 et 25° de latitude sud, pour la plus grande part donc dans la zone intertropicale, le tropique du Capricorne traversant l'île à la hauteur de Tuléar. Les grands centres d'action météorologique de cette partie de l'Océan Indien sont l'anticyclone des Mascareignes, à l'est, générateur de l'alizé du sud-est ; les basses pressions équatoriales généralement situées au nord de Madagascar ; des basses pressions fréquentes sur le Canal de Mozambique ; enfin le sud de l'île est frôlé par la circulation d'ouest en est d'anticyclones et dépressions mobiles du front polaire. Trois grandes masses d'air intéressent la Grande Ile. L'air maritime tropical indien, générateur de l'alizé, concerne toute l'année Madagascar : on lui doit les fortes précipitations du versant oriental de l'île. L'air équatorial, chaud et très humide (75 à 87% d'humidité relative) engendre la mousson du nord-ouest qui atteint Madagascar par intermittence en saison chaude. Enfin l'air tropical maritime atlantique alimente les dépressions et anticyclones mobiles qui peuvent atteindre le sud de Madagascar en saison fraîche. Le contact entre l'air tropical maritime indien et l'air équatorial, ou zone de convergence intertropicale (C.I.T.) prend en écharpe la Grande Ile en saison chaude, créant un temps instable et pluvieux. C'est le long de la C.I.T. et sur l'Océan Indien que prennent naissance les cyclones ; ils se déplacent d'est en ouest, et viennent périodiquement ravager les Mascareignes ; certains tournent vers le sud avant d'avoir atteint Madagascar, frôlant seulement la côte est, mais d'autres traversent de part en part la Grande Ile, et peuvent se régénérer sur le Canal de Mozambique. Les Comores sont exposées aux cyclones, mais pas les Seychelles situées trop au nord. Plus que par la force du vent, les cyclones jouent un rôle important par les précipitations parfois énormes qui les accompagnent, génératrices d'inondations.

La géographie des températures dépend de la latitude, de l'altitude, et de la continentalité. La grande extension en latitude de Madagascar se traduit par des températures moyennes annuelles allant de 27° dans le nord littoral, à 24° dans le sud. L'éloignement de l'Equateur entraîne une augmentation vers le sud des amplitudes thermiques annuelles et diurnes. Madagascar a une forme suffisamment massive (600 km de plus grande largeur) pour que se manifeste un effet de continentalité, marqué surtout par une augmentation vers l'intérieur des terres des amplitudes thermiques annuelles et diurnes. Mais c'est à la présence des Hautes Terres que l'on doit les principaux contrastes de température. A Antsirabe, située à 1500 mètres d'altitude, la température moyenne annuelle n'est que de 16°5, avec 12°6 pour le mois le plus froid (juillet) et 19°8 pour le mois le plus chaud (janvier). Ce climat tropical d'altitude n'exclut pas le gel, en moyenne dix fois par an à Antsirabe, mais la neige est extrêmement rare, même sur les plus hauts sommets de l'île, cela parce que les mois les plus froids correspondent à la saison sèche. Ce rapide tableau de la géographie des températures doit être complété par une dissymétrie entre la côte est , moins chaude, et la côte ouest. A latitude égale, on observe une différence de 1,5 à 2° dans les températures moyennes annuelles.

La dissymétrie orographique de Madagascar joue un rôle essentiel dans la répartition de la pluviométrie. Le versant oriental exposé à l'alizé reçoit partout plus de 1600 mm. et localement plus de 4 m. sur la côte et sur les reliefs. Le Nord-Ouest, exposé à la mousson, reçoit aussi plus de 1600 mm. La plus grande partie des Hautes Terres et de l'Ouest se situent entre les isohyètes de 1600 mm et 800 mm. La pluviosité diminue progressivement vers le sud-ouest, jusqu'à une frange semi-aride recevant moins de 500 mm qui va de Morombe au Cap Ste Marie. L'extrémité des chaînes anosyennes, entre Amboasary et Fort-Dauphin, crée une véritable « faille » pluviométrique ; en moins de 20 km on passe de la forêt de Didiereacées de l'Androy semi-aride, à la rain-forest de la côte est.

Il est important de considérer aussi la répartition annuelle de cette pluviosité. Le régime pluviométrique général est de type tropical avec une saison sèche hivernale. Mais une différence existe entre le domaine oriental, où les mois les plus secs (juillet à novembre) reçoivent encore entre 80 et 300 mm, et les Hautes Terres et l'Ouest où la saison sèche est extrêmement marquée. Ainsi le mois le plus sec à Tamatave, octobre, reçoit encore 87 mm. A Tananarive, sur les Hautes Terres centrales, mai, juin, juillet, août et septembre ne reçoivent ensemble que 79 mm. A Majunga, sur la côte nord-ouest, ces cinq mois ne totalisent plus que 15 mm. A Tananarive et Majunga, les six mois de la saison sèche, avril à octobre inclus, totalisent respectivement seulement 11% et 6% de la pluviosité annuelle totale. Dans le Sud-Ouest et l'Extrême-Sud, ce régime tropical typique est modifié par l'apparition d'un second maximum pluviométrique de mai-juin, correspondant à des pluies hivernales du front polaire : si le total pluviométrique est faible (342 mm à Tuléar) les pluies se trouvent ainsi mieux réparties dans l'année.

Il faut dire un mot d'un phénomène qui tempère aussi la sécheresse du semi-désert côtier du sud malgache entre Morombe et le Cap Ste Marie : les précipitations occultes de la rosée, non prises en compte dans les statistiques pluviométriques. Ce phénomène est bien connu dans la plupart des déserts côtiers, comme le Namib ou le désert chilo-péruvien ; il est dû à la présence d'eaux froides littorales, liées à un courant froid et (ou) à des upwellings. L'absence de plateau continental en face de ce secteur de la côte malgache rend possible de telles remontées d'eaux froides. Ces précipitations occultes n'intéressent qu'une étroite frange littorale, mais elles permettent de comprendre l'existence le long de la côte d'une végétation assez dense (spécialement de Didiereacées

et d'Euphorbiacées), y compris dans certains secteurs comme le nord de la plaine côtière mahafaly où la pluviosité est inférieure à 300 mm.

Globalement, la combinaison des données de la pluviométrie et de la température permettent de distinguer à Madagascar cinq grandes régions climatiques :

- Le domaine oriental exposé à l'alizé du sud-est, perhumide, avec une saison sèche atténuée.

- L'Ouest, moins arrosé, avec une saison sèche très marquée ; au point de vue des températures, on peut distinguer une nuance maritime et une nuance continentale, où les écarts thermiques sont plus importants.

- La région du Bas-Sambirano, dans l'extrême nord-ouest, abritée de l'alizé par le massif du Tsaratanana, et exposée à la mousson. La pluviosité est importante, avec une saison sèche moins marquée que dans l'Ouest. La température est plus élevée que dans le reste de l'île, avec des écarts thermiques faibles. Le climat est subéquatorial, avec deux maxima de température.

- L'Extrême-Sud et l'Extrême Sud-Ouest, caractérisés par une faible pluviosité (à la limite de l'aride le long du littoral), mais mieux répartie dans l'année. Les moyennes de température sont moins élevées que dans le reste de l'île, avec une amplitude thermique annuelle plus forte.

- Les Hautes Terres, qui ont un climat tropical de montagne, avec des températures plus faibles que dans le reste de l'île, et de forts écarts thermiques. Les totaux pluviométriques sont généralement inférieurs à 2 m., mais avec de grandes variations en fonction du relief et de l'exposition. La saison sèche est bien marquée, mais moins que dans l'Ouest.

IV - D'IMPORTANTES VARIATIONS DU CLIMAT AU PLIO QUATERNAIRE :PLUVIAUX ET DISPLUVIAUX

Bien qu'il ne soit pas possible actuellement d'établir une véritable chronologie des variations climatiques à Madagascar au cours du Quaternaire, et encore moins au Néogène, on sait, par l'étude de certains paléosols (sols rubéfiés, stone-lines, etc...), par les analyses polliniques et par l'existence de formes héritées dans la morphologie, que le climat n'a cessé de se modifier au Plio-Quaternaire. La situation actuelle correspond seulement à un moment dans une longue histoire géologique. Comme dans l'Afrique voisine, se sont succédées des périodes plus humides, qualifiées de pluviaux, séparées par des périodes plus sèches ou displuviaux, cela en fonction de changements de la position moyenne des grands centres d'action météorologiques.

Dans l'Extrême Sud semi-aride (BATTISTINI, 1964, 1984), la fin du Neogène correspond à une période de forte pluviosité, à saisons alternées. Au cours de l'Aepyornien (corrrespondant plus ou moins au Quaternaire) se sont succédées des périodes de mise en place de dunes littorales, et des périodes de fixation et de rubéfaction parfois intense de ces ensembles dunaires. La Grande Dune (Aepyornien ancien) a été profondément altérée et rubéfiée à l'Ambovombien, terme qui recouvre soit un seul pluvial long et très accentué, soit plusieurs pluviaux successifs. La Petite Dune (Aepyornien moyen) a été elle-même rubéfiée et encroûtée, au cours d'un dernier pluvial (Lavanonien), en partie synchrone du Würm. L'Holocène a vu le climat s'assécher

progressivement, la pluviosité diminuant au moins de moitié, jusqu'à la situation de semi-aridité actuelle.

BOURGEAT (1972) met en évidence sur les Hautes Terres l'existence de trois périodes pluviales au Pleistocène. Après un Neogène à dominante sèche (contrairement à l'Extrême Sud), survient un premier pluvial (pré-moramangien) que l'on peut mettre en parallèle avec la période humide qui a précédé dans l'Extrême Sud la mise en place de la Grande Dune. Le second pluvial, pour lequel BOURGEAT garde le terme d'Ambovombien, correspond à une reprise de la pédogenèse avec formation de goethite et de gibbsite, ainsi qu'un recreusement des vallées. Le displuvial qui suit (Sambainien) commence avant 35 000 ans et se termine probablement vers 10 000 ans ; il correspond aux dépôts de la terrasse moyenne. Enfin le troisième et dernier pluvial, dénommé post-Sambainien, se place après 10 000 B.P. Il se caractérise par des recouvrements fins sur les épandages grossiers (stone-lines) de la période précédente, par une reprise de la pédogénèse, un recreusement des vallées, et la formation d'une basse terrasse argileuse.

Ainsi qu'on le voit, pluviaux et displuviaux ne seraient pas toujours en concordance selon les régions. Cela ne peut étonner, étant donnée l'extension en latitude de Madagascar. Une remontée vers le nord du système des dépressions et anticyclones mobiles du front polaire, lors de la dernière période glaciaire, a pu entraîner un doublement de la pluviosité dans l'Extrême Sud (Lavanonien), sans pour autant affecter les Hautes Terres centrales. Le déplacement de la position moyenne des autres centres d'action météorologique a fort bien pu, durant la même période, entraîner un assèchement dans certaines parties de la Grande Ile. Cette mobilité « géologique » des climats, encore insuffisamment connue et étudiée à Madagascar, demeure cependant une donnée majeure pour l'étude biogéographique.

V - LES ILES DE LA REGION MALGACHE

De nombreuses îles et groupes d'îlots séparés les uns des autres, ainsi que de la Grande Ile, par de grandes profondeurs, entourent Madagascar au nord, à l'ouest et à l'est. Sur le plan biogéographique, ils constituent autant d'isolats. On connaît maintenant assez bien l'âge de certaines de ces îles, grâce au développement des méthodes radiométriques de datation (potassium-argon, Th/Ur, C14). Ces âges sont utiles pour le biogéographe, qui peut se faire ainsi une idée de la durée dont a disposé leur peuplement. Les îles situées sur le plateau continental malgache (Ste Marie, Nosy Be, Mitsio, Radama) sont exclues de ce chapitre : elles ont été reliées à Madagascar lors des régressions quaternaires (jusqu'à moins 120 mètres lors de la plus récente de ces régressions entre -25 000 ans et -14 000 ans au Würm III) et font donc partie sur le plan biogéographique de Madagascar.

V.1. Les îles hautes volcaniques ou granitiques

Par leurs dimensions, leur relief et leur géologie souvent complexes, les îles hautes offrent à la colonisation par la faune et la flore une variété importante de milieux naturels, et une certaine diversité géographique. Les plus élevées, comme La Réunion (3069 m.), ou la Grande Comore (2361 m.) ont une dissymétrie climatique nette, avec un

versant au vent et un versant sous le vent ainsi qu'une zonation altitudinale de la végétation.

V.1.1. Les Mascareignes

Cet archipel, situé à l'est de Madagascar, est constitué par trois îles volcaniques émergeant de profondeurs supérieurs à 4000 mètres : La Réunion, Maurice et Rodriguez.

La Réunion est une terre extrêmement montagneuse, de forme elliptique (75 km sur 55 km). L'île se divise en une partie ancienne ou vieux massif du Piton des Neiges, qui culmine à 3069 m., et représente les trois quarts de la surface de l'île, et une partie récente qui s'appuie au sud-est de la précédente, le Massif de la Fournaise, siège du volcanisme actif. La partie ancienne a été défoncée en trois grands cirques, Cilaos, Salazie, et Mafatte, dominés par des parois raides de plus de 1000 m. L'île présente une forte dissymétrie pluviométrique, avec plus de 4 m. de précipitations annuelles du côté au vent (9 m. à la station de Takamaka, et exceptionnellement plus de 14 m. en 1952), et moins de 1 m. du côté sous le vent (700 mm. à St Paul). Par dessus les océanites anciennes mises en place sous le niveau de la mer (pillow-lavas), les plus anciennes coulées basaltiques subaériennes qui ont été datées donnent un âge de 2,1 M d'années.

Maurice, située à 185 km. au nord-est de La Réunion, mesure 60 sur 45 km. C'est, comme La Réunion, une île entièrement volcanique, constituée surtout de coulées et de brèches basaltiques, mais le relief est beaucoup plus aéré, avec de grandes étendues peu accidentées plantées surtout en canne à sucre, dominées par des mornes abrupts. La pluviométrie s'ordonne ici en fonction de l'altitude, 1 m. sur les régions côtières, 4 m. au centre de l'île. En ce qui concerne l'âge de l'île, la série bréchique de base (océanites), très altérée, n'a pu être datée que de manière approximative de 10 à 8 M d'années. La série ancienne qui lui succède, correspondant à la construction d'un grand volcan bouclier basaltique aujourd'hui démantelé, et dont les pans conservés constituent les mornes actuels, commence à 7,5 Ma et se termine à 5,2 Ma. La série intermédiaire (3,5 Ma à 1,7 Ma) et la série récente sont constituées surtout par des basaltes très fluides, qui donnent les vastes étendues moins accidentées d'où émergent les mornes.

V.1.2. Les Comores

Situées dans le nord du Canal de Mozambique, Mayotte, Anjouan, Moheli et la Grande Comore sont des îles surtout basaltiques émergeant de profondeurs supérieures à 3 500 mètres. EMERICK et DUNCAN (1982) considèrent les Comores comme le stade le plus récent de l'activité d'un point chaud, qui aurait induit successivement le soubassement des Amirantes et de Farqhar dans les Seychelles, des Glorieuses, du banc du Geyser, puis Mayotte, Anjouan, Moheli, enfin la Grande Comore où se trouve le volcan actif Kartala.

Mayotte (Maore), la plus ancienne des quatre Comores, aurait commencé à émerger lors de la phase ancienne dite Choungi I, entre 15 et 8 Ma. Alors que pour les phases suivantes dites Choungi II (8 à 4 Ma : ankaramites et nephelinites) et Choungi III (3,5 à 3,4 Ma : phonolites) on possède de bonnes datations radiométriques, les vieux basaltes de Choungi I ne sont datés que de manière approximative. Mayotte serait donc

mio-pliocène, avec un volcanisme qui s'est poursuivi au Quaternaire par les petits cônes et les cratères d'explosion de l'îlot de Pamandzi, incorporé au récif-barrière. Longue de 35 km., Mayotte est une terre aux hautes collines émoussées, portant des sols ferrallitiques rouges d'altération des basaltes, dominées par quelques reliefs plus vigoureux qui sont généralement d'anciennes cheminées déchaussées par l'érosion dans des phonolites (le Benara, 660 m., point culminant dans le sud de l'île). La plus anciennement apparue des Comores, elle a subi une subsidence importante à l'origine d'une double barrière corallienne, qui enserre un large lagon profond de 30 à 70 m.

Anjouan (Ndzuani) est une terre montagneuse de forme triangulaire, la seconde de l'archipel par sa superficie (424 km2). Le point culminant, au Ntringi (1595 m.) n'est qu'à 7 km. de la mer. Le grand cirque de la Bambao, avec ses parois raides, défonce la partie centrale de l'île. L'âge obtenu sur les plus vieilles coulées basaltiques est de 5,0 Ma.

Moheli (Mwali) est une longue arête escarpée qui s'allonge sur 50 km d'est en ouest, avec 20 km de plus grande largeur. La partie occidentale et centrale de l'île, qui culmine à 790 m., résulte de la dissection profonde d'un vieux volcan basaltique. La partie orientale, plus étroite et moins élevée, présente un relief plus mou : c'est le plateau de Djandro, entaillé par trois grands cratères d'explosion quaternaires. La plus vieille datation obtenue pour Moheli est 3,9 Ma. Moheli, comme Anjouan, seraient donc d'âge pliocène.

La Grande Comore (Ngazidja) est la plus étendue (1024 km2) des quatre Comores. L'île s'allonge sur 68 km du nord au sud, et se divise en trois parties : une partie centrale renflée correspond au volcan actif Kartala, avec sa vaste caldeira sommitale qui culmine à 2361 m. ; au nord s'allonge le massif de la Grille, appendice massif long de 30 km. entièrement constitué par des cônes stromboliens récents et leurs coulées ; enfin la partie sud-est est un appendice plus petit, la péninsule de Mbadjini, constituée par des basaltes plus anciens (phase intermédiaire de SAINT-OURS, 1958), recouverts par des cônes et coulées subactuels. A l'exception de la péninsule de Mbadjini où l'on trouve localement des sols ferrallitiques épais d'altération des plus vieux basaltes (fin Pliocène ou Quaternaire ancien ?), la Grande Comore est une île jeune, où de grandes superficies sont occupées par des coulées noires subactuelles qui descendent de tous côtés vers la mer. La pluviosité est maximale à mi-pente du Kartala, du côté ouest exposé à la mousson (5888 mm. à Nyumbadju, à 500 m. d'altitude), moins forte sur la côte est abritée de la mousson (1398 mm. à Fumboni) et à l'extrémité de la péninsule de la Grille (1884 mm. à Mitsamihuli). L'eau de pluie s'infiltre dans les basaltes récents poreux, ce qui exclut pratiquement tout écoulement superficiel sauf lors des pluies exceptionnelles.

V.1.3. Les Seychelles granitiques

Situées dans le nord-est de l'archipel des Seychelles, elles sont la partie visible d'un morceau du vieux socle gondwanien, séparé de l'Afrique au même moment que Madagascar. Sur une quarantaine d'îles et îlots, seuls trois ont une certaine étendue : Mahé, Praslin et la Digue. L'île principale, Mahé, a une vingtaine de kilomètres de longueur, et culmine à 906 m. au Morne Seychellois. Les granites gris de Mahé sont datés de 536 Ma, mais il s'agit là de l'âge du matériel, et non de l'âge des îles elles-mêmes, que l'on ignore.

V.2. Les îles et îlots coralliens

A la différence des précédentes, il s'agit d'îles basses peu étendues, généralement plus sèches car elles ne fixent pas les nuages. Le plus grand nombre (une centaine) appartiennent aux Seychelles où elles se répartissent en plusieurs groupes : au nord le groupe des Amirantes (une vingtaine îlots), Alphonse, Plate et Coétivy ; au sud le groupe de Farqhar (atoll de Farqhar, St Pierre, Providence) et le groupe d'Aldabra (atoll soulevé d'Aldabra, Astove, Assumption, et atoll soulevé de Cosmoledo). D'autres îles basses coralliennes isolées existent dans le Canal de Mozambique (Glorieuses, Juan de Nova, Europa, Bassas da India), et à l'est de Madagascar dans l'Océan Indien (Tromelin).

Ces petites îles coralliennes ne sont que la partie visible de constructions coralliennes plus importantes, qui coiffent des reliefs volcaniques immergés. Elles n'offrent à la colonisation par la faune et la flore qu'un nombre limité de biotopes : cordons littoraux de sable ou de graviers coralliens, dunes, microkarsts dans des calcaires coralliens ou des beach-rocks émergés de quelques mètres, mares, etc... Les calcaires coralliens qui affleurent dans les îles et sur leurs platures correspondent à des périodes de haut niveau marin. On peut classer ces îles coralliennes en trois catégories en fonction de l'âge des plus vieux calcaires coralliens venant en affleurement :

- Quaternaire ancien : l'atoll émergé d'Aldabra a fourni des âges supérieurs à 350 000 ans (limite de la méthode Th/Ur), bien que l'essentiel de la construction de l'atoll date de l'Inter Riss Würm. St Pierre, exploité pour son guano, entre dans cette catégorie.

- Inter Riss-Würm (dernier interglaciaire) : des âges autour de 120.000 B.P. et 100.000 ans B.P. ont été obtenus aux Glorieuses (île du Lys), à Aldabra et à Cosmoledo. Europa aurait le même âge.

- Holocène : le plus grand nombre d'îles et îlots datent de la fin de la transgression flandrienne, lorsque la mer a retrouvé un niveau proche de l'actuel entre -6000 et -5600 ans B.P. Une centaine d'îlots dans les Seychelles ne sont que de simples cayes sableuses très récentes frangées de beach-rock. Juan de Nova et Tromelin entrent aussi dans cette catégorie.

Il faut remarquer qu'un grand ensemble d'îlots, comme par exemple celui des Amirantes dans le nord-ouest des Seychelles, était entièrement émergé lors de la dernière grande régression marine (25 000 - 14 000 ans B.P.), sous la forme d'un vaste plateau sablo-corallien d'une centaine de kilomètres de longueur. A l'échelle de 15 000 ans, Desnoeufs, Marie-Louise, Poivre, St Joseph, Remire... sont donc à considérer comme une unité biogéographique unique. Quelques regroupements du même genre peuvent aisément être effectués à l'aide de la carte bathymétrique. A l'opposé, dans le groupe d'Aldabra, Cosmoledo, Astove, Assumption, et l'atoll d'Aldabra, constituent autant d'entités indépendantes sur le plan biogéographique, chacune perchée sur son grand volcan sous-marin.

VI - LES COURANTS OCEANIQUES

Le courant sud équatorial, venant de l'est, contourne Madagascar par le nord et par le sud. La branche septentrionale contourne le Cap d'Ambre, passe à travers les Comores, et remonte vers le nord. La branche sud s'unit pour l'essentiel au courant du Mozambique pour former le courant des Aiguilles, mais une partie, après avoir

contourné Madagascar par le sud, remonte vers le nord dans l'est du canal de Mozambique, sans doute jusqu'au delà du Cap St André, sous le nom de courant de Madagascar. Dans l'ouest du canal de Mozambique, le courant de Mozambique longe la côte africaine en partant vers le sud. Cette disposition générale est à première vue défavorable à des apports en provenance de la côte africaine. Toutefois dans le détail la circulation dans le Canal de Mozambique est très complexe. Durant l'été austral, le courant côtier de Somalie, qui porte au sud en cette saison, vient heurter le courant côtier nord dû à l'alizé du sud-est aux environs de Mombasa ; il en résulte un contre-courant vers l'est (aidé par la mousson du nord-ouest) et un mouvement tourbillonnaire autour des Comores, avec possibilité par mousson forte de porter jusqu'aux côtes nord-ouest de Madagascar. Au sud de 18 degrés sud, dans la zone médiane du canal de Mozambique, existe un autre tourbillon important, et des courants portant souvent au nord sous l'action des vents dominants du sud. Les instructions nautiques signalent près de l'île Europa, de juillet à novembre, un fort courant portant au nord-est (donc vers Madagascar), mais de manière très intermittente. Dans la situation actuelle, le transport par les courants de radeaux depuis la côte africaine jusqu'à Madagascar est possible mais aléatoire. Toutefois on ignore tout des conditions qui ont pu exister à certains moments du Tertiaire et du Quaternaire, peut-être plus favorables.

VII - L'ARRIVEE DE L'HOMME : UN BOULEVERSEMENT DANS LES PAYSAGES ET DANS LA FAUNE

Contrairement à l'Afrique orientale voisine, Madagascar et les îles de la « région » malgache ne possèdent pas de préhistoire. Les premiers établissements humains importants connus sur le littoral de la Grande Ile ont été datés au C14 de la seconde moitié du premier millénaire (Sarodrano dans le sud-ouest 1460 +-90 B.P. ; Irodo, dans l'extrême-nord-est 1090+-90 B.P.). On peut supposer une solution de continuité avec les Comores, où la plus vieille culture connue, la culture Dembeni, date du VIIIè siècle (VERIN, 1990). Peut-être y a -t-il eu dès cette époque pénétration de l'intérieur de l'île par des écobueurs-chasseurs, ainsi que le suggèrent certaines analyses polliniques. Dès le XIè siècle (période Fiekena) les premières communautés agricoles s'installent près des marais sur les Hautes Terres, cultivant le riz et le taro, et pratiquant l'agriculture sur brûlis. Cette époque marque le début d'un immense gaspillage écologique. Ces proto-malgaches avaient trouvé une île encore vierge, couverte probablement par une végétation forestière quasi-continue. Quelques siècles plus tard, seuls demeurent quelques lambeaux forestiers relictuels, sur le rebord du tampoketsa d'Ankazobe, ou dans l'Ouest sédimentaire sur les revers de certaines cuestas calcaires ou gréseuses, comme la forêt de l'Ankarafantsika au sud-est de Majunga. Prairie et steppe à Aristida sur les Hautes Terres, à Hyparhenia rufa et Heteropogon dans l'Ouest, s'étendent maintenant à perte de vue.

Bien que moins fragile que la forêt tropophile caducifoliée de l'Ouest, la forêt dense ombrophile ou rain-forest du domaine per-humide oriental a depuis longtemps disparu des plaines et basses collines de la zone côtière, remplacée par des formations herbacées. Elle ne demeure qu'en taches relictuelles dans les parties les plus inaccessibles des montagnes du grand escarpement. Ailleurs la végétation secondaire de savoka, soumise à la rotation des tavy (brûlis pour la culture du riz de montagne et du maïs), couvre collines et montagnes.

Sur les Hautes Terres, où se trouvent actuellement les plus fortes densités de population dans l'Imerina, le pays Tsimihety, le Betsileo, le paysage est entièrement humanisé . Rizières de bas-fond ou en terrasses alternent avec des collines dénudées en parties reboisées d'eucalyptus. Les vastes étendues moins peuplées du Moyen-Ouest sont vouées à l'élevage bovin extensif, pour lequel les pasteurs pratiquent l'incendie périodique des formations herbacées qui ont remplacé la forêt, accentuant encore l'appauvrissement biologique. Privés de leur couvert forestier, les sols ferrallitiques rouges ou jaunes épais formés à l'origine sous forêt sont exposés au ruissellement. Un peu partout sur les Hautes Terres et dans le Moyen Ouest apparaissent des champs de lavaka, entailles profondes d'érosion accélérée, qui ruinent tout espoir de mise en valeur ultérieure de régions entières de collines, et par leurs épandages sableux entravent la riziculture dans les dépressions voisines.

Dans le sud semi-aride, il demeure encore d'assez vastes étendues du bush xérophile, sur les sables roux et surtout sur les vastes plateaux karstiques des calcaires tertiaires dans le Mahafaly et entre Onilahy et Mangoky. Mais même ici l'extension des brûlis pour l'agriculture, et les coupes pour le charbon de bois près de Tuléar, mettent cette végétation arborée en péril.

C'est donc essentiellement par une destruction systématique du couvert forestier que l'homme a transformé les paysages, et modifié le milieu naturel. L'érosion accélérée des sols par les lavaka n'est qu'une conséquence de la déforestation. La forêt jouait le rôle d'éponge, lors des précipitations exceptionnelles cycloniques. Avec sa disparition, les eaux ne sont plus retenues par la forêt, et une fraction plus importante s'écoule rapidement jusqu'aux troncs hydrographiques principaux, accentuant les crues. Corrélativement, les étiages sont aussi plus accentués. Ce caractère de plus en plus contrasté des régimes hydrographiques, en relation avec la déforestation, est illustré par le cas du Fiherena, fleuve du sud-ouest qui se jette à Tuléar (SALOMON, 1987)). Autre conséquence : l'augmentation de la charge solide. La Betsiboka, qui inclut dans son bassin de nombreux espaces lavakisés, en donne un bon exemple, avec pour conséquence l'accélération de l'envasement du port de Majunga.

La disparition des « subfossiles » illustre l'action de la présence humaine sur la faune. Cette faune « subfossile », qui comprenait de grands Ratites (*Aepyornis maximus, medius, hildebrandti*), deux Hippopotames (*lemerlei* et *amphibius Standini*), une tortue terrestre géante (*Testudo grandidieri*), et une douzaine de Lemuridés, dont des espèces de grande taille comme les Palaeopropithèques, a disparu il y a moins de 2000 ans, ainsi que le montrent les datations par la méthode du C14 effectuées dans plusieurs sites dont Amparihingidro (à 7 km à l'est de Majunga), Amposa, dans le centre ouest, et dans le sud et le sud-ouest Anavoha, Behavoha, Lamboharana, et Taolambiby. Il ne fait aucun doute que, lorsque l'homme est arrivé à Madagascar, il y a trouvé cette faune de grands animaux encore vivante. La contemporaineté de l'homme et de cette faune disparue ressort de la simple confrontation des âges des sites archéologiques les plus anciens, et des âges obtenus dans la partie supérieure d'un certain nombre de gisements de subfossiles : 980+-200 B.P. sur un os d'hippopotame à Itampolo dans l'Extrême Sud, 1150+-90 B.P. sur des débris d'oeufs d'*Aepyornis* à Irodo, 1050+-150 B.P. à Taolambiby. Il existe par ailleurs de nombreux sites « mixtes », où des traces d'industries humaines coexistent avec des ossements de subfossiles (par exemple à Ampasambazimba dans l'Itasy, à Taloambiby, à Beloha-sur-mer). Des ossements de bovidés sont parfois mélangés à ceux des subfossiles, comme à Ankaivo et à Lamboharana (BATTISTINI & VERIN, 1973).

Certains auteurs, comme MAHE et SOURDAT (1972) ont proposé comme l'une des raisons possibles de la disparition des subfossiles malgaches, le gigantisme, qui aurait rendu certaines grandes espèces incapables de s'adapter même à de faibles variations du milieu. Pour ces auteurs, l'extinction aurait été causée par un assèchement récent du climat, qui plaça ces grands animaux dans des conditions difficiles. Cette hypothèse avait déjà été émise, pour l'Extrême Sud, par DECARY (1930). A notre avis, il est impossible de comprendre, sans invoquer une raison plus générale, la disparition aussi soudaine de la totalité de ces grands animaux, qui vivaient dans des biotopes différents, et dans les régions les plus variées de Madagascar (on connaît une soixantaine de sites de subfossiles répartis dans toute l'île). A Ampasambazimba, dans l'Itasy, la pluviosité avoisine actuellement 2 m., et on voit mal comment invoquer dans ce cas l'aridification du climat. Même dans le sud semi-aride il n'existe aucune présomption en faveur d'un brutal assèchement du climat depuis 2000 ans ; si certaines lagunes côtières ont pu disparaître, c'est par le jeu normal de l'évolution morphologique, d'autres lagunes apparaissant ailleurs. La coïncidence de la disparition de la faune de subfossiles avec l'arrivée de l'homme à Madagascar nous fait considérer que la seule cause de cette disparition est l'action humaine, directe (par la chasse ou le ramassage des oeufs d'*Aepyornis*) ou indirecte (la déforestation).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BATTISTINI, R., 1964. L'extrême sud de Madagascar. Thèse d'Etat. Cujas, 636p.

BATTISTINI, R., 1984. Mise au point sur la terminologie du Quaternaire malgache. Madagascar, Rev. de Géogr., 45: 9-25.

BATTISTINI, R., & P. VERIN, 1973. Man and the environment in Madagascar, past problems and problems of today. Biogeography and Ecology in Madagascar, Yunk, La Haye : 311-332.

BEN YOUSSOUF, A.A., 1992. L'évolution géomorphologique des édifices volcaniques de Mayotte (Archipel des Comores, Océan Indien). Rythmes morphogéniques en domaine volcanisé, actes du colloque AGF, Clermont Ferrand 1992 : 181-190.

BOURGEAT, F., 1972. Sols sur socle ancien à Madagascar. Thèse d'Etat. Public. ORSTOM, Paris, 335p.

DECARY, R., 1930. L'Androy (Extrême sud de Madagascar). Essai de monographie régionale. Tome I, Société d'éditions maritimes et coloniales, Paris.

EMERICK, C.M., & R.A. DUNCAN, 1982. Age of progressive volcanism in the Comores Archipelago, Western Indian Ocean, and implications for Somali plate tectonics . Earth Planet Sc Letter, 60: 415-428.

HAJASH, A., & R.L. ARMSTRONG, 1972. Paleomagnetism and radiometric evidence for the ages of the Comores Islands, West Central Indian Ocean. Earth Planet Sc. Letter, 16: 231

INSTRUCTIONS NAUTIQUES. Océan Indien Sud, Madagascar, îles éparses, terres australes et antarctiques françaises. Paris, imprimerie nationale.

LEBIGRE, J.-M., 1990. Les marais maritimes du Gabon et de Madagascar. Thèse d'Etat, Public. université Bordeaux III, 704p.

MAHE, J., & M. SOURDAT, 1972. Sur l'extinction des Vertébrés subfossiles et l'aridification du climat dans le Sud-Ouest de Madagascar. Bull. Soc. Géol. de Fr., 7, XIV: 295-309.

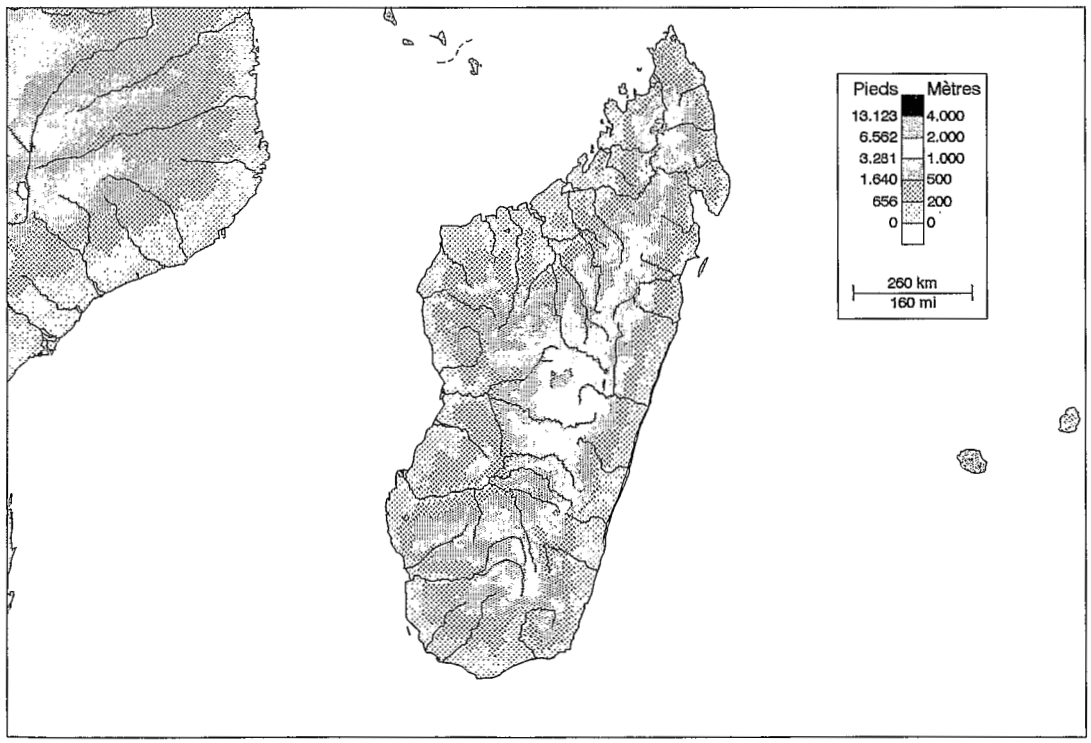
PAULIAN, R., 1961. Zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. Faune de Madagascar XIII, I.R.S.M. Tananarive, 486p.

PETIT, M., 1970. Contribution à l'étude morphologique des reliefs granitiques à Madagascar. Thèse d'Etat, Impr. Centrale, Tananarive, 307p.

SAINT-OURS, J., 1958. Etudes géologiques dans l'extrême nord de Madagascar et l'archipel des Comores. Thèse d'Etat, Strasbourg.

SALOMON, J.-N., 1987. Le sud-ouest de Madagascar. Thèse d'Etat, Public. université Aix-Marseille, 998p.

VERIN, P., 1990. Madagascar. Ed. Karthala, 247p.



Madagascar : hypsométrie

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 19-26

LA POSITION DE MADAGASCAR DANS LE CADRE DE L'EVOLUTION GEODYNAMIQUE ET DE L'ENVIRONNEMENT DE L'OCEAN INDIEN

François FRÖHLICH

Laboratoire de Géologie, Muséum National d'Histoire Naturelle 43, rue de Buffon 75005 Paris, FRANCE

ABSTRACT.- The main events of the expansion in the Indian Ocean are now well known from the analysis of complete sequences of magnetic anomalies of the oceanic basement. Thus, on the basis of mesozoic anomalies discovered in the Mozambique and Somali basins, the initial position of Madagascar has been reconstructed: it was located between Kenya, India and the Antarctic continent, and separated from eastern Africa during the end of the Jurassic. Madagascar slid (ca. 140 M.a.) southward along the Davie Ridge transform fault by the action of a new oceanic expansion centre, a process that was completed by the lower Cretaceous (ca. 110 M.a.). The breakup between Madagascar, India and the Australo-Antarctic continental bloc occured at the beginning of the Upper Cretaceous (ca. 83 M.a.). During the Eocene (ca. 50 M.a.), major geodynamic events took place: collision of the Indian and Eurasian continents; and the separation of Antarctica from Australia, which moved southward to an isolated, polar position. This new distribution of the continental fragments derived from Gondwanaland induced the reorganization of atmospheric and hydrologic systems, and as a consequence, that of the entire biosphere. Pelagic sediments from the Madagascar basin provide a mineralogical record of the resulting evolution of the environment.

KEY-WORDS.- Madagascar, Paleopositions, Indian Ocean, Oceanic expansion, Environmental evolution

RESUME.- Les grandes lignes de l'expansion de l'océan Indien sont à l'heure actuelle mieux comprises grâce à la mise en évidence des séquences complètes d'anomalies magnétiques du plancher océanique. On connaît ainsi la position initiale de Madagascar, placée entre Kenya, Inde et Antarctique, et son décollement du continent africain avec glissement vers le sud suivant la structure de la ride de Davie, dès la fin du Jurassique (environ -140 M.a.). La séparation d'avec l'Inde d'une part et le bloc Australo-Antarctique d'autre part remonte au Crétacé supérieur (-83 M.a.). Enfin, à l'Eocène (environ -50 M.a.), des événements géodynamiques majeurs survinrent : collision Inde-Eurasie, isolement de l'Antarctique en position polaire, qui ont induit une réorganisation totale des systèmes atmosphériques et hydrologiques, avec comme conséquence, celle de la Biosphère. Les sédiments pélagiques accumulés dans le bassin océanique de Madagascar livrent l'enregistrement minéralogique de l'évotution de l'environnement qui en a découlé.

MOTS-CLES.- Madagascar, Paléopositions, Océan Indien, Expansion océanique, Evolution environnement

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

INTRODUCTION

L'océan Indien trouve son origine dans la dispersion des différentes masses continentales issues du super-continent Gondwana au cours du Mésozoïque et du Cénozoïque. Madagascar est l'un de ces fragments de Gondwana. La connaissance du déplacement des différentes pièces du Gondwana, de leur position à l'origine et au cours des différentes époques géologiques dépend de la reconstitution de l'histoire de l'expansion de l'océan Indien. Cette histoire peut être connue grâce à l'enregistrement du magnétisme terrestre par le basalte issu de l'action des dorsales océaniques, et constituant les couches supérieures de la croûte océanique. Chaque anomalie magnétique (inversion du champ magnétique par rapport à l'époque actuelle) étant bien datée, l'histoire complexe de l'expansion de l'océan Indien ressort de la lecture des séquences de linéations magnétiques cartographiées. La reconstitution d'un océan à une époque donnée consiste donc à calculer la position des dorsales actives, des fractures qui les segmentent et des masses continentales qui bornent les bassins océaniques créés depuis le début du fonctionnement de ces dorsales.

A l'heure actuelle, la cartographie magnétique de l'océan Indien est suffisamment précise pour permettre des reconsitutions globalement satisfaisantes. L'objectif est ici de faire ressortir les déplacements de Madagascar à partir de ce qui est connu de l'histoire de l'océan Indien, en replaçant ces mouvements dans le contexte plus général de la géodynamique de cet océan. En effet, la dernière étape de la fragmentation du Gondwana a eu des conséquences majeures sur l'environnement global, qu'une fois encore l'océan Indien a enregistré dans les séries sédimentaires qui s'y déposent.

POSITION INITIALE ET DEPLACEMENTS DE MADAGASCAR

On peut considérer que la phase exploratoire des recherches géophysiques et géologiques dans l'océan Indien s'est achevée dans les années 1980. Jusqu'à cette période, l'origine de Madagascar et ses mouvements restaient incertains en raison de l'absence de données magnétiques pour le bassin du Mozambique et le bassin des Somalies. La mise en évidence d'une séquence complète d'anomalies magnétiques mésozoïques (Fig. 1) dans le bassin du Mozambique (SEGOUFIN, 1978; SEGOUFIN & RECQ, 1980) et dans le bassin des Somalies (SEGOUFIN & PATRIAT, 1981) leva l'incertitude. Allant de l'anomalie M22 (environ -150 M.a) à l'anomalie M0 (environ -110 M.a.), le plancher océanique constituant le bassin du Mozambique et le bassin des Somalies se classe alors parmi les plus anciens de l'océan Indien. Le système de dorsales dont il est issu a ainsi fonctionné dès le Jurassique supérieur (Fig. 2), dans les premiers moments de la fracturation du Gondwana, à un taux d'expansion moyen de 1,5 cm.an^{-1} (SEGOUFIN, 1978). Grâce à ces séquences d'anomalies magnétiques, la position initiale de Madagascar a pu être reconstituée, confirmant l'hypothèse préalablement retenue : la grande île est un fragment de Gondwana (Fig. 5), situé à l'origine entre la côte actuelle du Kenya et l'Inde (SEGOUFIN & PATRIAT, 1981).

Les reconstitutions (Fig. 3) montrent qu'entre les époques des anomalies M22 et M0, l'expansion océanique s'est effectuée en séparant l'Afrique d'un bloc encore solidaire comprenant Madagascar, l'Inde, l'Antarctique et l'Australie (VEEVERS *et al.*; SEGOUFIN & PATRIAT, 1981; SCOTESE *et al.*, 1988). En fait, poussée par le centre d'expansion du bassin des Somalies, Madagascar a coulissé le long d'un important système de failles

transformantes actuellement matérialisé par les hauts fonds constituant la ride de Davie (Figs 1 à 3). Ce coulissement aurait donc fonctionné entre -145 M.a. et environ -110 M.a. Entre les anomalies M0 et 34 (-83 M.a.), durant la longue période de silence magnétique, le système d'expansion indien a évolué, et la fracturation du reste du Gondwana s'est poursuivie : la dorsale alimentant la formation du bassin des Somalies a cessé de fonctionner, cependant qu'un nouveau segment de dorsale s'installait plus au sud, détachant le bloc indo-malgache du bloc australo-antarctique (Fig. 4). c'est également vers l'époque de l'anomalie 34 que Madagascar s'individualisa définitivement en se détachant du bloc indien, dès lors poussé vers le nord par l'action d'une dorsale rapide.

La reconstitution des positions relatives de l'Inde, de Madagascar et de l'Antarctique entre les époques des anomalies M0 et 34 pose encore quelques problèmes, non encore totalement résolus (Fig. 4). Suivant les différents schémas proposés, Madagascar aurait été initialement située contre le nord de l'Inde (et n'aurait jamais alors été proche de l'Antarctique), ou bien au sud du continent indien, donc exactement à la jointure Inde-Antarctique-Afrique. Ce dernier schéma paraît le plus probable.

A partir de l'anomalie 34, l'activité de la nouvelle dorsale indienne aurait maintenu Madagascar dans sa position actuelle par rapport à l'Afrique, tout en comprimant les structures tectoniques de la ride de Davie, provoquant l'activité volcanique qui lui est associée (LECLAIRE *et al.*, 1989). Une connexion a-t-elle existé entre Madagascar et le continent africain au cours du Crétacé supérieur, ainsi que le propose TAQUET (1982) à partir de l'étude des faunes de reptiles? Cette connexion éventuelle aurait pu être réalisée par les hauts fonds associés à la ride de Davie. Mais rien ne permet à l'heure actuelle d'envisager l'émersion partielle de la ride de Davie avant le Paléocène, comme l'indiquent les altérations aériennes de matériel volcanique, ou encore la karstification locale du socle de la ride à cette époque (LECLAIRE *et al.*, 1989).

C'est vers l'époque de l'anomalie 27 (-60 M.a.) que le fragment de croûte continentale que constituent les Seychelles s'est détaché du continent indien, quelque 10 millions d'années avant la collision Inde-Eurasie. Ce dernier événement est probablement le plus important de l'histoire géodynamique de l'océan Indien, avec sauts de dorsales, changement de la vitesse et de la direction de l'expansion, fragmentation du dernier bloc issu du Gondwana (séparation Antarctique-Australie) par l'activité d'une nouvelle dorsale: l'actuelle dorsale sud-est indienne, responsable également de la fracturation du plateau de Kerguelen, de son émersion et de l'intense volcanisme associé (FRÖHLICH *et al.*, 1994).

LES ENREGISTREMENTS SEDIMENTAIRES DE LA REVOLUTION CLIMATIQUE NEOGENE

L'analyse minéralogique des sédiments qui se déposent au fond des bassins océaniques permet de mettre en évidence des signaux minéralogiques stratigraphiques, représentatifs de l'évolution des environnements. L'étude des séries sédimentaires pélagiques du bassin de Madagascar est de ce point de vue très significative. On a ainsi représenté sur la figure 6 la distribution des principaux silicates en fonction de l'âge des sédiments qui les contiennent. On observe un contraste entre les séries du Néogène (postérieures à -25 M.a.), riches en minéraux d'origine détritiques (minéraux hérités de l'érosion des cuirasses latéritiques de Madagascar) et celles du Paléogène (antérieures à -25 M.a.), qui n'en contiennent pas. Mais l'opposition entre les deux période est encore

plus marquée en ce qui concerne les silicates de néoformation, qui se sont développés à l'interface eau/sédiment au moment de la sédimentation, et qui sont donc représentatifs de la composition chimique des eaux qui leur ont donné naissance. Les associations minéralogiques du Paléogène sont caractérisées par l'abondance de la silice libre (opale-CT, calcédoine : niveaux silicifiés, cherts), des silicates hypersiliceux (clinoptilolite) et des argiles magnésiennes (palygorskite); celles du Néogène sont à l'opposé caractérisées par l'absence totale de silice libre, par la néoformation de silicates pauvres en silice, et de silicates ferrifères.

Ces signaux minéralogiques traduisent directement deux faits majeurs.

-1) Le socle cristallin de Madagascar a été soumis depuis au moins le Crétacé à une pédogenèse ferralitique sous couvert forestier tropical donnant lieu à une intense altération des silicates avec fixation dans les profils latéritiques du quartz résiduel et de minéraux néoformés (kaolinite, gibbsite, hydroxydes de fer...) et évacuation en solution de la silice excédentaire ainsi que des cations (Ca^{++}, Mg^{++} entre autres). Dans le bassin océanique de Madagascar, ces substances ont pu alimenter la croissance cristalline de minéraux magnésiens et de silice libre.

-2) A partir de l'Oligocène, les sols latéritiques ont commencé d'être livrés à l'érosion, par suite de l'évolution du couvert forestier : d'où le début de la décharge détritique à partir de Madagascar, ainsi que celui de la formation de silicates ferrifères sur les fonds océaniques, de même que l'arrêt des silicifications, suite à la diminution des surfaces soumises à l'hydrolyse des roches silicatées (FRÖHLICH, 1981). C'est également à partir du Miocène que l'on constate la formation des premiers nodules Fe/Mn dans le bassin de Madagascar. Cette évolution chimique tient à l'évolution de la pédogenèse, exportant alors essentiellement du fer, et retenant la silice.

Si ces phénomènes sont particulièrement bien marqués dans le bassin de Madagascar, il faut préciser qu'ils ont un caractère général, notamment en ce qui concerne l'arrêt des silicifications au Néogène (LECLAIRE, 1974; FRÖHLICH, 1981). On sait que les climats chauds et humides prévalaient au Crétacé supérieur et au Paléogène sur l'ensemble du Globe (voir Fig. 3), et jusqu'aux hautes latitudes (LECLAIRE, 1979). Le changement climatique constaté à partir de l'Oligocène, et la réponse sédimentaire associée sont directement corrélés avec les événement géodynamiques de l'océan Indien décrits plus haut (FRÖHLICH, 1981) : l'isolement de l'Antarcique en position polaire a entraîné de démarrage du courant circum-Antarctique avec comme conséquence le confinement de ce système hydrologique, son refroidissement et l'englacement de l'ensemble du continent antarctique puis, au cours du Miocène, le début de la formation de glace de mer. Le fort gradient thermique entre pôle sud et équateur aurait alors entraîné une réorganisation de l'ensemble de la circulation atmosphérique, et donc une évolution climatique générale (LECLAIRE, 1979), avec en particulier la régression des climats tropicaux humides vers l'équateur, et l'évolution subordonnée du couvert végétal. Cette évolution de l'environnement durant l'Eocène supérieur-Oligocène est particulièrement bien marquée dans la productivité planctonique de cette époque dans l'océan Indien, comme on peut le constater dans la sédimentation, avec l'interruption des dépôts d'origine planctonique (à coccolithes et foraminifères), et la généralisation des dépôts azoïques rouges (FRÖHLICH, 1982).

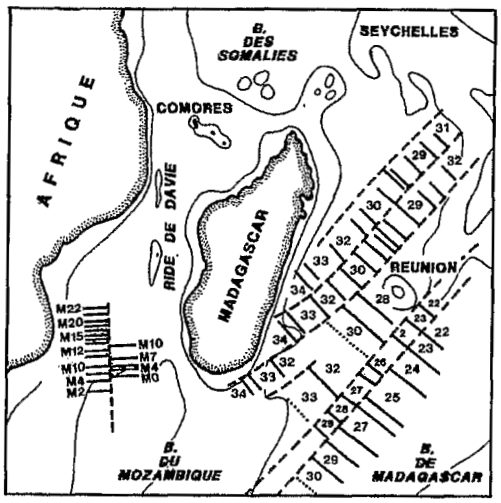


Figure 1 : Carte des linéations magnétiques dans la région de Madagascar. Reconstituée d'après SEGOUPIN (1978), SEGOUPIN et RECQ (1980), SCHLICH (1982). Les anomalies magnétiques mésozoïques sont notées M0 (environ 110 M.a.) à M22 (environ 150 M.a.), les anomalies du Crétacé supérieur et de Cénozoïques sont notées par des numéros simples, depuis la plus ancienne (34, -83 M.a.). Les fractures décalant les linéations sont indiquées en pointillé.

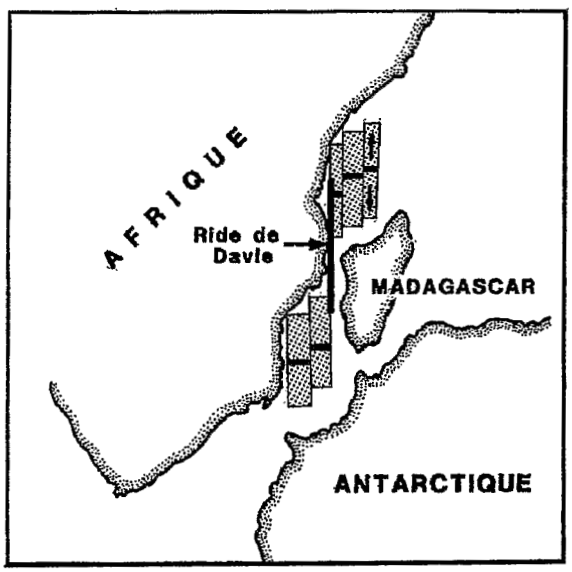


Figure 2 : Reconstitution de l'expansion océaniquedans la zone malgache à l'époque de l'anomalie M2 (environ -115 M.a.). La dorsale active à cette époque est figurée en traits gras, segmentés et décalés par des failles figurées en traits plus fins. La portion de croûte océanique créée entre les époques des anomalies M22 (environ -150 M.a.) et M2 est figurée en gris. La grande faille transformante de la ride de Davie est figurée par un trait épaissi.

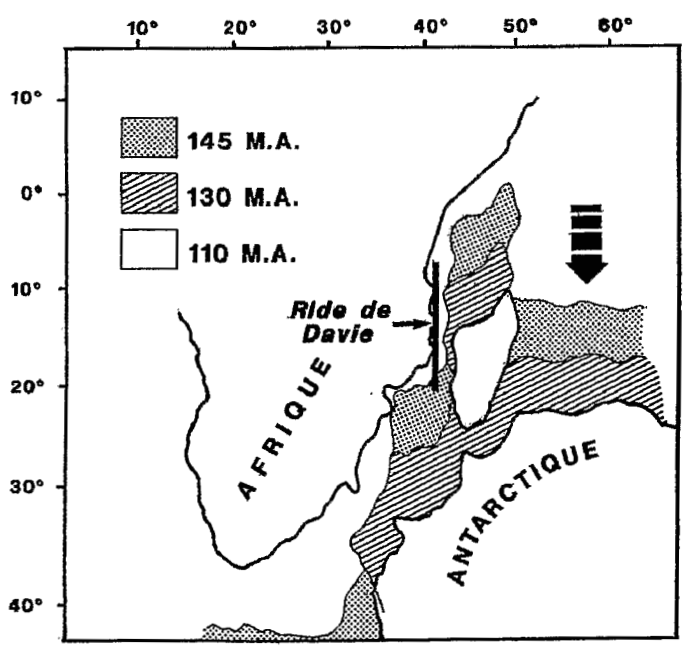


Figure 3 : Reconstitution des déplacements du bloc Antarctique/Madagascar/Inde par rapport à l'Afrique, schématiquement représentée immobile. L'Inde n'a pas été figurée en raison de l'incertitude sur sa position exacte (vraisemblablement entre Madagascar et Antarctique).

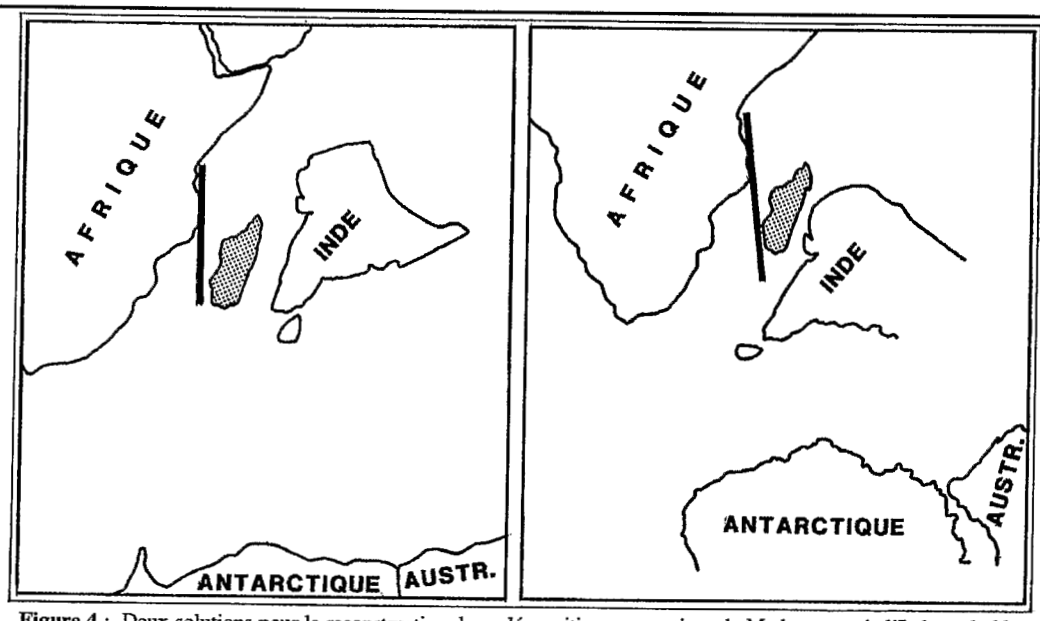


Figure 4 : Deux solutions pour la reconstruction des paléopositions respectives de Madagascar, de l'Inde et du bloc australo-antarctique vers - 85 M.a., avant l'époque de l'anomalie 34. A droite, d'après SCOTESE *et al.* (1980), Madagascar aurait été initialement située vers le nord de l'Inde. A gauche, d'après SEGOUFIN et PATRIAT (1981) Madagascar aurait été solidaire de la partie sud de l'Inde. C'est cette dernière solution qui paraît la plus probable.

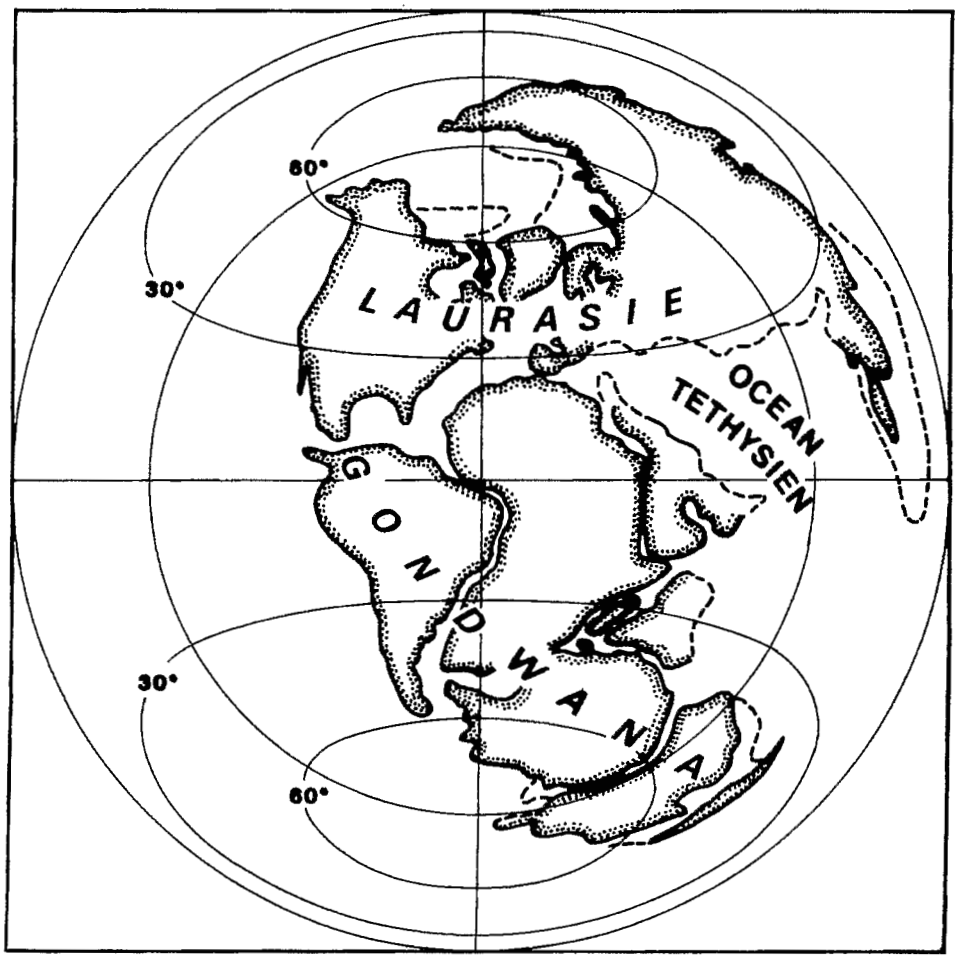


Figure 5 : Reconstitution de la répartition de la croûte continentale au Jurassique moyen, vers -160 M.a.. Le bloc continental quasi-unique barrait le Globe du pôle sud au pôle nord. Cette disposition, dirigeant les circulations océaniques de l'équateur vers les hautes latitudes, rend compte de le prévalence mondiale des climats tropicaux au Mésozoïque. D'après LECLAIRE, 1979.

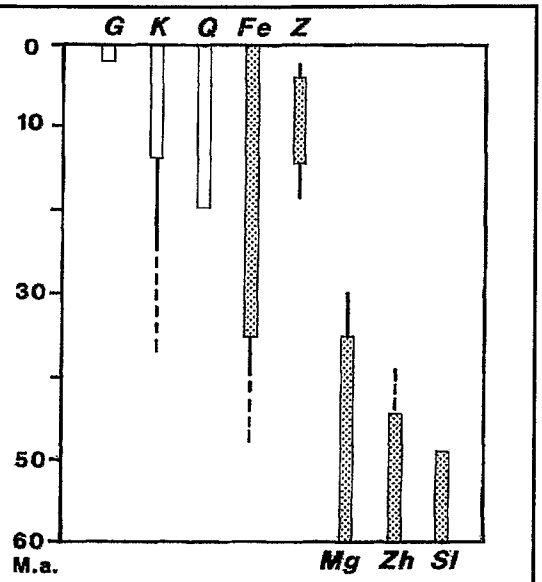


Figure 6 : Distribution en fonction de l'âge des sédiments qui les portent, des principaux silicates des séries pélagiques du bassin de Madagascar. En blanc sont figurés les minéraux issus des cuirasses latéritiques; en gris, les minéraux néoformés au moment de la sédimentation. De gauche à droite : G = *gibbsite* (hydroxyde d'Al); K = *kaolinite* (argile); Q = *quartz*; Fe = silicates ferrifères (argiles Fe et silicates Fe amorphes); Z = zéolites pauvres en silice (*phillipsite*); Mg = argiles magnésiennes (*palygorskite*); Zh = zéolites hypersiliceuses (*clinoptilolite*); Sl = silice libre (*calcédoine*, *opale-CT* et silicifications).

CONCLUSION

Au problème posé par la position originelle de Madagascar et ses déplacements, les données géophysiques apportent des réponses globalement satisfaisantes. La mise en évidence d'un plancher océanique d'âge jurassique dans les bassins des Somalies et du Mozambique ne peut laisser planer aucun doute : la Grande Ile s'est détachée de la côte est du Kenya à la fin du Jurassique, solidairement avec l'Inde et l'Antarctique, dans les premiers temps de l'ouverture de l'océan Indien. Son individualisation remonte au Crétacé supérieur, vers -83 millions d'années, par sa séparation d'avec l'Inde. Le trait caractéristique du mouvement de Madagascar vers le sud, entre la fin du Jurassique et le Crétacé basal, est son coulissement le long d'une grande fracture transformante qui est à l'heure actuelle matérialisée par une série de hauts fonds figurant la ride de Davie.

La nouvelle répartition des masses continentales a conditionné l'évolution climatique du Globe. La lecture minéralogique des enregistrements sédimentaires dans le bassin de Madagascar fait ressortir l'évolution profonde de son environnement dès le Néogène, avec en particulier la consolidation des profils d'altération tropicaux

(latéritisation) et leur érosion, événement soulignant un changement des principaux paramètres conditionnant l'altération des roches du socle cristallin malgache : climat et couvert végétal. L'absence de dépôt biogènes à la fin du Paléogène, et donc la grande perturbation apportée à la productivité dans les océans n'est pas sans poser de questions : la répartition des masses continentales est-elle, dès la fin de l'Eocène, seule responsable de la crise biologique des océans? L'hypothèse d'un événement météoritique d'une ampleur comparable à celui envisagé pour la limite Crétacé-Tertiaire est à présent prise en considération, et constitue une nouvelle voie de recherche.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

FRÖHLICH, F., 1981. Les silicates dans l'environnement pélagique de l'océan Indien au Cénozoïque. Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., 46, Paris, 206p.

FRÖHLICH, F., 1982. Evolution minéralogique dans les dépôts azoïques rouges de l'océan Indien. Relations avec la stratigraphie. Bull. Soc. Géol. Fr., (7), 24: 563-571

FRÖHLICH, F., J.-P GELY, E. A. PERSEIL, E. WICQUART & O. VERDIER, 1994. Sédimentation, géodynamique et minéralisations sur le Plateau de Kerguelen-Heard. *In*: R. Schlich & A. Giret (éds.), Géologie, Géochimie et Géophysique des Kerguelen. pp 81-90. Mém. Soc. Géol. Fr., n.s., 166. Paris.

LECLAIRE, L., 1974. Hypothèses sur l'origine des silicifications dans les grands bassins océaniques. Le rôle des climats hydrolisants. Bull. Soc. Géol. Fr., (7), 16 : 214-224.

LECLAIRE, L., 1979. L'océan Indien : une introduction à sa paléoocéanographie. Cah. de l'Indo-Pacifique, 1, 3 : 249-296.

LECLAIRE, L., Y. BASSIAS, M. CLOCCHIATTI & J. SEGOUFIN, 1989. La Ride de Davie dans le Canal de Mozambique : approche stratigraphique et géodynamique. C.R. Acad. Sci., 308, II : 1077-1082.

SCOTESE, C.R., L.M. GAHAGAN & L.R. LARSON, 1988. Plate tectonic reconstruction of the Cretaceous and Cenozoic ocean basins. Tectonophysics, 155 : 27-48.

SCHLICH, R., 1982. The Indian Ocean : aseismic ridges, spreading centers, and oceanic basins. *In* : A.E.M. Nairn & G. Stehli (eds.), The ocean basins and margins, 6, The Indian Ocean. pp 51-147. Plenum Press. New-York and London.

SEGOUFIN, J., 1978. Anomalies magnétiques mésozoïques dans le bassin de Mozambique. C.R. Acad. Sci., 287, (D) : 109-112.

SEGOUFIN, J. & M. RECQ, 1980. La transition entre le canal de Mozambique et le bassin de Mozambique. Bull. Soc. Géol. Fr., (7), 22 : 469-479.

SEGOUFIN, J. & P. PATRIAT, 1981. Reconstructions de l'océan Indien occidental pour les époques des anomalies M21, M2 et 34. Paléopositions de Madagascar. Bull. Soc. Géol. Fr., (7), 23 : 603-607.

TAQUET, Ph., 1982. Une connexion continentale entre Afrique et Madagascar au Crétacé supérieur: données géologiques et paléontologiques. Geobios, mém. spécial 6, pp 386-391. Lyon.

VEEVERS, J.J., C. Mc A. POWELL & B.D. JOHNSON, 1980. Seafloor constraints on the reconstruction of Gondwanaland. Earth Plan. Sc. Let., 51 : 435-444.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 27-35

LE PEUPLEMENT ANIMAL DE MADAGASCAR: UNE COMPOSANTE VENUE DE LAURASIE EST-ELLE ENVISAGEABLE?

Jean-Claude RAGE

Laboratoire de paléontologie des vertébrés (URA 1761 du CNRS), Université Paris 6, 4 place Jussieu, 75252 Paris cedex 05, FRANCE

ABSTRACT.- It is generally accepted that most taxa living today in Madagascar came from Africa. But new paleogeographic results suggest another geographic origin for some of the Malagasy fauna. By the end of the Cretaceous, India was connected to Asia by a land route, although it was still in a southern position at that time. Moreover, India was still close to Madagascar, and the Seychelles Plateau intervened between these two plates, enabling exchange between them. Such a connection could have permitted certain groups such as « Iguanidae » (Lacertilia) and Boinae (Serpentes) to migrate to Madagascar from Laurasia. These groups, which are present today in Madagascar but are lacking in Laurasia and Africa, had reached the former by the end of the Cretaceous and the early Tertiary. Assuming that the absence of fossils of these groups in Africa does not represent a gap in the paleontological record, it is hypothesized that iguanids and boines reached Madagascar from Laurasia via an Indian route. Other groups (perhaps including lemurs, the closest relatives of which were Laurasian) may have reached Madagascar in a similar manner. This hypothesis is not incompatible with the existence of exchanges between Madagascar and Africa.

KEY-WORDS.- Boinae, Iguanidae, India, Laurasia, Madagascar

RESUME.- La proximité géographique entre Madagascar et l'Afrique a souvent conduit à rechercher la source du peuplement malgache en Afrique. De nouvelles données paléogéographiques permettent d'envisager une autre origine pour une partie de la faune de Madagascar. A la fin du Crétacé, une communication terrestre s'est établie entre l'Asie et l'Inde qui occupait alors une position encore très méridionale. L'Inde était alors encore très proche de Madagascar. Le plateau des Seychelles s'intercalait entre ces deux plaques et a pu fonctionner comme une communication entre elles. On peut supposer, à titre d'hypothèse, qu'une telle connexion a pu permettre le passage, depuis la Laurasie, de certains groupes comme, par exemple les Iguanidés (lézards) et les Boïnés (serpents). Ces deux groupes, aujourd'hui absents de Laurasie et d'Afrique, avaient atteint la Laurasie à la fin du Crétacé et au début du Tertiaire. En supposant que l'absence de ces deux groupes à l'état fossile en Afrique n'est pas une lacune de nos connaissances, cette hypothèse d'une voie Laurasie-Inde permet d'expliquer leur présence (et celle d'autres groupes: Lémuriens ?) à Madagascar. Ceci n'est pas incompatible avec des échanges avec l'Afrique.

MOTS-CLES.- Boinae, Iguanidae, Inde, Laurasie, Madagascar

INTRODUCTION

Le problème du peuplement animal de Madagascar a souvent été posé et se pose toujours (pour une revue récente, voir PAULIAN, 1975). L'une des caractéristiques de la

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

faune de Madagascar, d'après MILLOT (1952) est son hétérogénéité. BLANC (1972) souligne ce même aspect, à propos de la faune reptilienne. Cette hétérogénéité suggère des origines, des apports différents.

La proximité géographique de Madagascar et de l'Afrique a généralement conduit à rechercher l'origine des formes malgaches sur ce dernier continent. Les relations Madagascar-Afrique sont évidentes, mais des région autres que l'Afrique ont dû contribuer au peuplement de l'île. Il ne faut pas oublier que si le continent le plus proche de Madagascar est l'Afrique, Madagascar est resté plus longtemps en contact avec l'Inde qu'avec l'Afrique. De plus, par l'intermédiaire de l'Inde, Madagascar était en contact avec l'Antarctique, l'Amérique du Sud et l'Australie, alors que l'île était déjà séparée de l'Afrique. En effet, la séparation entre le bloc Madagascar-Inde et l'Afrique s'est amorcée il y a environ 140 millions d'années (Jurassique terminal), alors que l'ensemble Madagascar-Inde s'est détaché du bloc Antarctique-Australie plus tard, au cours du Crétacé inférieur (les premiers signes de cette séparation se sont manifestés vers 123 Ma, mais la séparation effective a sans doute été plus tardive). Enfin, la séparation entre Madagascar et l'Inde (plus les Seychelles) s'est produite à une date peu précise; le contact subsistait à 83 Ma mais l'ouverture aurait été définitive à 65 Ma (BESSE & COURTILLOT, 1988). D'autre part, une nouvelle hypothèse concernant l'histoire paléobiogéographique de l'Inde a été avancée ces dernières années (voir ci-dessous); elle conduit à une reconsidération des relations paléobiogéographiques et de l'histoire du peuplement de Madagascar.

Des relations étroites ont été relevées depuis longtemps entre des formes actuelles malgaches et sud-américaines. Le cas est bien connu pour certains vertébrés: Podocnemididae (Chéloniens), Iguanidae (Lézards), Boinae (Serpents). PAULIAN (1975) cite aussi des affinités sud-américaines pour divers invertébrés malgaches (plusieurs groupes d'Insectes et de Myriapodes). Je n'examinerai pas, ici, le cas des invertébrés.

Pour expliquer une telle distribution, Madagascar et Amérique du Sud, l'explication la plus simple et la plus fréquemment avancée est que les groupes concernés ont d'abord été distribués en Amérique du Sud, en Afrique et à Madagascar. Ils auraient ensuite disparu d'Afrique, laissant une répartition disjointe. Ceci est démontré pour les Podocnemididae, encore que l'histoire de ce groupe soit un peu plus complexe (BROIN, 1988). Cette famille était présente en Amérique du Sud et en Afrique dès le Crétacé inférieur; elle a disparu d'Afrique au cours du Tertiaire. Ne restent actuellement que les formes d'Amérique du Sud (Podocnemidinae) et de Madagascar (Erymnochelyinae); la famille a atteint l'île a une date indéterminée. Toutefois, le schéma est rendu plus complexe par la présence de Podocnemididae en Europe et en Inde au Crétacé supérieur et au Tertiaire. Le rôle de l'Afrique a aussi été implicitement évoqué pour les Iguanidae par ESTES (1982) et pour les Boinae par UNDERWOOD (1976). Mais dans le cas de ces deux taxons, à la différence des Podocnemididae, nous ne connaissons pas de fossiles en Afrique. Il faut donc examiner le problème de ce continent.

LA QUESTION DES LACUNES AFRICAINES

Le rôle de l'Afrique a souvent été évoqué lors de discussions paléogéographiques. Des auteurs ont généralement voulu accorder à ce continent un rôle (berceau, voie de passage) qui ne peut pas être démontré car les groupes discutés n'ont pas de fossiles africains. L'explication alors avancée est que l'Afrique a été peu étudiée et que la

paléontologie africaine est donc peu significative: implicitement, si les fossiles en question y sont absents c'est qu'on ne les y a pas encore découverts (par exemple, STORCH, 1993; THEWISSEN, 1990). Pourtant l'Afrique a été étudiée et on peut penser que les absences sont significatives (JAEGER & RAGE, 1990).

La liste des taxons manquants en Afrique ne peut pas résulter uniquement de l'absence de découvertes. Parmi les plus remarquables, citons les Hadrosauridae, dinosaures de grande taille du Crétacé supérieur à large distribution géographique (Amérique du Nord, Amérique du Sud, Europe, Asie). Les Phareodontinae (Poissons, Osteoglossidae d'eau douce) connus depuis le Crétacé supérieur en Amérique du Sud, sont présents au Paléogène en Amérique du Nord, Amérique du Sud, Asie et Australie, mais n'ont pas été trouvés en Afrique (GAYET *et al.*, 1992). Un groupe d'espèces de Dipneustes dulçaquicoles fossiles (« groupe de *Ptychoceratodus madagascariensis* ») est connu dans le Crétacé de Madagascar, d'Amérique du Sud, d'Amérique du Nord et d'Australie, mais il manque en Afrique (MARTIN, 1982). Chez les végétaux, le hêtre austral *Nothofagus* a été trouvé, fossile, dans tous les domaines gondwaniens (y compris en Antarctique) et même, par sondage, sur des fonds marins (TANAI, 1986), mais il n'a jamais été trouvé en Afrique. Enfin, la paléodistribution d'un autre groupe de végétaux, les Lauracea, connu depuis le Crétacé comprenait l'Amérique du Nord, l'Amérique du Sud, l'Europe et l'Asie au Paléogène, mais pas l'Afrique (TAYLOR, 1988). La lacune africaine dans la répartition des Angiospermes tropicales actuelles (« disjonction africaine »; AUBREVILLE, 1976) tend à confirmer ces observations. Il paraît difficile d'admettre que toutes ces absences ne sont dues qu'au fait que l'on n'a pas encore trouvé de fossiles africains.

L'histoire paléogéographique de l'Afrique est compatible avec ces absences. Définitivement privée de contacts directs avec les autres continents à partir de l'Albien (environ 100 Ma), elle n'a retrouvé un tel contact qu'au début du Miocène avec la collision Eurasie/plaque arabo-africaine. Cette collision a permis des échanges terrestres à partir de 20/18 Ma. Dans l'intervalle l'Afrique n'a été reliée à d'autres continents (Amérique du Sud, Eurasie) que par des voies qui ont joué comme des filtres très sélectifs (RAGE, 1988, 1995). Ainsi, pendant environ 80 Ma, l'Afrique a été pratiquement isolée et l'absence de divers taxons sur ce continent n'est donc pas, a priori, surprenante.

En admettant que l'absence d'Iguanidae et de Boinae, sur ce continent, ne sont pas des lacunes de notre documentation paléontologique, il faut trouver une voie autre que l'Afrique pour expliquer leur présence à Madagascar.

UNE VOIE AUTRE QUE L'AFRIQUE ?

Si le rôle de l'Afrique ne peut pas être retenu, une autre voie terrestre doit avoir joué un rôle. Or, il a été montré que, dès la fin du Crétacé, l'Inde s'est trouvée reliée à la Laurasie (en fait l'Asie) par une connexion terrestre (pour une revue de la question, voir PRASAD *et al.*, 1995 et RAGE & JAEGER, 1995). Cette hypothèse, fondée sur des données paléontologiques, a été confirmée par des résultats paléomagnétiques (KLOOTWIJK *et al.*, 1992) et stratigraphiques (BECK *et al.*, 1995).

Donc, à partir de la fin du Crétacé, l'Inde était reliée à l'Asie par une voie terrestre, probablement temporairement discontinue. De plus, vers la fin du Crétacé et le début du Tertiaire, l'Inde restait proche de Madagascar, le plateau des Seychelles formant encore une connexion pratiquement continue entre ces deux domaines (PATRIAT & SEGOUFIN,

1988). Il semble donc possible que Madagascar ait pu être rejoint par voie terrestre, à partir de l'Asie, à la fin du Crétacé et/ou au début du Tertiaire.

DEUX REPARTITIONS GEOGRAPHIQUES PROBLEMATIQUES: LES IGUANIDAE (LACERTILIA) ET LES BOINEA (SERPENTES)

Le cas des Iguanidae

Les Iguanidae, au sens classique, ne forment probablement pas un groupe monophylétique. Toutefois, leur paraphylie ne peut pas être démontrée et ESTES *et al.* (1988) regardent la famille comme un métataxon (métataxon: groupe dont il est impossible de prouver la monophylie ou la paraphylie). FROST et ETHERIDGE (1989) ont reconnu huit ensembles monophylétiques à l'intérieur des Iguanidae classiques et les ont tous élevés au grade de famille, faisant éclater les traditionnels Iguanidae. Si cette solution règle certains problèmes, toutes ces familles étant monophylétiques, la question de fond subsiste: les Iguanidae au sens traditionnel sont-ils monophylétiques? Il ne semble pas nécessaire de multiplier les taxons et je retiens, ici, les Iguanidae au sens classique. Quoi qu'il en soit, que le groupe soit mono-ou paraphylétique, il conserve une signification paléobiogéographique (RAGE & JAEGER, 1995).

Actuellement, les Iguanidae sont essentiellement américains: Amérique du Nord depuis le sud du Canada, Amérique Centrale, Caraïbes, Amérique du Sud jusqu'au nord de la Terre de Feu. On les retrouve dans des îles du Pacifique proches des Amérique. Les Iguanidae sont aussi présents dans des îles du Pacifique beaucoup plus isolées, les Fidji et les Tonga. Les iguanes de toutes ces îles du Pacifique appartiennent à des groupes présents dans les domaines américains (FROST & ETHERIDGE, 1989). A partir de l'un des continents américains, ils ont probablement atteint ces îles par radeaux flottants (BLANC, 1982). Enfin, les Iguanidae occupent Madagascar (et Grande Comore) (Fig. 1). Mais les formes malgaches constituent un groupe propre, que l'on peut nommer les Oplurinae (Opluridae pour FROST & ETHERIDGE, 1989), qui n'est pas représenté hors de Madagascar et Grande Comore.

La position phylétique des iguanes malgaches a été très discutée (CROIZAT, 1958; RENOUS, 1979). D'après les travaux récents, les iguanes malgaches sont étroitement apparentés aux iguanes américains. Plus précisément, FROST et ETHERIDGE (1989) envisagent des relations entre les Oplurinae d'une part, et les « scéloporinés », ou les « tropidurinés » voire les « anoles » d'autre part, c'est-à-dire entre les iguanes malgaches et des iguanes strictement américains (non représentés dans les îles du Pacifique). Les Oplurinae forment un groupe monophylétique (BLANC *et al.*, 1983; FROST & ETHERIDGE, 1989). Une telle structure, le groupe dérivant d'un unique ancêtre et n'ayant pas donné de descendant pouvant être classé hors du groupe, est compatible avec une arrivée sur l'île (dispersion) suivie d'un confinement sur ce territoire.

Si on exclut la présence d'Iguanidae en Afrique, à quelque période que ce soit, l'hypothèse paléobiogéographique la plus convaincante avancée jusqu'à présent est celle de BLANC (1982). En effet, considérant que les Iguanidae n'ont jamais occupé l'Afrique, et tenant compte du fait que l'Antarctique et l'Amérique du Sud se sont séparées tardivement (75 Ma pour BLANC), il a conclu que les Iguanidae ont pu atteindre

l'Antarctique, comme l'ont fait d'autres taxons. A partir de l'Antarctique, les iguanes auraient pu arriver à Madagascar par radeau. Cependant, nous savons maintenant que les Iguanidae étaient présents sur les continents laurasiatiques au Crétacé supérieur et au Paléogène. Plus précisément, ils étaient présents dans le Crétacé et le Paléogène d'Amérique du Nord (GAO & HOU, 1995), en Europe très probablement dans le Crétacé supérieur (RAGE, en cours) et de façon certaine à l'Eocène (RAGE & AUGE, 1993) et, en Asie, dans le Crétacé supérieur (BORSUK-BIALYNICKA & ALIFANOV, 1991); la famille a aussi été citée avec doute dans l'Oligocène asiatique (CKHIKVADZE *et al.*, 1983). Si les Iguanidae étaient présents en Eurasie à la fin du Crétacé et au début du Tertiaire, ils ont pu emprunter la voie indienne et ainsi atteindre Madagascar par l'intermédiaire du plateau des Seychelles. Cette possibilité semble moins aléatoire que celle que BLANC a avancée.

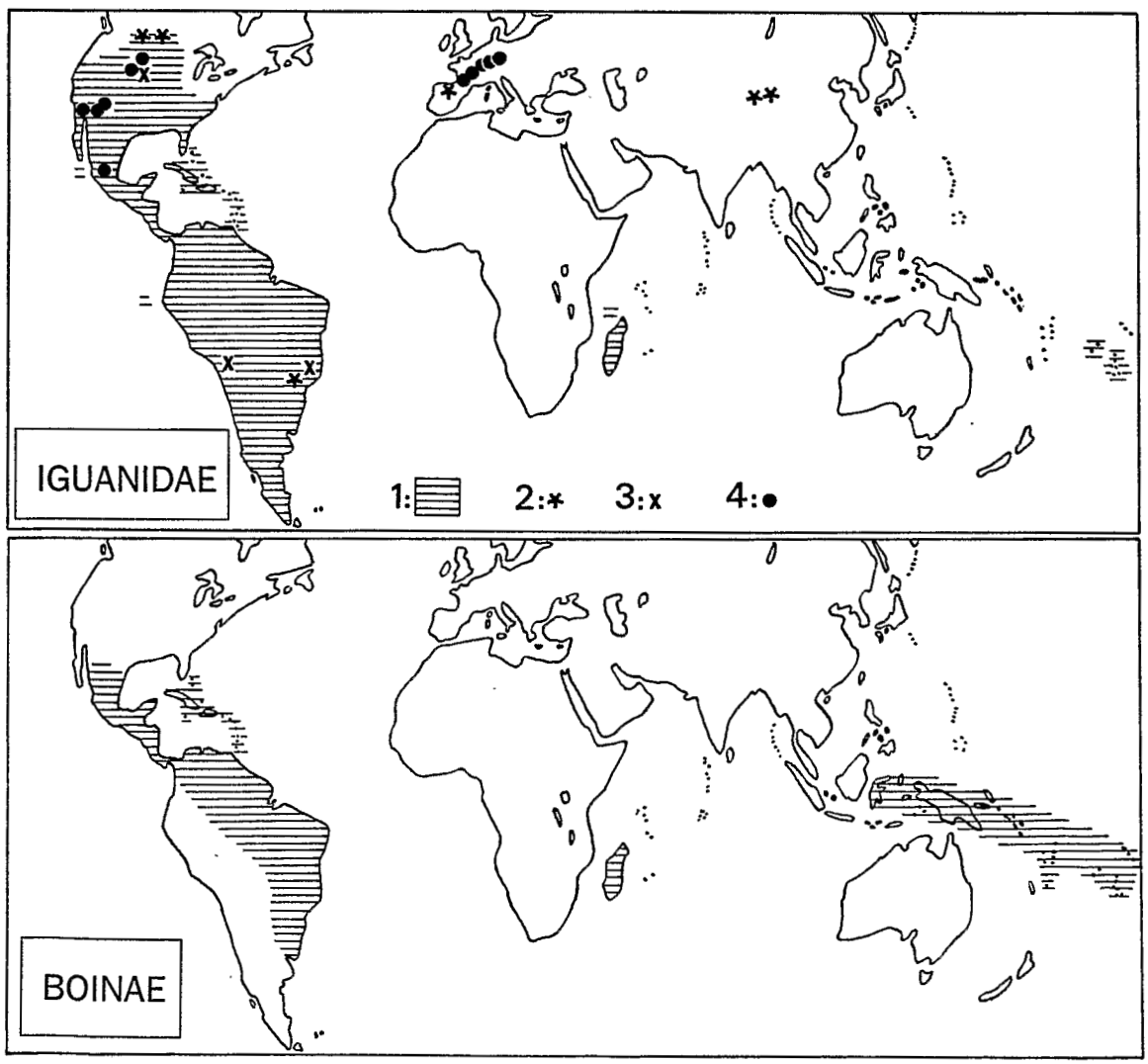


Fig. 1. Répartitions des Iguanidae et des Boinae. 1: actuels, 2: Crétacé supérieur, 3: Paléocène, 4: Eocène. Pour les Boinae fossiles, voir texte.

Le cas des Boinae

Les Boidae sont traditionnellement subdivisés en trois groupes: Boinae, Pythoninae et Erycinae. La position et la structure phylétiques des Boinae n'ont fait l'objet que de deux analyses (UNDERWOOD, 1976; KLUGE, 1991). Dans les deux cas, les Boinae sont considérés comme monophylétiques. Mais je pense que ces phylogénies ne doivent pas être acceptées comme définitives; le groupe pourrait être paraphylétique (? souche des Erycinae). Quoi qu'il en soit, les Boinae ne sont pas polyphylétiques, le groupe présente donc un intérêt paléogéographique.

Aujourd'hui, les Boinae occupent l'Amérique Centrale, les îles Caraïbes et l'Amérique du Sud, mais aussi Madagascar et plusieurs îles du Pacifique (de Célèbes aux îles de la Société). Cette répartition rappelle donc celle des Iguanidae de façon frappante (Fig. 1).

Les Boinae malgaches comprennent deux genres, *Sanzinia* et *Acrantophis*, regroupés dans les Sanziniini par HOFFSTETTER et RAGE (1972). Leurs affinités avec les Boinae américains (et non avec ceux du Pacifique) ont été reconnues depuis longtemps. BOULENGER (1893) plaçait *Acrantophis* et *Sanzinia* en synonymie avec respectivement, *Boa* et *Corallus*, deux genres sud-américains. UNDERWOOD (1976) ET KLUGE (1991) ont, eux aussi, reconnu de telles relations. KLUGE considère d'ailleurs que les deux genres malgaches tombent en synonymie avec le sud-américain *Boa*. Malheureusement, il évoque simplement une vicariance (ce qui est évident) sans essayer d'expliquer comment elle a pu se produire. De toute façon, il écrit lui-même (1991: 48) que les Boinae de Madagascar ont divergé à partir d'un ancêtre sud-américain, ce qui suppose une dispersion.

Comme les Iguanidae, les Boinae sont connus dans le Paléogène laurasiatique. Toutefois, ici se pose un problème. La famille (les Boidae) était présente en Laurasie dès le Crétacé terminal (RAGE, 1987); elle y a connu une très forte radiation et y est devenue le groupe dominant pendant le Palèogene. Malheureusement, il est très difficile de reconnaître les sous-familles, à l'exception des Erycinae, et l'immense majorité des fossiles reste indéterminée au-dessous du niveau familial. Cependant, dans quelques rares cas, des os permettent de déterminer la sous-famille et ainsi nous savons que les Boinae ont pénétré en Laurasie. Nous pouvons donc envisager, pour eux, la même histoire que pour les Iguanidae, c'est-à-dire un passage Asie-Inde-Madagascar.

CONCLUSIONS

A la fin du Crétacé et au début du Tertiaire, une route terrestre possible s'intercalait entre l'Asie et Madagascar, par l'Inde et le plateau des Seychelles (Fig. 2). Comme les Iguanidae et les Boinae étaient présents en Laurasie au Crétacé supérieur et/ou au début du Tertiaire, ils ont peut-être atteint Madagascar par cette voie. Si cette hypothèse est exacte, elle pourrait expliquer la présence d'autres taxons à Madagascar, par exemple les Lémuriens dont les groupes qui leur sont le plus étroitement apparentés (Adapiformes ou Omomyiformes) étaient tous laurasiatiques. Cette route n'est pas incompatible avec des échanges entre Afrique et Madagascar.

Cette hypothèse repose essentiellement sur le problème des lacunes africaines. D'autre part, l'Inde pourra peut-être apporter des données plus directes mais la

paléontologie du Crétacé et du Tertiaire ancien y est à ses débuts. Quant à Madagascar, le Crétacé y fournira sans doute de petits vertébrés, mais il n'y a pas de Tertiaire. En raison de ces incertitudes, la proposition avancée ici ne doit être considérée que comme une hypothèse de travail.

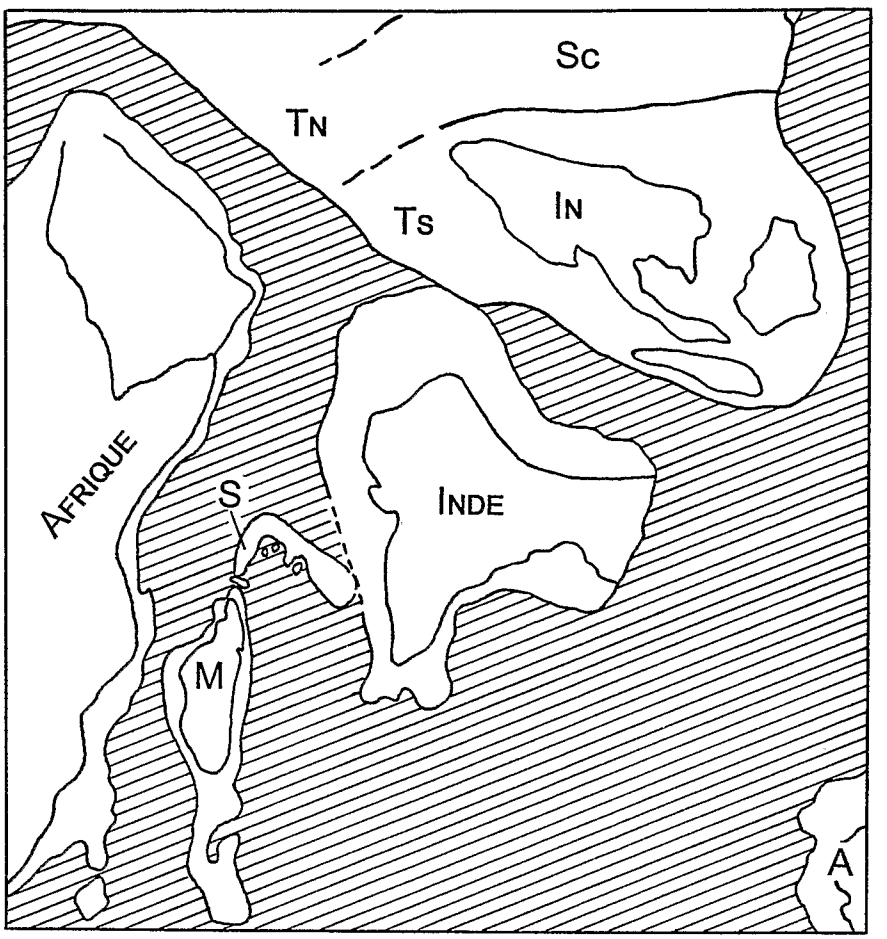


Fig. 2. La possible voie Asie-Madagascar à la fin du Crétacé (d'après JAEGER *et al.*, 1989, modifié d'après PATRIAT & SEGOUFIN, 1988). A: Australie, IN: Indochine, M: Madagascar, S: plateau des Seychelles, SC: bloc de la Chine du sud, TN: Tibet nord, TS: Tibet sud.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AUBREVILLE, A., 1976. Centres tertiaires d'origine, radiations et migrations des flores angiospermiques tropicales. Adansonia, 16: 297-354.

BECK, R.A., D.W. BURBANK, W.J. SERCOMBE, G.W. RILEY, J.V. BARNDT, J.R. BERRY, J. AFZAL, A.M. KHAN, H. JURGEN, J. METJE, A. CHEMMA, N.A. SHAFIQUE, R.D. LAWRENCE & M.A. KHAN, 1995. Stratigraphic evidence for an early collision between northwest India and Asia. Nature, 373: 55-58.

BESSE, J. & V. COURTILLOT, 1988. Paleogeographic maps of the continents bordering the Indian Ocean since the early Jurassic. J. Geophys. Res., 93(B 10): 11791-11808.

BLANC, C.P., 1972. Les Reptiles de Madagascar et des îles voisines. *In*: R. Battistini & G. Richard-Vindard (eds.), Biogeography and ecology in Madagascar. pp. 501-614. W. Junk, La Haye.

BLANC, C.P., 1982. Biogeographical aspects of the distribution of Malagasy iguanids and their implication. *In*: G.M. Burghardt & A.S. Rand (eds.), Iguanas of the World. pp. 38-45. Noyes Publ., Park Ridge.

BLANC, C.P., F. BLANC & J. ROUAULT, 1983. The interrelationships of Malagasy iguanids. J. Herpetol., 17: 129-136.

BORSUK-BIALYNICKA, M. & V. ALIFANOV, 1991. First Asiatic « iguanid » lizards in the late Cretaceous of Mongolia. Acta Palaeontol. Polonica, 36: 325-342.

BOULENGER, G.A., 1893. Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History), 1. British Museum (Natural History), Londres, xiii + 448 p.

BROIN, F. de, 1988. Les tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersion géographique des tortues pleurodires à partir du Crétacé. Stud. Palaeocheloniol., 2: 103-142.

CKHIKVADZE, V., S.SH. SHAMMAKOV & G. ZEROVA, 1983. Matériaux pour l'histoire de la faune de Squamates d'Asie Centrale et du Kazakhstan. Izvestia A.N. Turkmen. S.S.R., 2: 3-8. (en russe).

CROIZAT, L., 1958. Panbiogeography. Caracas, 2749 p.

ESTES, R., 1982. The fossil record and early distribution of lizards. *In*: A. Rhodin & K. Miyata (eds.), Advances in herpetology and evolutionary biology. pp. 366-398. Mus. Comp. Zool., Cambridge.

ESTES, R., K. DE QUEIROZ & J. GAUTHIER, 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. *In*: R. Estes & G. Pregill (eds.), Phylogenetic relationships of the lizards families. pp. 119-281. Stanford Univ. Press, Stanford.

FROST, D.R. & R. ETHERIDGE, 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanid lizards (Reptilia, Squamata). Miscell. Publ., Univ. Kansas, 81: 2-65.

GAO, K. & L. HOU, 1995. Late Cretaceous fossil record and paleobiogeography of iguanian Squamates. *In*: A. Sun & Y. Wang (eds.), Sixth Symp. Mesozoic Terrestr. Ecosyst. and Biota. Short papers. pp. 47-50. China Ocean Press, Beijing.

GAYET, M., J.C. RAGE, T. SEMPERE & P.Y. GAGNIER, 1992. Modalités des échanges de vertébrés continentaux entre l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud au Crétacé supérieur et au Paléocène. Bull. Soc. géol. Fr., 163: 781-791.

HOFFSTETTER, R. & J.C. RAGE, 1972. Les Erycinae fossiles de France (Serpentes, Boidae). Compréhension et histoire de la sous-famille. Ann. paléontol., 58: 81-124.

JAEGER, J.J., V. COURTILLOT & P. TAPPONNIER, 1989. Paleontological view of the ages of the Deccan Traps, the Crétaceous/Tertiary boundary, and the India/Asia collision. Geology, 17: 316-319.

JAEGER, J.J. & J.C. RAGE, 1990. Reply to the Thewissen and Buffetaut Comments on « Paleontological views of the ages of the Deccan Traps, the Cretaceous/Tertiary boundary and the India/Asia collision ». Geology, 18: 186-187.

KLOOTWIJK, C.T., J.S. GEE, J.W. PEIRCE, G.M. SMITH & P.L. MCFADDEN, 1992. An early India-Asia contact. Geology, 20: 395-398.

KLUGE, A.G., 1991. Boine snake phylogeny and research cycles. Miscell. Publ., Mus. Zool., Univ. Michigan, 178: 1-58.

MARTIN, M., 1982. Nouvelles données sur la phylogénie et la systématique des Dipneustes postpaléozoïques, conséquences stratigraphiques et paléogéographiques. *In*: E. Buffetaut, P. Janvier, J.C. Rage & P. Tassy (éds.), Phylogénie et paléobiogéographie. 53-64. Geobios, mém. sp. 6.

MILLOT, J., 1952. La faune malgache et le mythe gondwanian. Mém. Inst. Sci. Madagascar, A, 7: 1-36.

PATRIAT, P. & J. SEGOUFIN, 1988. Reconstruction of the Central Indian Ocean. Tectonophysics, 155: 211-234.

PAULIAN, R., 1975. La position de Madagascar dans le double problème du peuplement animal et des translations continentales. *In*: T. Monod (éd.), Biogéographie et liaisons intercontinentales au cours du Mésozoïque. pp. 57-70. Mém. Mus. natn. Hist. nat., A, 88.

PRASAD, G.V.R., C.K. KHAJURIA & B.K. MANHAS, 1995. Palaeobiogeographic significance of the Deccan infra- and intratrappean biota from peninsular India. Historical Biol., 9: 319-334.

RAGE, J.C., 1987. Fossil History. *In*: R.A. Seigel, J.T. Collins & S.S. Novak , Snakes: Ecology, and evolutionary Biology. pp. 51-76. McMillan Publ. Co., New York.

RAGE, J.C., 1988. Gondwana, Tethys and terrestrial Vertebrates during the Mesozoic and Cainozoic. *In*: M.G. Audley-Charles & A. Hallam (eds.), Gondwana and Tethys. pp. 235-273. Geol. Soc. special paper n° 37, Oxford Univ. Press.

RAGE, J.C., 1995. La Téthys et les dispersions transtéthysiennes par voie terrestre. Biogeographica, 71: 109-126.

RAGE, J.C. & M. AUGE, 1993. Squamates from the Cainozoic of the Western part of Europe. A review. Rev. Paléobiol., vol. sp. 7: 199-216.

RAGE, J.C. & J.J. JAEGER, 1995. The sinking Indian raft: A response to Thewissen and McKenna. Syst. Biol., 44: 260-265.

RENOUS, S., 1979. Application des principes cladistiques à la phylogénie et la biogéographie des Lacertiliens. Gegenbaurs morph. Jahrb., 125: 376-432.

STORCH, G., 1993. « Grube Messel » and African-South American faunal connection. *In*: W. George & R. Lavocat (eds.), The Africa-South America connection. pp. 76-86. Clarendon Press, Oxford.

TANAI, T., 1986. Phytogeographic and phylogenetic history of the genus *Nothofagus* Bl. in the Southern Hemisphere. J. Fac. Sci., Hokkaido Univ., ser. IV, 21: 505-582.

TAYLOR, D.W., 1988. Eocene floral evidence of Lauraceae: Corroboration of the North American megafossil record. Amer. J. Bot., 75: 948-957.

THEWISSEN, J.G.M., 1990. Comment on Paleontological view of the ages of the Deccan Traps, the Cretaceous/Tertiary boundary, and the India-Asia collision. Geology, 18: 185.

UNDERWOOD, G., 1976. A systematic analysis of boid snakes. *In*: A. d'A. Bellairs & C.B. Cox (eds.), Morphology and Biology of Reptiles. pp. 151-175. Linn. Soc. Sympos. ser. 3, Academic Press, Londres.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 37-47

HISTOIRE DE LA VEGETATION DE MADAGASCAR ORIENTAL DANS LES DERNIERS 100 MILLENAIRES

Herbert STRAKA

Botanisches Institut der Universität Kiel, Forstweg 47, D 24105 Kiel, ALLEMAGNE

ABSTRACT.- The climate of the eastern region of Madagascar during the period from about 100,000 to 9,500 BP was clearly cooler than today, such that the limit between virgin forest and ericoid bush was 800 to 1,000 m lower than today. The settlement (landnam) of Madagascar by the Malagasy proceeded in two waves, from the 2nd century B.C. until 1,000 A.D., and from the 15th century onwards.

KEY-WORDS.- Madagascar, Palynology, Vegetation history, Landnam

RESUME.- Dans la région orientale de Madagascar régnait depuis environ 100.000 à environ 9500 BP un climat plus frais que l'actuel, de sorte que la limite supérieure entre la forêt vierge et la brousse éricoïde était plus baisse de 800 à 1000 m que celle d'aujourd'hui. La colonisation (landnam) de Madagascar par les Malgaches s'est faite par deux vagues, du 2ème siècle av. J.C. à 1000 ap. J.C. et à partir du 15 siècle.

MOTS-CLES.- Madagascar, Palynologie, Histoire de la végétation, Colonisation

INTRODUCTION

Madagascar peut être divisé en trois régions phytogéographiques (et climatiques): L'Est humide avec la région orientale couverte par la forêt vierge ombrophile (tout au moins dans le passé), l'Ouest et surtout le Sud-ouest où le climat est aride et où des forêts claires à plantes xérophiles dominent et la région des Hautes Montagnes au-dessus de 1800 à 2000 m d'altitude, composée d'une brousse éricoïde avec des Ericacées à feuilles éricoïdes.

J'ai trouvé en 1957, année de ma mission à Madagascar et aux Mascareignes, des tourbières et des marécages uniquement dans la région orientale et j'essayé de sonder dans 160 points environ. Vingt neuf sondages ont donné des profils, dont 23 étaient assez riches en pollen et spores permettant l'établissement des diagrammes palynologiques. Je présente ici 4 des plus essentiels, le restant étant en concordance avec les résultats de ceux-ci.

Il a fallu 30 ans de travail pour aboutir à une connaissance de la morphologie des pollens de Madagascar et des Mascareignes. J'ai été trop pris par l'enseignement et l'administration ainsi que par d'autres travaux (cf. Mexique). J'ai pu synthétiser mes résultats sur la morphologie des plantes de Madagascar et des Mascareignes dans deux volumes assez importants (voir la liste dans STRAKA, 1991). Suite au comptage de 88 échantillons de surface.

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

RESULTATS

La forêt vierge (et aussi la végétation secondaire, « la savoka ») se manifeste dans les spectres palynologiques soit par des valeurs élevées de spores de Filicinae isosporeae (39 à 87 %) et beaucoup de types divers de pollen et de spores de plantes terrestres (10 à 33 fois), soit par des valeurs très élevées de Filicinae isosporeae (73,5 à 98,5 %), mais un nombre moindre de divers types de plantes terrestres (2 à 10), ou encore par la présence de beaucoup de types de plantes terrestres (10 à 40 types), mais des faibles pourcentages de Filicinae isosporeae (4,5 à 34 %). La brousse éricoïde des hautes montagnes est caractérisée par des valeurs élevées d'Ericacées/Vacciniacées (45,5 à 98%) ou par des combinaison de celles-ci avec des Composées type Aster (chacune avec 30 %). Des valeurs très élevées de Graminées (50 à 90 %) sont caractéristiques des savanes, des paysages de rizières ou cultures de canne à sucre.

Pour comptabiliser les profils j'ai mis quatre ans (avec quelques interruptions). Les résultats des échantillons de surface nous donnent une bonne base pour l'interprétation des diagrammes palynologiques.

Fig. 1. Le premier diagramme est celui de Maranakely, ce qui signifie « petit marais » en malgache. Il est situé au bord de la Montagne d'Ambre dans l'extrême Nord de l'île, à 900 m d'altitude environ dans un petit cratère volcanique. Le sondage de la tourbe est arrivé à 820 cm sur la roche de base, mais entre 630 et 800 cm il n'y avait que des cendres volcaniques. Une datation C^{14} des couches de 240 à 260 cm a donné seulement le résultat d'un âge de plus de 41.400 BP. Il faut donc présumer un âge de plus de 100.000 ans BP pour les couches de la base. Ce diagramme est assez uniforme: des valeurs très élevées de Filicinae isosporeae combinées avec un nombre très souvent élevé de types divers. Il faut donc présumer que cette partie dans le nord de la région de l'Est était peuplée par la forêt vierge ombrophile de l'Est pendant les derniers 100.000 ans. Le cratère avoisinne une grande forêt vierge de la Montagne d'Ambre, protégée par un « fady » (= tabou) de la population de la région ce qui a empêché les essartages.

Fig. 2. Le diagramme B 26 provient du Marais de Torotorofotsy dans la forêt vierge ombrophile orientale (intacte) au nord du Périnet (aujourd'hui Andasibe). Il est à 956 m d'altitude. Il n'y a qu'une date C^{14}: 35.000 +2500 -1900 BP pour les couches de 200 à 220 cm. Le profil serait donc très vieux, bien qu'il ne compte que 380 cm, avec les dates extrapolées à 63.000 ans BP. Cela peut s'expliquer par le fait que je n'ai pas pu accéder au centre de ce marais assez étendu et j'ai dû sonder dans les parties situées dans une baie près de la marge. On peut distinguer 8 zones:

Zone I: 380 cm, env. 63.000 BP (toutes les dates sont extrapolées sur la base de l'unique datation C^{14}). Valeurs très élevées de divers types. Malgré les valeurs très élevées des Ericacées/Vacciniacées: forêt vierge dans les environs du marais.

Zone II: 370 à 310 cm, 63.000 à 50.000 BP. Epoque de la brousse éricoïde avec des valeurs élevées des Ericacées/Vacciniacées.

Zone III: 310 à 190 cm, 50.000 à 32.000 BP. Diminution des valeurs des Ericacées/Vacciniacées avec augmentation des fougères et d'autres plantes; à présumer donc une époque de la forêt vierge jusque vers 1200 ou peut-être 1300 m d'altitude.

Zone IV: 180 cm, vers 31.000 BP. Retour de la brousse éricoïde pendant une courte période.

Zone V: 170 cm, vers 29.000 BP. Retour de la forêt vierge pendant une courte période.

Zone VI: 160 à 120 cm, 28.000 à 18.000 BP. Valeurs élevées des Ericacées/Vacciniacées. Brousse éricoïde.

Zone VII: 120 à 60 cm, 18.000 à 9500 BP. Les Filicinae/Isosporeae augmentant, tandis que les Ericacées/Vacciniacées diminuent sensiblement. Forêt vierge, mais avec présence d'une brousse éricoïde dans une distance pas trop éloignée, peut-être à 1200 ou 1300 m d'altitude.

Zone VIII: 50 à 0 cm, depuis 9500 BP à aujourd'hui. Filicinae/Isosporeae dominantes, guère d'Ericacées/Vacciniacées. Zone de la forêt vierge.

Interprétation du diagramme: A l'époque des zones II, IV et VI, la végétation de la brousse éricoïde s'étendait jusqu'à 1000 m ou peut-être 900 m d'altitude environ. A l'époque des zones I, III, V et VII, la végétation de la brousse éricoïde se retirait vers 1200 ou 1300 m (cette altitude est suggerée par le diagramme suivant). Les zones I à VII de la période comprise entre 63.000 et 9500 BP, correspondent à une époque fraîche (en parallèle avec notre époque glaciaire). La limite supérieure de la forêt vierge ombrophile a été abaissée de 800 à 1000 m environ. La dernière zone VII correspond plus au moins à notre époque postglaciaire. C'est celle de la forêt vierge ombrophile jusqu'à 1800 à 2000 m d'altitude d'aujourd'hui.

Fig. 3. Le Lac Itasy à environ 45 km à l'ouest de la capitale est un lac de barrage, barré par une coulée de lave. Le marais s'est formé dans une petite baie au bord de la route à l'est de Soavinandriana. L'altitude est de 1230 m. Le sondage est le plus profond que j'ai pu réaliser à Madagascar et aux Mascareignes, 1060cm, mais pas le plus ancien. D'après une datation C^{14} (calibrée) les 900 à 930 cm datent de 9315 ± 90 BP, donc la base du profil est d'environ 11.500 BP. Il y a une deuxième datation C^{14}: la couche de 400 à 420 cm a été datée de 420 à 170 av. J. C.(temps calibré).

La zone I, 1060 à 920 cm, datée de 11.500 à 9500 BP. C'est la zone des Ericacées/Vacciniacées, de la brousse éricoïde. Elle correspond à la zone VII de Torotorofotsy avec une limite de la forêt vierge et de la brousse éricoïde à 1200 m d'altitude environ.

9500 BP est la fin de la période fraîche. Dès lors s'installe la forêt vierge en altitude, nous le verrons dans le prochain diagramme de Vinaninony, jusqu'à 1800 à 2000 m environ.

Les zones II à V représentent la forêt vierge, soit par la valeur élevée de Filicinae/Isosporeae: zone IV; soit par des nombres élevés de types de pollen: zones II, III et V. Dans la zone V se font voir les Graminées, qui n'atteignent guère les 40%, donc pas d'indication de l'activité humaine.

Le pollen des Graminées dépasse les 50 % dans les zones VI à VIII et indique des essartages (avec la présence de charbon dans les échantillons), l'installation des savanes et des rizières. C'est l'époque entre 100 av.J.C. et 1000 ap. J.C. environ, et elle correspond à la première colonisation par les Malgaches.

La zone IX représente le retour de la forêt vierge, valeurs très élevées des Filicinae/Isosporeae.

La zone X avec des valeurs très élevées de Graminées est celle de la deuxième colonisation des Malgaches. Elle commence à environ 1500 après J.C.

Fig. 4. Le marais de Vinaninony est situé dans la Montagne de l'Ankaratra à 40 km au sud de la capitale, à une altitude d'environ 1875 m, donc à la limite contemporaine entre la forêt vierge et la brousse éricoïde. Le profil comprend 720 cm. Deux déterminations C^{14} ont été effectuées, l'une à 200/220 cm a donné un âge d'environ 12.000 BP (calibré), l'autre de 600 à 620 cm 37000 BP environ. Pour la base du profil, il faut compter environ 44.000 BP.

On peut distinguer 3 zones dans le diagramme. La zone I de la base à environ 170 cm est dominée par les Ericacées/Vacciniacées. Elle se termine à 9500 BP environ.

Suit la zone II de 160 à 10 cm qui est toujours encore caractérisée par des valeurs assez élevées d'Ericacées/Vacciniacées, mais les Filicinae/Isosporeae augmentent, les « autres » aussi et le nombre des types est aussi élevé. Il faut supposer que la forêt vierge s'est approchée des 1800 à 1850 m d'altitude.

Reste la zone III, l'échantillon 0 cm, donc la surface récente. Il est caractérisé par une valeur très élevée de Graminées; influence humaine sur la végétation.

J'ai préparé, résumés en français et anglais les tableaux suivants:

Tab. I et II. Le tableau pour la région de l'Est de Madagascar montre sur l'abcisse le temps en années BP, sur l'ordonnée l'altitude.

La période des températures basses dure jusqu'à 9500 BP. Cette date est confirmée jusqu'à présent un peu partout dans les pays tropicaux: Mexique, Amérique du Sud, Afrique orientale, Asie méridionale. Cette période dans laquelle la limite forestière a été abaissée sur 1000 m d'altitude environ a été entrecoupée par des périodes moins fraîches, dans lesquelles la limite se trouvait vers 1200 m environ. C'était le cas avant 63.000, entre 50.000 et 32.000 BP, vers 29.000 et de 18.000 et 9500 BP. A 9500 BP on voit la montée rapide de la limite de la forêt vierge vers 2000 m d'altitude, vers notre période contemporaine des températures élevées.

Tab. III et IV. Ce tableau traite de la colonisation de Madagascar par les Malgaches. L'île était inhabitée jusqu'aux époques historiques. Elle n'a pas été colonisée par des Africains, mais par des Malais qui sont venus avec leurs pirogues à balancier de Malaisie en navigant le long des côtes d'Asie méridionale et de l'Afrique orientale. On croit depuis longtemps que les Malgaches sont venus par deux vagues, mais leurs dates posaient des énigmes. Le Lac Itasy se trouve dans une région volcanique aux sols fertiles. On peut donc supposer avec une probabilité presque certaine que les premiers Malgaches (venant d'une région volcanique à sols fertiles) se sont d'abord installés dans une telle région fertile que représente la région du Lac Itasy. Les dates du diagramme du Lac Itasy, basées sur une date C^{14} des couches sousjacentes seraient donc les dates de la première et de la deuxième installation des Malgaches à Madagascar.

La première période commence environ 100 av. J.C., ou peut-être déjà au 2ème siècle av. J.C. On voit dans le diagramme une montée de la courbe des Graminées. Mais celles-ci disparaissent vers 1000 ap. J.C., la forêt vierge (les Filicinae/Isosporeae) apparaît de nouveau. Il y a une pause de 400 à 500 ans caractérisée par l'apparition de la forêt vierge. Sur la cause de la disparition des Malgaches, on peut seulement spéculer sur leur extermination par une épidémie ou sur leur retraite de l'île.

La deuxième période commence au 15e siècle; la courbe des Graminées monte définitivement une nouvelle fois, et on trouve à nouveau beaucoup de charbon dans les échantillons (essartages par le feu). Installation et augmentation des savanes et rizières.

Dans les régions non-volcaniques sur les sols oligotrophes la destruction de la forêt vierge ne commence que vers 1500 ap. J.C. ou même plus tard, et la forêt est remplacée par des savanes ou des rizières.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

STRAKA, H., 1991. Palynologia Madagassica et Mascarenica. 2ème partie - Teil 2. Echantillons de surface - Oberflächenproben. Tropische und subtropische Pflanzenwelt 78. Akademie der Wissenschaften und der Literatur Mainz. (Ici une liste des travaux de la permière partie: Morphologie des spores et du pollen des plantes de Madagascar et des Mascareignes.)

STRAKA, H. (en préparation). Palynologia Madagassica et Mascarenica. 3ème partie - Teil 3. Sur l'histoire de la végétation de l'Est de Madagascar et des Mascareignes. - Über die Vegetationsgeschichte des östlichen Madagaskars und der Maskarenen. Tropische und subtropische Pflanzenwelt. Akademie der Wissenschaften und der Literatur Mainz.

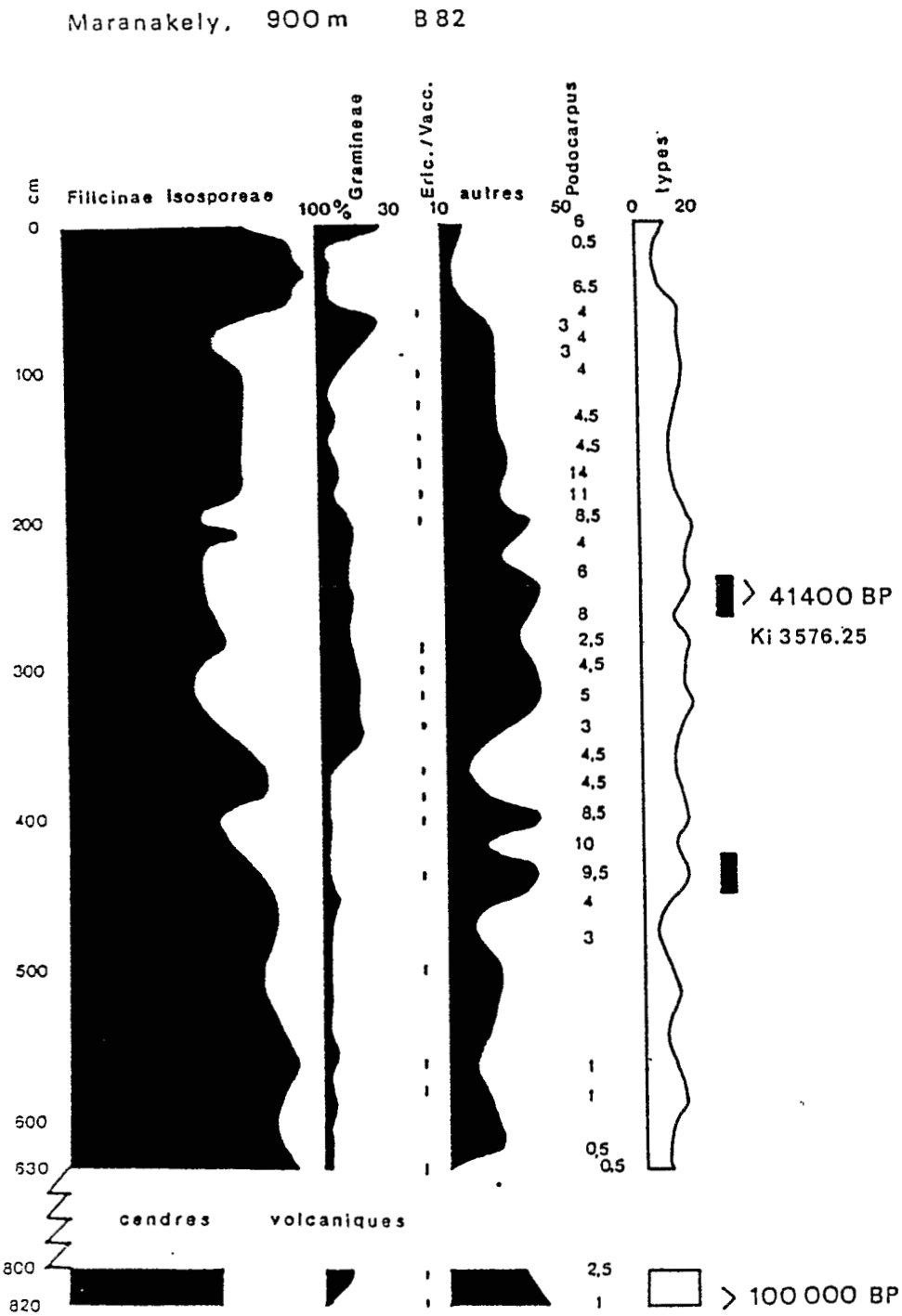

Maranakely, 900 m B 82
cm
Filicinae Isosporeae
100%
Gramineae
30
Eric./Vacc.
10
autres
Podocarpus
50
types
0
20
0
100
200
300
400
500
600
630
800
820
cendres volcaniques
> 41400 BP
Ki 3576.25
> 100 000 BP

Figure 1

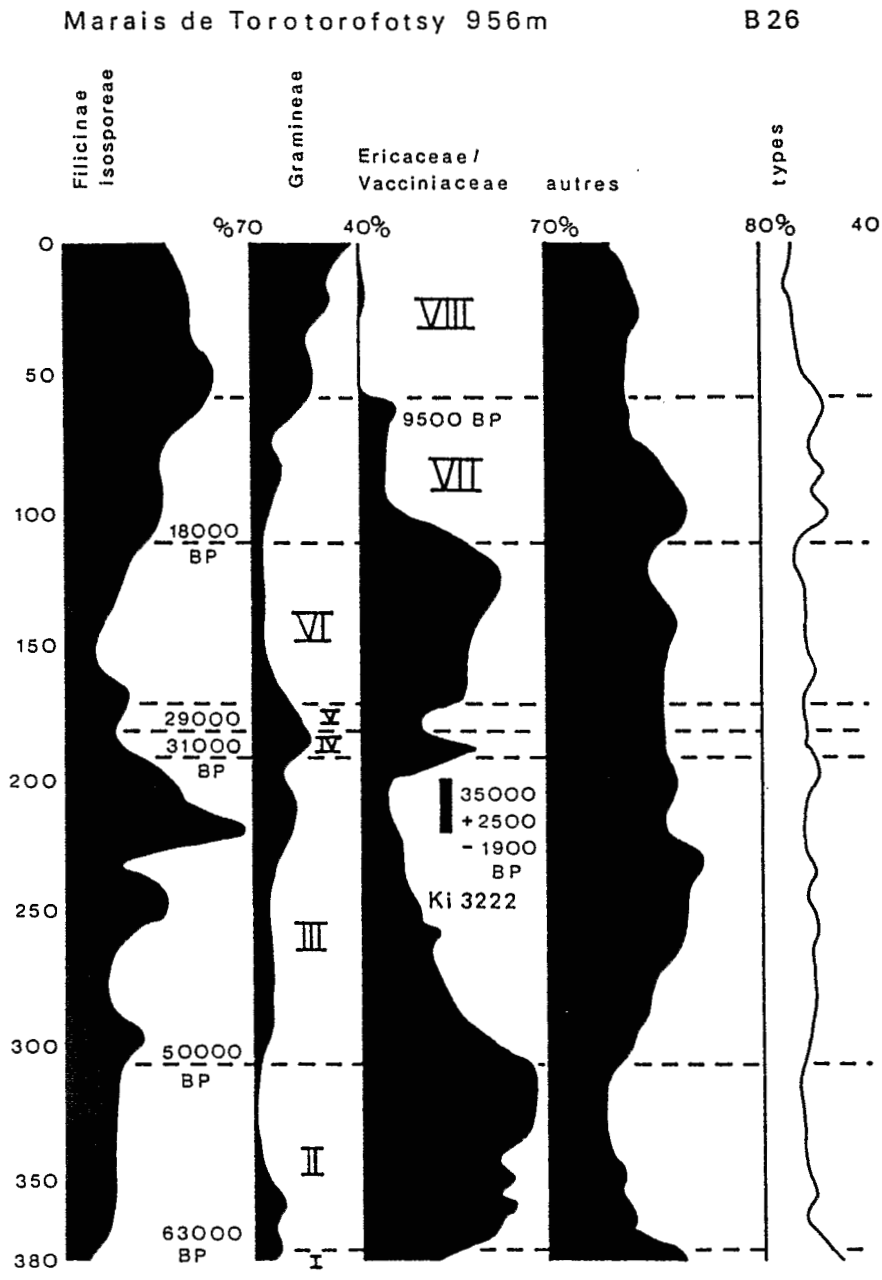

Marais de Torotorofotsy 956m
B26
Filicinae Isosporeae
Gramineae
Ericaceae / Vacciniaceae
autres
types
%70
40%
70%
80%
40
0
50
100
150
200
250
300
350
380
VIII
9500 BP
VII
18000 BP
VI
29000
31000 BP
V
IV
35000 +2500 -1900 BP
Ki 3222
III
50000 BP
II
63000 BP
I

Figure 2

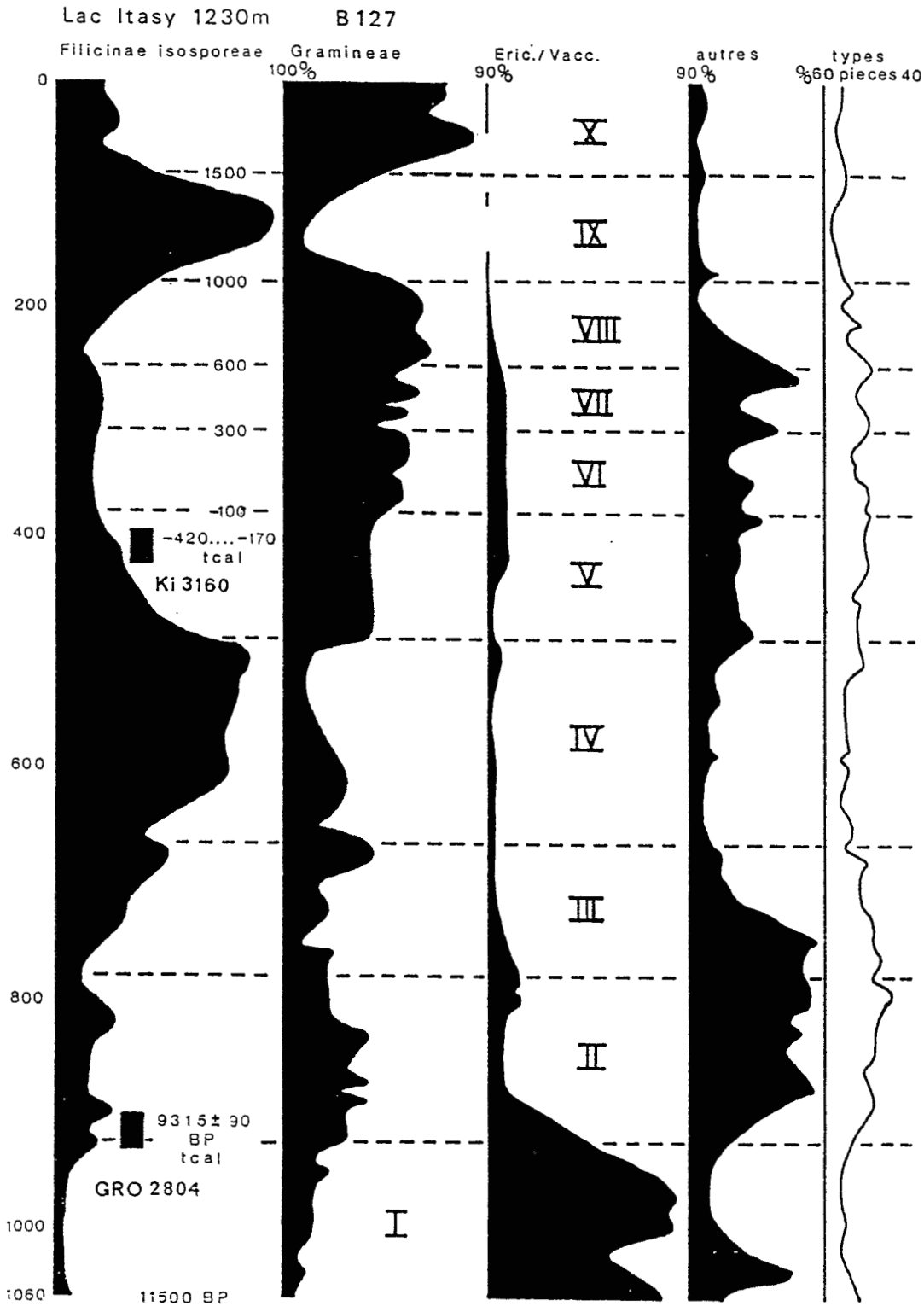

Lac Itasy 1230m
B 127
Filicinae isosporeae
Gramineae
100%
Eric./Vacc.
90%
autres
90%
types
%60 pieces 40
0
200
400
600
800
1000
1060
1500
1000
600
300
100
-420....-170
tcal
Ki 3160
9315± 90
BP
tcal
GRO 2804
11500 BP
X
IX
VIII
VII
VI
V
IV
III
II
I

Figure 3

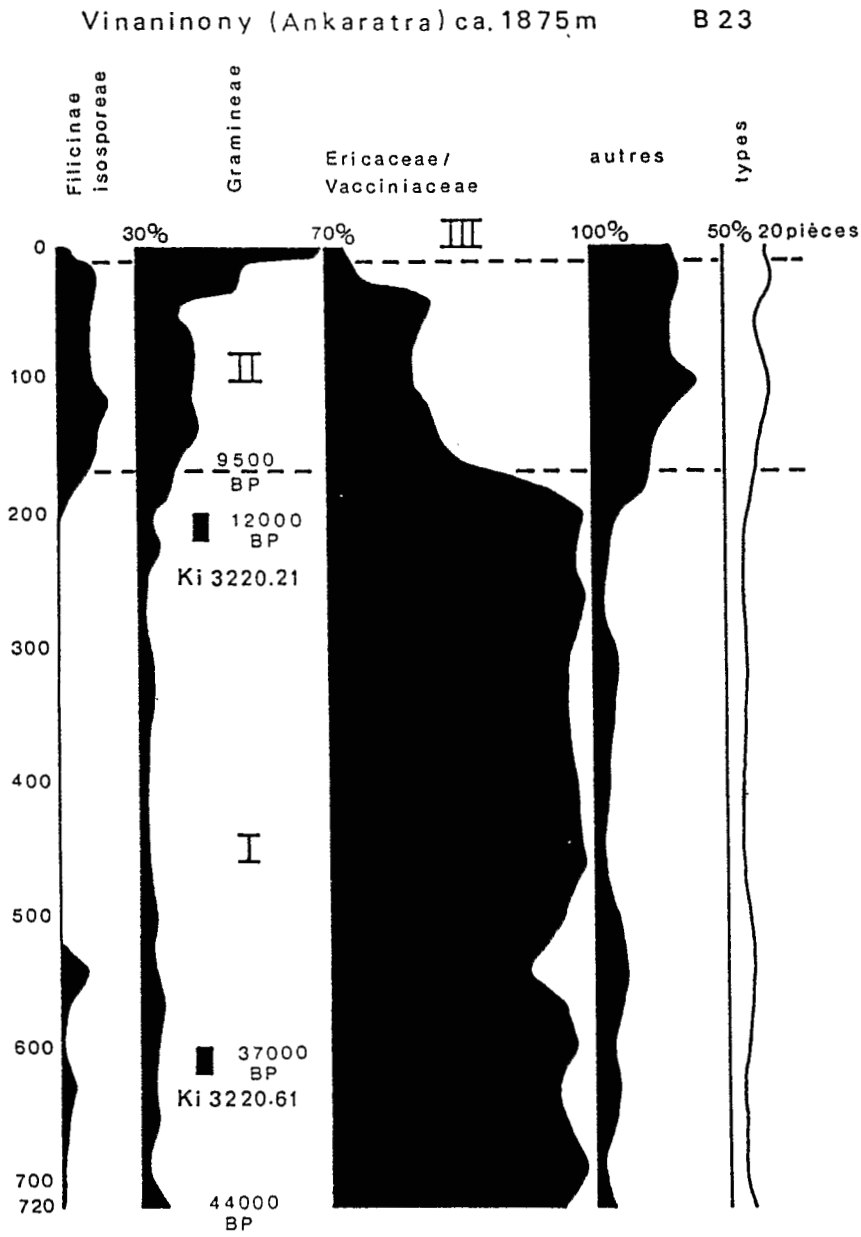

Vinaninony (Ankaratra) ca. 1875m B 23
Filicinae isosporeae
Gramineae
Ericaceae / Vacciniaceae
autres
types
30%
70%
III
100%
50%
20 pièces
0
100
200
300
400
500
600
700
720
II
9500 BP
12000 BP
Ki 3220.21
I
37000 BP
Ki 3220.61
44000 BP

Figure 4

Tableau I. En même temps résumé français.

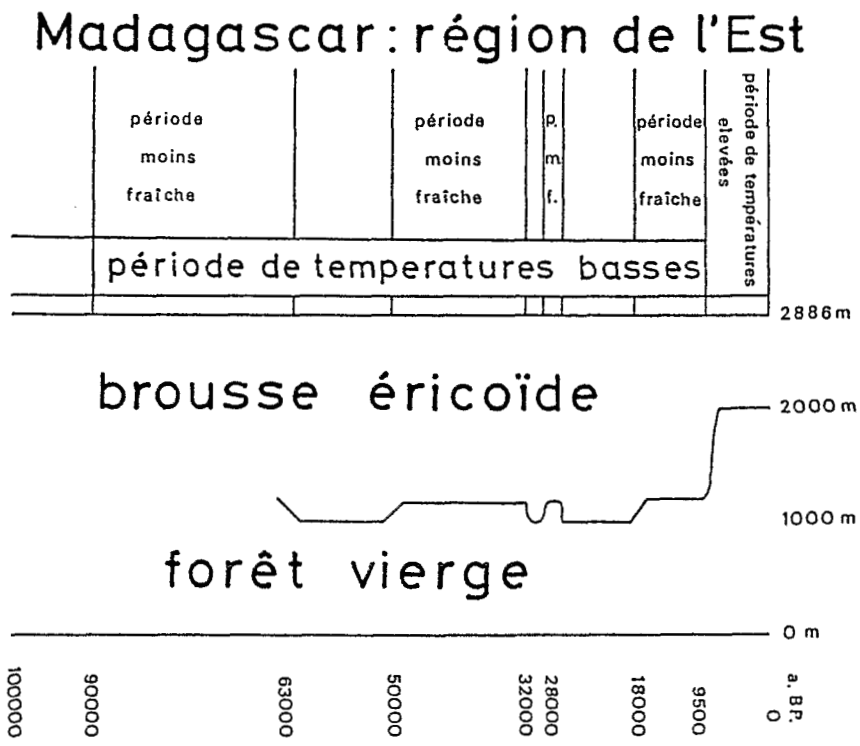


Tableau II. At the same time english summary.

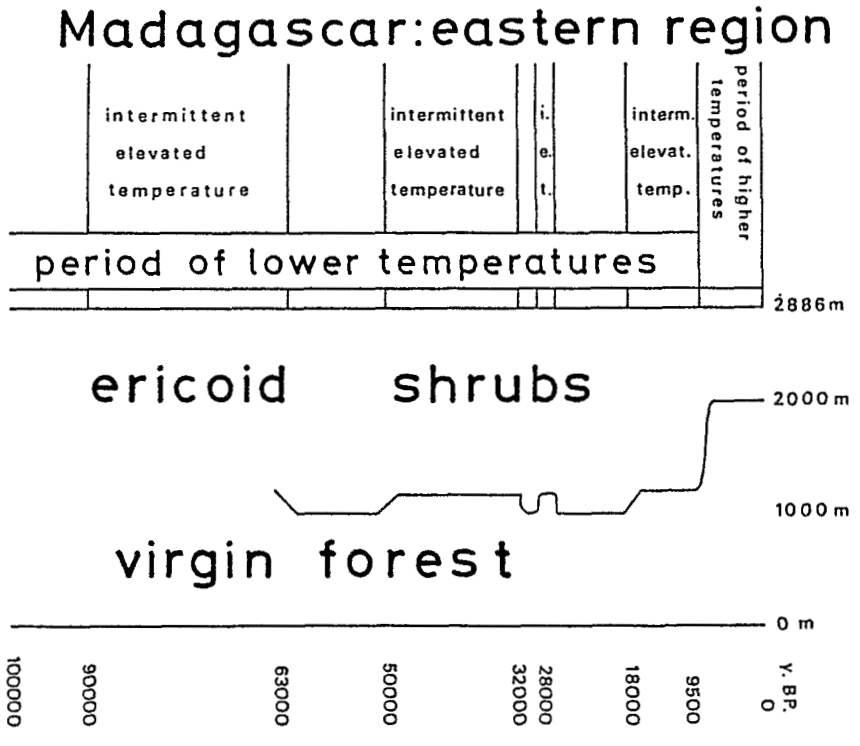


Tableau III. En même temps résumé français.

Colonisation de Madagascar par les Malgaches

Région volcanique (Lac Itasy): sols eutrophes
prémière période environ 100 av. J.C.: montée
de la courbe des Graminées
savanes et culture du riz.

Gramineae disparaissent, apparition
de la forêt vierge
environ 1000 après J.C.

deuxième période environ 1400 à 1500 après J.C.
de nouveau une montée de la courbe des Graminées:
savanes et/ou culture du riz

régions non-volcaniques: sols oligotrophes
destruction de la forêt vierge vers 1500 après J.C., et plus tard
savanes et/ou culture du riz

Tableau IV. At the same time english summary.

Settlement of Madagascar by Madagascans

Volcanic area (Lake Itasy): eutrophic soils
1st period around 100 B.C.: Increase in Gramineae
savannas and rice cultivation

disappearance of Gramineae, expansion of virgin forests
around 1000 A.D.

2nd period around 1400 to 1500 A.D.
renewed spreading of Gramineae:
savannas and rice cultivation

non-volcanic areas: oligotrophic soils
destruction of virgin forests around 1500 A.D. followed by
savannas and/or rice cultivation

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 49-58

CLIMATE CHANGE AND FIRE ECOLOGY AS FACTORS IN THE QUATERNARY BIOGEOGRAPHY OF MADAGASCAR

David A. BURNEY

Department of Biological Sciences, Fordham University, Bronx, NY 10458 U.S.A.

ABSTRACT.- Palynological studies throughout Madagascar have demonstrated the importance of Quaternary climate variation and fire ecology in determining the character of prehuman vegetation in Madagascar. Although rain forest may have persisted along the eastern escarpment throughout the Cenozoic, dynamic shifts have occurred in other areas, forcing the biota of dry woodland, grassland, montane, and semi-desert regions to accommodate changes in temperature, precipitation, and seasonality. Some highland and western regions were influenced by drought and fire long before any known human inputs, and this is reflected in plant and animal adaptations and ranges. The probable effect of burning by humans has been to increase fire frequency and to spread pyrogenic communities into areas previously too wet or too dry to ordinarily support a natural fire regime. The emerging synthesis regarding presettlement vegetation and subsequent human-caused changes helps clarify some of the formerly puzzling aspects of species distributions.

KEY-WORDS.- Paleobiogeography, Palynology, Paleoecology, Climate change, Fire

RESUME.- Les recherches palynologiques à Madagascar ont montré l'importance de la variation du climat au Quaternaire et de l'écologie des feux pour déterminer le caractère de la végétation préhistorique de la Grande Île. Bien que la forêt dense humide ait pu persister le long de la côte est pendant tout le Cénozoique, les changements dynamiques survenus dans d'autres régions, ont amené les milieux de forêt sèche, savanicole, montagnard et des régions semi-désertiques à s'adapter aux changements de température, de précipitation et de saisonalité. Quelques aires des hauts plateaux et des régions de l'ouest ont été soumises à l'influence de la sécheresse et des feux bien avant l'influence de l'homme ce qui se traduit dans les adaptations et la distribution des plantes et des animaux. L'effet probable des feux humains a été d'accroître la fréquence du feu et de les étendre à des aires auparavant trop humides ou trop sèches pour supporter normalement un régime de feu naturel. La synthèse concernant la végétation avant l'arrivée de l'homme et les changements qu'il a entrainés, aide à clarifier certaines distributions d'espèces restées énigmatiques.

MOTS-CLES.- Paléobiogéographie, Palynologie, Paléoécologie, Changements de climat, Feu

INTRODUCTION

There has been an understandable tendency for biogeographers working in Madagascar to focus on historical factors operating on two quite different timescales. The island's isolation represents a profound influence on a scale of millions of years. Today, however, one sees everywhere in Madagascar the consequences of factors that have operated in a much more recent time frame -- that of human interaction with the biota in the last two millennia.

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

What of those events influencing the biogeography of Madagascar that function on intermediate temporal scales? Specifically, what roles have Quaternary climate change and other prehuman ecological variation played in Madagascar?

Studies throughout the world have demonstrated the importance of glacial-interglacial climate cycles on scales of thousands to hundreds of thousands of years. Other forms of ecological change, manifesting themselves on a wide range of temporal and spatial scales could also be considered, and this paper will address one of these - fire, a topic with obvious relevance to Madagascar.

Biogeographers have not talked much about these factors in the context of Madagascar because so little is known about their role there. Paleoecological research (reviewed in BURNEY, in press,a) has in recent years dispelled some mysteries regarding Madagascar's past, only to reveal others. Thinking about Madagascar as a dynamic biotic phenomenon that may always be changing on several temporal scales can have profound impact on how we interpret the island's paleobiogeography. Let us consider first, what sorts of empirical evidence there might be in the biostratigraphic record of the late Quaternary for significant environmental changes even before colonization by *Homo sapiens*, and second, what significance any observed trends of change might have for understanding the biogeographic patterns we observe today.

SITES AND METHODS

There are now about two dozen sites throughout Madagascar for which radiometrically-dated paleoecological information has been published or is in preparation. The majority of these studies have been in the central highlands, but information is also available from the SW, NW, N and E. We still have no results from the extreme S and SE, or the NE coast.

What kinds of relevant data have been collected? Dated stratigraphies have been produced for fossil pollen and spores, microscopic charcoal particles, and diatom frustules. Coupled with many of these microfossil studies have been parallel investigations of subfossil faunal remains, plant macrofossils, sedimentological parameters, and human artifacts. More recently, high-resolution information has begun to accumulate from laminated sediments of deep crater lakes as well as from speleothems, and from tree rings.

RESULTS AND DISCUSSION

THE EVIDENCE FOR PREHUMAN ENVIRONMENTAL CHANGE

I wish to point out some key trends in these data that pertain to Quaternary paleobiogeography. The first of these relates to the mode, timing, and extent of climate and vegetation changes associated with Milankovich rhythms, the global sequence of glacial-interglacial cycles. Global climate records from deep-sea cores, ice cores, and

terrestrial microfossil stratigraphy have made it clear that, when ice has covered higher latitudes of the Northern Hemisphere every ca. 100,000 years, there have been a large array of consequences at all latitudes (IMBRIE & IMBRIE, 1986). Scientists are now realizing the profound impact of Pleistocene glaciations for the tropics: paleoecological data from East Africa (HAMILTON, 1982), Ghana (MALEY & LIVINGSTONE, 1983), Guatemala (LEYDEN *et al.*, 1993), Panama (BUSH & COLINVAUX, 1992), Colombia (VAN DER HAMMEN, 1974), Hawaii (PORTER, 1979), New Guinea (WALKER & FLENLEY, 1979) and other tropical areas have led to estimates of depression of the mean annual temperature at the localities of 3-6° C or more during the Last Glacial Maximum (LGM). These and other authors have concluded that tropical montane vegetation belts must have been vertically displaced 900-1500 m at LGM. Unless lapse rates showed a radically different relationship to elevation during the late Pleistocene, which is not likely and for which no mechanism is known (RIND & PETEET, 1985), this means that present snow lines, timber lines, and montane vegetation zones would have extended down tropical mountains roughly a kilometer or more below present levels. If Madagascar corresponded to this apparently pan-tropical trend, the biogeographic consequences would be profound.

Evidence for such late Pleistocene downward displacements of cold-adapted vegetation zones in Madagascar (BURNEY, 1987a; STRAKA, 1993; GASSE *et al.*, 1994) suggest that the ericoid, graminoid, and composite-dominated vegetation of Madagascar's highest mountain ranges may have flourished at times during the Pleistocene down to elevations of ca. 1000 m ASL (Fig. 1). Such a cold-driven displacement of vegetation zones would have confined the island's humid forest zones to the relatively small land areas along the east coast, with only isolated patches elsewhere (*e.g.*, river valleys in the Sambirano region of the NW, Nosy-Be, and similar low-elevation humid refugia). Much of the extensive central highlands might have been unsuitable for many rain forest species at this time.

The Pleistocene glacial climates would have posed another limitation on forest vegetation, as well. Evidence from pollen, sedimentology, paleo-lake levels, and diatom stratigraphy suggest that these cooler climates were also at times very dry. A 30,000-yr diatom record from a core from the depths of Lake Alaotra (REYES, 1993), suggests that Madagascar's largest lake, located today on the western edge of the eastern rain forest zone, was completely dry for several millennia around the LGM. Sediment cores from areas of the central highlands and N dating back 30 kyr or more (BURNEY, 1987b) show that the cold-adapted ericoid heathlands and grasslands of the interior were also subject to periodic desiccation and fires.

The pollen records indicate that early Holocene warming led to the gradual replacement of ericoid vegetation in the mid-elevations, with forests developing in wetter locations along the eastern escarpment (RAKOTONDRAZAFY, 1992; STRAKA, 1993), and a rise in the level of Lake Alaotra (REYES, 1993). The drier interior and W show a different but parallel trend. As in southern African arid-to-mesic sites at similar latitudes and elevations (*e.g.* SCOTT, 1989; BURNEY *et al.*, 1994) Madagascar's climates were relatively arid in the early Holocene. Many shallow lakes and marshes were probably dry at this time (BURNEY, 1993; MATSUMOTO & BURNEY, 1994). A highland site yielding a complete record of the Holocene (BURNEY, 1987a) shows a transition from montane shrubland to a woodland-grassland mosaic that was essentially complete by ca. 7-8 kyr BP. In the mid-Holocene, this dry trend is reversed: sites in the highlands, N, W, and even the dry SW show that the period from ca. 5-3 kyr BP was the wettest time so far identified in the late Quaternary of Madagascar (BURNEY, 1987a, 1993; MATSUMOTO &

BURNEY, 1994; BURNEY, in press,a). Beginning about 3 kyr BP, and peaking between 1-2 kyr BP, very dry conditions return, with dry forests and woodlands giving way in some areas to grasslands, bushlands, and semi-desert.

Let us turn our attention for a moment to an ecological factor that often correlates in complex ways with climate change: fire. Evidence for fire in prehuman Madagascar is sufficient to dismiss any notions that fire was not a factor on the island before human arrival. This observation accords with the paleoecological evidence for prehuman fire on other tropical landmasses (*e.g.*, CLARK, 1983; BURNEY *et al.*, 1995). The proper focus for discussion of prehuman fire belongs with the details: when, how much, in which regions and with what consequences? The prevalence of fires in the prehuman central highlands and west, and the scarcity of fires in the eastern, northern, and southwestern sites leads to two general observations (BURNEY, in press,b). First, litter conditions for fire are most favorable in areas of strong wet-dry seasonality (center and W) and least favorable in areas that are very wet (E) or very dry (S and SW) throughout the year. Second, ignition sources would have been most abundant in the central highlands, especially in the Itasy massif and Antsirabe region, where volcanic activity was prevalent in the late Pleistocene through mid-Holocene (BURNEY, 1987a,b). Both the highlands and the western region are also subject to dry-season and early wet-season lightning from powerful convection cells, a second major cause of natural fires (WRIGHT & BAILEY, 1982; PIANKA, 1992)

It thus follows, both from the paleoecological record and comparison with similar areas elsewhere in the world, that the primary and quite considerable effect of human activity on the island's fire ecology would take two forms: 1) fires in the human period are likely to have occurred with higher frequency, although individual natural fires may have often burned over larger areas (in the absence of roads and croplands to interrupt them) and with considerable intensity (owing to the longer time for litter to accumulate and the generally very dry conditions under which natural fires ignite); and, 2) the persistent, deliberate use of fire by humans to clear woody vegetation and tall grass, coupled with the introduction of exotic fire-prone species, probably has promoted the spread of pyrogenic communities and conditions to wetter and dryer areas where they would have been rare before.

BIOGEOGRAPHIC CONSEQUENCES OF ENVIRONMENTAL CHANGE IN MADAGASCAR

It is useful to ask whether the new information from paleoecological research has any explanatory power in the area of biogeography. Much remains to be worked out in the emerging regional syntheses concerning Madagascar's paleoenvironments, but it is already possible to make some testable predictions regarding the consequences of late Quaternary climate change and fire ecology for the island's biogeographic patterns. Let us first consider the potential impact of full-glacial cooling and consequent lowering of the elevational extent of the kinds of vegetation characteristic of the highest mountaintops today. This vegetation, in its most exposure-adapted form (generally from ca. 2000 m to the summits, the highest being Tsaratanana at 2876 m), is a kind of montane heathland dominated by shrubs, bushes and small trees in the Ericaceae (many species of *Philippia*, also *Erica* and *Agauria*). Also important are shrubby Compositae (Asteraceae) of such genera as *Psiadia*, *Helichrysum*, *Stoebe*, and *Stenocline*, the dwarfed gymnosperm *Podocarpus*, and several other genera of stunted woody vegetation, as well as distinctive grasses, including native bamboos (KOECHLIN *et al.*,

1974). The general biogeographic pattern is one of highly localized species-level endemism, representing variations on genera often found in all the high mountain areas of Madagascar and also on the mountains of East Africa and Réunion (GUILLAUMET, 1984). In more sheltered areas at somewhat lower elevations (ca. 1800-2000 m), low woody formations often described as « lichen woodland » and « moss forest » are typical where they have not been destroyed by human encroachment. Patterns of local endemism are similar, with the tree *Symphonia* being a case in point. It has one species in Africa and South America (*S. globulifera*) and a multitude of species in the mountains of Madagascar. As with the Ericaceae and other high mountain forms, there are also species in the genus on the eastern escarpment at lower elevations (KOECHLIN *et al.*, 1974; GUILLAUMET, 1984).

Modern pollen spectra from the high mountains show a dominance of Ericaceae, Compositae, Gramineae, and *Podocarpus* pollen (BURNEY, 1988). Eastern rain forest spectra, however, are dramatically different from this, because these genera, although present, share the environment with a multitude of other plant families that contribute to the pollen spectra there. It thus follows that the late Pleistocene and very early Holocene pollen spectra from sites in the 1000-2000 m range, showing essentially identical spectra to those collected from higher elevations today, indicate that the globally-observed cooling effects were also occurring in Madagascar at that time.

If that is the case, we could predict from the vast area of land encompassed by the 1000 m elevational contour (Fig. 1), that this spectacular high-mountain vegetation of Madagascar represents the last remnants of a kind of vegetation that may have been widespread in the highlands during cooler times of the Pleistocene. Even if the montane heaths generally reached only the 1500 m contour, this would still greatly expand the area it covered in the highlands. Such a pattern should manifest some characteristic patterns that might be used to formulate a testable hypothesis: those high peaks and massifs of Madagascar that are linked by intervening areas of moderately high elevation (*i.e.*, > ca. 1000 m) should show more similarity in their native flora and poorly dispersed faunal elements than more isolated peaks. This is a subject worth investigation, and vicariance data for reptiles and amphibians already bears this out remarkably well. Raxworthy (pers. comm.) suggests that the evidence for vicariance in these taxa between the Andringitra and Ankaratra Massifs, but lack of herp vicariance between Ankaratra and Tsaratanana, suggests that heathland may indeed have extended down 500 m or more below its present level at some time, allowing dispersal between the former two, but not the latter two, which are separated by lowland areas (see Fig. 1).

If montane vegetation has been much more widespread in Madagascar in the Pleistocene, this would explain the apparent high incidence of generic and even species-level plant disjunctions between the high mountains and eastern escarpment of Madagascar, which are linked along a broad front at 1000 m contours and above. It would also suggest an explanation for the wider array of montane disjunctions in the western Indian Ocean region as well. Such formerly extensive vegetation in the cool Pleistocene highlands of Madagascar and East Africa (HAMILTON, 1982) would have formed a large « target » for migrants and accidental dispersers moving between East Africa and Madagascar and, by extension, from Madagascar to Réunion. Thus we could think of the high peaks of Madagascar, East Africa, and Réunion as « interglacial refugia, » supporting many cold-adapted, formerly widespread taxa through the warm Holocene. This idea deserves testing in Madagascar with other taxa, such as invertebrates and lichens.

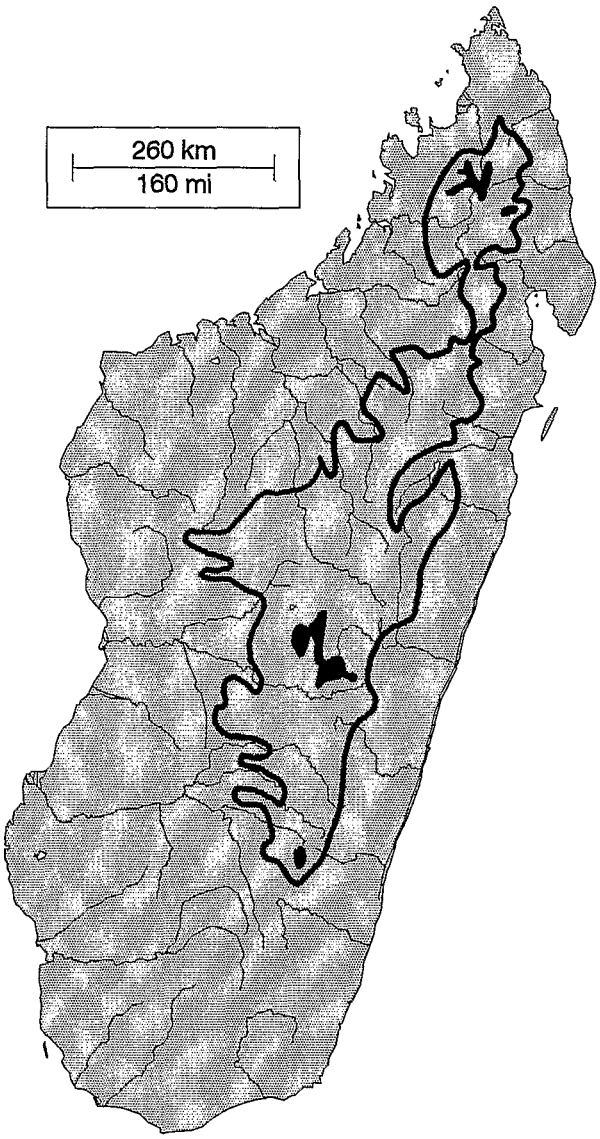


Fig. 1. Map of Madagascar showing the present distribution of montane ericoid vegetation (solid black) and the contiguous area above *ca.* 1000 m (dark outline) that is the postulated lower extent of this type of vegetation during the Last Glacial Maximum. There are also several non-contiguous areas reaching elevations > 1000 m in the southern, western, and extreme northern parts of the island.

The arid and semi-arid regions of Madagascar also show striking endemism and peculiar disjunctions. Perhaps the paleoclimatic evidence for alternate wet and dry episodes, such as those documented above for the late Pleistocene and Holocene,

couldhelp dispel some mysteries and generate testable hypotheses. GUILLAUMET (1984), among others has remarked that it seems peculiar that the baobabs (*Adansonia*), for instance, are represented by one species in Africa, one or two in Australia, and at least eight in Madagascar, seven of them endemics. Some of these have very small ranges, others grow sympatrically in areas of the far N and SW. Similar striking diversity, narrow endemism, and peculiar disjunctions and sympatries are typical of other diverse dry-adapted groups, such as the Euphorbiaceae, which are well-represented in eastern and southern Africa but also reach remarkable diversity in western and southern Madagascar. It stands to reason that, if Madagascar has experienced many phases of dry climate interspersed by occasional wetter periods, several biogeographic trends could be predicted: arid-zone taxa would be diverse, and show a wide array of patterns of endemicity and sympatry, owing to the frequent opportunities to disperse during extreme dry phases across areas otherwise too wet, and to occasional periods of severe local isolation enforced by wetter conditions. Likewise, one could predict that endemic wetland taxa might be rather rare and not particularly diverse in the western and southern regions today, but that many other species may have colonized these areas during wet phases only to become rare or locally extirpated later on as surface water dried up. Just such a pattern has been recently documented for aquatic birds in southwestern subfossil sites by GOODMAN and RAKOTOZAFY (in press). This pattern would also help explain why, among native freshwater fishes, endemism seems to be largely restricted in the W to deep crater lakes and cave ichthyofaunas, the only persistent aquatic habitats likely to retain permanent fresh water through the severe dry phases of the late Quaternary (Paul LOISELLE, pers. comm.).

Finally, let us ask whether the paleoecological information presented concerning prehuman fire ecology might tell us anything about biogeographic patterns. While it is true that there are many endemic plants in Madagascar that appear to have little or no resistance to fire, it is perhaps equally perplexing that there are a number of widespread endemic species that actually fare rather well in spite of burning activities. Among these are such familiar species as the satra palm (*Medemia* [*Bismarckia*] *nobilis*), the traveller's tree (*Ravenala madagascariensis*), the tapia (*Uapaca bojeri*) and various savanna shrubs and grasses. It is no longer so mysterious that these endemics could have evolved strategies for resisting fire, if we allow that fires might have been present to select for these features before the recent arrival of humans.

The paleoecological record shows that open vegetation types were present in prehuman central and western Madagascar and at times expanded their aerial extent in response to the frequent dry periods. If we allow for this possibility, it also could explain how many African species of grasses and other savanna plants could have reached Madagascar on their own well before human arrival. A number of grassland bird species, including two species of quail, the Madagascar Pratincole, and the Broad-billed Roller, for instance, migrate seasonally between the island and the African coast (LANGRAND, 1990). The opportunity for transfer of well-dispersed plant seeds (*e.g.* grasses and savanna trees and shrubs) in the gut of birds and on their feathers is sufficient to explain the presence of many of the same savanna species on both landmasses. CARLQUIST (1974) has observed that bird dispersal as a mechanism of plant propagation has been quite effective for colonizing even the most remote islands such as Hawaii, an order of magnitude more spatially isolated than Madagascar. It might be predicted that the preponderance of savanna species common to Africa and Madagascar (and not known with certainty to have been deliberately introduced by humans) may in fact be those types capable of dispersal by birds (*e.g.*, small-seeded monocots, woody plants with edible

fruits and small seeds, and plants with clinging devices on their seeds). Such possibilities become entirely plausible if we allow for the existence of suitable open habitats for these colonizations over the last several million years.

Regarding the generally uniform and depauperate character of many interior grasslands today, we must also allow for the likelihood that their diversity has been reduced since human arrival by the postulated increase in fire frequency. Experimental and observational studies in other areas of the world show that quite different pyrogenic communities may be generated under differerent fire return intervals. Typically, diversity is lowest when fire frequency is highest (WRIGHT & BAILEY, 1982), as all but the most fire-resistant species are eliminated. One might also expect that, as humans spread fire into areas ordinarily too wet or too dry to burn naturally, the resulting communities would be quite species-poor, since few of the local native species are likely to have fire adaptations.

I would not be surprised to find some disagreement with some of the ideas related in this paper. I have merely attempted to suggest that, now that we have abundant empirical evidence from paleoecology showing the dynamism of the climates and prehuman ecosystems of Madagascar over various time-scales, new explanations may be proposed for some of Madagascar's biogeographic mysteries. As always, new evidence may dispel some questions, and raise many others. I will have succeeded in my task today if I have prodded biogeographers working in Madagascar to generate and test some new hypotheses, and to reconsider some old beliefs about the island that may be less compelling now that we have some applicable paleoecological data.

ACKNOWLEDGEMENTS

Work by the author and his students and collaborators described in this paper was supported primarily by the National Science Foundation (USA), NOAA Global Change Program, the National Geographic Society, and the Smithsonian Institution. This contribution was prepared with the support of NOAA Human Dimensions of Global Change grant #NA46GP0465.

REFERENCES

BURNEY, D.A., 1987a. Pre-settlement vegetation changes at Lake Tritrivakely, Madagascar. Palaeoecology of Africa, 18: 357-381.

BURNEY, D.A., 1987b. Late Quaternary stratigraphic charcoal records from Madagascar. Quat. Res., 28: 274-280.

BURNEY, D.A., 1988. Modern pollen spectra from Madagascar. Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol., 66: 63-75.

BURNEY, D.A., 1993. Late Holocene environmental changes in arid southwestern Madagascar. Quat. Res., 40: 98-106.

BURNEY, D.A. (in press,a). Theories and facts regarding Holocene environmental change before and after human colonization. *In*: S.M. Goodman & B.D. Patterson (eds.), Natural and Human induced Change in Madagascar. Smithsonian Inst., Press, Washington.

BURNEY, D.A.(in press,b). Tropical islands as paleoecological laboratories: Gauging the consequences of human arrival. Hum. Ecol.

BURNEY, D.A., G.A. BROOK & J.B. COWART, 1994. A Holocene pollen record for the Kalahari Desert of Botswana from a U-series dated speleothem. The Holocene, 4: 225-232.

BURNEY, D.A., R.V. DECANDIDO, L.P. BURNEY, F.N. KOSTEL-HUGHES, T.W. STAFFORD & H.F. JAMES, 1995. A Holocene record of climate change, fire ecology and human activity from montane Flat Top Bog, Maui. J. Paleolimnol., 13: 209-217.

BUSH, M.B., & P.A. COLINVAUX, 1990. A pollen record of a complete glacial cycle from lowland Panama. J. Vegetation Sci., 1: 105-118.

CARLQUIST, S., 1974. Island Biology. Columbia Univ. Press, New York.

CLARK, R.L., 1983. Pollen and charcoal evidence for the effects of Aboriginal burning on the vegetation of Australia. Archaeol. Oceania, 18: 32-37.

GASSE, F., E. CORTIJO, J.-R. DISNAR, L. FERRY, E. GIBERT, C. KISSEL, F. LAGGOUN-DEFARGE, E. LALLIER-VERGES, J.-C. MISKOVSKY, B. RATSIMBAZAFY, F. RANAIVO, L. ROBISON, P. TUCHOLKA, J.-L. SAOS, A. SIFFEDINE, M. TAIEB, E. VAN CAMPO & D. WILLIAMSON, 1994. A 36 ka environmental record in the southern tropics: Lake Tritrivakely (Madagascar). C.R. Acad. Sci. Paris, 318: 1513-1519.

GOODMAN, S.M., & L.M.A. RAKOTOZAFY. (in press). Bird subfossils from south-western Madagascar: Inferences about environmental change. *In*: S.M. Goodman & B.P. Patterson (eds.) Natural and Human-induced Changes in Madagascar. Smithsonian Inst., Press, Washington.

GUILLAUMET, J.-L., 1984. The vegetation: An extraordinary diversity. *In*: A. Jolly *et al.*, (eds.), Madagascar: Key Environments. pp. 27-54. Pergamon Press, Oxford.

HAMILTON, A.C., 1982. Environmental History of East Africa. Academic Press, New York.

IMBRIE, J., & K.P. IMBRIE, 1986. Ice Ages: Solving the Mystery. Harvard Univ. Press, Cambridge.

KOECHLIN, J., J.-L. GUILLAUMET & P. MORAT, 1974. Flore et Végétation de Madagascar. Cramer Press, Vaduz.

LANGRAND, O., 1990. Guide to the Birds of Madagascar. Yale Univ. Press, New Haven.

LEYDEN, B.W., M. BRENNER, D.A. HODELL & J.H. CURTIS, 1993. Late Pleistocene climate in the Central American lowlands. Geophysical Monograph, 78: 165-178.

MALEY, J., & D.A. LIVINGSTONE, 1983. Extension d'un élément montagnard dans le sud du Ghana (Afrique de l'Ouest) au Pléistocène supérieur et à l'Holocene inférieur: premières données polliniques. C.R. Acad. Sc. Paris, 296: 1287-1292.

MATSUMOTO, K., & D.A. BURNEY, 1994. Late Holocene environments at Lake Mitsinjo, northwestern Madagascar. The Holocene, 4: 16-24.

PIANKA, E., 1992. Fire ecology. Nat. Geogr. Res. Expl., 8: 352-371.

PORTER, S.C., 1979. Hawaiian glacial ages. Quat. Res., 12: 161-187.

RAKOTONDRAZAFY, T., 1992: Dynamique des environnements quaternaires de Madagascar par l'étude sedimentologique, l'analyse palynologique et la diatomologie de quelques bassins lacustres. Thèse de Doctorat de 3e Cycle, Univ. Antananarivo.

REYES, N.E., 1993. The modern diatom spectra of Madagascar and diatom-inferred Late Quaternary climatic changes in northeastern and central Madagascar. Ph.D. Dissertation, Fordham University, New York.

RIND, D., & D. PETEET, 1985. Terrestrial conditions at the Last Glacial Maximum and CLIMAP sea-surface temperature estimates: Are they consistent? Quat. Res., 24: 1-22.

SCOTT, L., 1989. Climatic conditions in southern Africa since the Last Glacial Maximum, inferred from pollen analysis. Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 70: 345-353.

STRAKA, H., 1993. Beiträge zur Kenntnis der Vegetationsgeschichte von Madagaskar. Festschrift Zoller, Dissertationes Botanicae, 196: 439-449.

VAN DER HAMMEN, T., 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. J. Biogeogr., 1: 3-26.

WALKER, D., & J. FLENLEY, 1979. Late Quaternary history of the Enga Province of upland Papua New Guinea. Phil. Trans. R. Soc. Lond., 286: 265-344.

WRIGHT, H.A., & A.W. BAILEY, 1982. Fire Ecology. Wiley, New York.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 59-71

BIOGEOGRAPHIE : QUELQUES GRANDS FAITS RELATIFS A LA FLORE ANGIOSPERMIENNE MALGACHE

Jean-François LEROY

Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue de Buffon, 75005 Paris, FRANCE

ABSTRACT.- Three genera of exceptional scientific interest were selected to exemplify the biogeographical importance of Madagascar: Takhtajania (Winteraceae), *Ascarina* (Chloranthaceae) and *Coffea* (Rubiaceae). The first two are the sole known survivors of phyletic lines that are known to have existed in the Africa-Madagascar area as early as the Aptian (Early Cretaceous). The modern isolation of these lines in Madagascar supports the hypothesis that they were subjected to severe extinction during the Tertiary. The third genus, which contains numerous Malagasy species, all endemic, has been represented there since the Early Tertiary by two subgenera (*Coffea* and *Baracoffea*), both of which are native to East Africa (Kenya *s.l.*).

KEY-WORDS.- Winteraceae, Chloranthaceae, Rubiaceae, Angiosperms, Biogeography, Madagascar

RESUME.- Trois genres, qui présentent un intérêt scientifique exceptionnel, ont été retenus pour témoigner de l'importance biogéographique de Madagascar: *Taktajania* (Winteraceae), *Ascarina* (Chloranthaceae) et *Coffea* (Rubiaceae). Les deux premiers sont les uniques survivants connus de lignées phylétiques dont on a montré qu'elles existaient dans l'aire africano-malgache dès l'Aptien (Crétacé inférieur). Le fait de l'isolement actuel de ces lignées dans cette aire, appuie l'hypothèse selon laquelle celle-ci fut l'objet d'une extinction biotique très sévère pendant le Tertiaire. Le troisième genre, qui comprend de nombreuses espèces malagaches, toutes endémiques, est représenté à Madagascar depuis le commencement du Tertiaire par deux de ses sous-genres (*Coffea* et *Baracoffea*), les deux sont natifs de l'Afrique de l'Est (Kenya *s.l.*)

MOTS-CLES.- Winteraceae, Chloranthaceae, Rubiaceae, Angiospermes, Biogeographie, Madagascar

INTRODUCTION

Compte tenu des travaux d'approfondissement qui ont été faits depuis les publications classiques mais générales des fondateurs de la biogéographie malgache des plantes vasculaires, notamment PERRIER DE LA BATHIE (1936) et HUMBERT (1959), il m'a semblé indiqué de traiter seulement de quelques cas particuliers de recherches (auxquelles je me suis trouvé associé) qui ont abouti récemment à des résultats biologiques et biogéographiques d'intérêt exceptionnel ; de traiter aussi, de l'histoire de ces recherches. Les exemples retenus ont valeur normative et montrent que, dans certaines occasions particulièrement favorables, où le hasard a d'ailleurs sa place, des progrès imprévisibles peuvent être accomplis.

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

Cet exposé sera divisé en deux parties, selon qu'elles concernent 1) l'origine géographique et temporelle des éléments angiospermiens les plus anciens, au Crétacé inférieur, 2) l'histoire biogéographique des éléments postcrétacés. Au total trois genres seront présentés, mais qui devraient être en quelque sorte des « vedettes », bien que présentement peu connues, de la flore malgache. Dans la première partie ce seront : *Takhtajania* Baranova & Leroy (Wintéracées) et le genre *Ascarina* J.R. & G. Foster (Chloranthacées), dans la deuxième, le genre *Coffea* (Rubiacées).

I - *TAKHTAJANIA*

Première étape (dans la marche des connaissances)

En 1909, PERRIER DE LA BATHIE, récolta dans le Manongarivo (un éperon sud-ouest du Tsaratanana) vers 1700 m d'altitude, quelques exemplaires d'un petit arbre à feuilles persistantes qui n'était autre qu'un représentant des Wintéracées, famille australe extrêmement primitive (classée souvent, notamment par TAKHTAJAN et CRONQUIST, à l'origine de l'arbre généalogique des Plantes à fleurs) et considérée jusqu'alors comme faisant totalement défaut dans l'aire africano-malgache. PERRIER nota dans son journal, puis GHESQUIERE sur l'herbier, que ce devait être une Magnoliale, mais HUMBERT alla plus loin et précisa « Wintéracée. *Bubbia* ? *Drimys* ? ». Bizarrement les choses en restèrent là. Dès 1948, je m'intéressai moi-même beaucoup à cette Wintéracée qui dans mes archives, par la suite, porte le nom de *Bubbiopsis* . Elle fut finalement décrite selon les règles, et son statut établi, par CAPURON (1963) sous le nom de *Bubbia perrieri*, Wintéracée à fleurs « unicarpellées ».

Cette première étape de la connaissance de cette plante laissait les botanistes quelque peu surpris ou indifférents. HUMBERT (1965) dans la carte de Madagascar la passe sous silence, de même que KOECHLIN *et al.* (1974) dans leur important ouvrage sur la végétation de Madagascar. CAPURON (1963), selon son habitude se montre d'une extrême prudence et se contente de voir en cette plante un genre connu de Wintéracée, ancien certes puisque la famille l'est, ce qu'atteste aussi son isolement. La même année, il décrivait comme *Macadamia* , genre connu de Protéacée du Pacifique, un genre malgache de cette famille notoirement endémique et d'un immense intérêt biogéographique (genre *Malagasia* Johnson & Briggs).

Deuxième étape

En 1972, Margarita BARANOVA, signale la singularité des stomates de ce *Bubbia* (ils sont anomocytiques au sein d'une famille à stomates paracytiques) et appelle à une révision taxonomique. Cette observation est confirmée par BONGERS (1973) l'année suivante. En 1976, je découvre que l'ovaire n'est pas du modèle des Polycarpiques : il est bien uniloculaire comme décrit, mais bicarpellé, en un mot paracarpique. Ce résultat fut publié dans la revue Science (LEROY, 1977). Mon analyse fut confirmée et même remarquablement améliorée quant à la symétrie ovarienne par VINK (1978), spécialiste de

la famille, alors que je créai le genre nouveau *Takhtajania* , représentant unique de la sous-famille des Takhtajanoïdées, (LEROY, 1978a).

Dès lors on pouvait esquisser quelques grands traits de taxogenèse et de biogéographie. Il s'agissait d' un saut capital dans l'évolution, indice très probable d'un processus s'étant déroulé à partir d'un élément autochtone pouvant être très ancien. La paracarpie accidentelle observée dans un petit pourcentage de gynécées chez un autre genre néo-zélandais de la famille, *Pseudowintera* (TUCKER & SAMPSON, 1979) devait être interprétée comme annonçant le franchissement du seuil survenu à Madagascar. Le type paracarpique d'ovaire chez *Takhtajania* , associé à l'ébauche d'un style et couronné de deux stigmates chez l'unique représentant de la famille dans l'aire africano-malgache, frappa beaucoup les spécialistes et déclencha même quelque polémique (TUCKER & SAMPSON, 1979; CRONQUIST, 1981). Aujourd'hui l'accord est unanime (VINK, 1988)[1]. Sur le plan biogéographique l'énigme demeurait cependant. En 1978 j'émettais l'hypothèse que la plante malgache, totalement isolée géographiquement et morphologiquement, semblait porter témoignagne que Madagascar faisait partie de ce qui dut être le berceau des Angiospermes. Mais quand et comment y avait pris naissance la Wintéracée ancestrale? Certesnous avions affaire à une famille australe, typiquement gondwanienne, mais quel sens donner au vide africain?

Troisième étape

En 1983, James W. WALKER *et al.* , montrent avec illustrations magnifiques à l'appui, que des pollens de Wintéracées existaient déjà à l'Aptien-Albien en Israël. L'existence de pollens wintéracéens (de type *Drimys* et *Zygogynum*) était reconnue également dans le Miocène d'Afrique du Sud (COETZEE & MÜLLER, 1984) et dans le Barrémien-Aptien du Gabon (DOYLE *et al.*, 1990). Entre 1973 et 1979 on avait mis au jour des pollens de type *Drimys* du Maestrichtien en Australie et Nouvelle-Zélande ; d'autres encore de type *Drimys* ou *Pseudowintera* de l'Eocène des mêmes régions. Comme pour d'autres groupes aussi primitifs, la palynologie nous fournit donc, une documentation de premier ordre sur l'aire occupée par la famille depuis le Crétacé inférieur. Le vide africain prend ainsi les traits d'une phase dans l'évolution du territoire, la Gondawanie, où la famille a pris naissance, *Takhtajania* en devenant un témoin survivant, peut-être le seul de la famille, dans le refuge malgache.

Les Magnoliales et Madagascar

La paracarpie dans les Magnoliales est présente exclusivement (Wintéracées, Annonacées) ou partiellement (Canellacées) dans l'aire africano-malgache.

[1] Le manque de matériel n'ayant pas permis d'étudier l'ontogenèse du gynécée on ne peut écarte *a priori* l'hypothèse peu probable d'une subdivision secondaire à partir d'un carpel terminal du type de *Pseudowintera* ou *Drimys* . le berceau des Angiospermes. Mais quand et comment y avait pris naissance la Wintéracée ancestrale ? Certes nous avions affaire à une famille australe, typiquement gondwanienne, mais quel sens donner au vide africain ?

On peut penser que la paracarpie très originale des Canellacées (DEROIN & LEROY, 1993), du fait de sa généralisation dans la famille (laquelle compte 1 genre endémique à Madagascar, *Cinnamosma* Baill., 1 genre endémique en Afrique du Sud, *Warburgia* Engl., 3 genres néotropicaux) était réalisée avant le démembrement gondwanien. Il serait invraisemblable que la paracarpie familiale généralisée soit née par variation parallèle des deux côtés de l'Atlantique. Elle est en tout cas exclusivement gondwanienne, et génétiquement parallèle dans les trois familles.

L'émergence d'un tel phénomène, dans un ensemble organique taxonomiquement bien homogène de trois composantes (Wintéracées, Annonacées, Canellacées), bloc dont l'existence aptienne est attestée, et dans une aire commune, amène à se demander s'il n'y aurait pas un certain rapport entre l'ancienneté du bloc en cause et les chances d'invention du grand caractère « surévolué » qu'est la paracarpie (assimilable à une synapomorphie).

L'étude des trois familles en cause (auxquelles on pourrait joindre, notamment, celle des Myristicacées (ARMSTRONG & WILSON, 1978), famille non paracarpique, mais à gynécée monomère, donc uniloculaire dont presque 50 % des genres sont africano-malgaches) appuie fortement l'hypothèse de l'origine gondwanienne des Angiospermes, appui apporté par ailleurs par d'autres familles (Monimiacées, Hernandiacées, Ménispermacées).

II - LE CAS D'*ASCARINA*

La découverte d'*Ascarina* (Chloranthacées) à Madagascar eut lieu en 1950, au cours de l'exploration du Massif du Marojejy (au Sud-Est du Tsaratanana) par HUMBERT, COURS-DARNE et CAPURON et publiée en 1955. C'était une découverte aussi surprenante que celle de *Takhtajania* .

Présentation de la famille

Les Chloranthacées (± 70 espèces) sont composées de 4 genres groupés morphologiquement en 2 parties : d'un côte *Chloranthus* (± 20 espèces, Asie E et S, Nouvelle-Guinée), *Sarcandra* (2 espèces, Indes, Ceylan, Sonde, Nouvelle-Guinée) ; de l'autre côté *Ascarina* (± 12 espèces, Madagascar, Insulinde, Nouvelle-Calédonie, Nouvelle-Zélande, Nouvelle-Guinée), *Hedyosmum* (± 35 espèces, Mexique, Pérou, Brésil, Antilles ; 1 espèce dans le S.-E. asiatique).

Le genre *Ascarina*

C'est certainement le plus primitif des 4 genres : plante arborescente à fleurs nues, 0 à 1-2 ou (espèce malgache) 3-5 étamines, bractées, avec ou sans bractéoles. L'espèce malgache a un pollen subsphérique, hétéropolaire, anasulqué de + 20 µm. C'est un petit arbre de 10-12 m, des plus archaïques, en particulier par ses fleurs 0-3-5-staminées. On peut la considérer comme une dicotylédone archaïque de la flore angiospermienne actuelle. L'*Ascarina* malgache, particulièrement *A. coursii* (Humbert et Capuron) Leroy et Jérémie sect. *Madascarina* (= *Ascariopsis coursii*) (LEROY & JEREMIE, 1980) fut

collecté à plusieurs reprises, vers 1800 m d'altitude, dans une « sylve à lichens » (forêt dense sclérophylle de montagne). HUMBERT et CAPURON (1955) ont écrit sur cet *Ascarina* , avec une remarquable prescience, mais sans pouvoir faire état d'argument précis : « Le nouveau genre fait assurément partie du plus ancien élément floristique de Madagascar ; c'est un des survivants de la flore crétacée ayant persisté, avec d'autres genres non moins archaïques (diverses Monimiacées, deux Protéacées, etc.) dans la région orientale de l'île, la plus anciennement émergée (depuis le Dévonien). Il n'a aucun moyen de dissémination par voie aérienne ou maritime ».

Palynologie : 1981 et la revue de MÜLLER

Dès 1958, COUPER décrivait un pollen du Wealdien (= Barrémien) d'Angleterre sous le nom de *Clavatipollenites hughesi* , qui allait devenir le plus célèbre des pollens (c'est dans le Wealdien franco-belge qu'ont été trouvés les éléments du fameux reptile *Iguanodon*). En 1960, le même auteur, ayant découvert un pollen d'*Ascarina* dans l'Oligocène de Nouvelle-Zélande, suggère une ressemblance avec *Clavatipollenites* (COUPER, 1960). Dès 1967, KUPRIANOVA n'hésite pas : *Clavatipollenites* et le pollen d'*Ascarina* sont congénères, vue qui cependant ne sera pas admise d'emblée.

En 1981, paraît la revue des pollens fossiles connus de MÜLLER qui par prudence, désigne les pollens du Crétacé par les termes de « complexe *Clavatipollenites-Ascarina* » et montre qu'il y a continuité des archives naturelles dans l'espace et dans le temps depuis l'Aptien jusqu'à aujourd'hui.

D'après MÜLLER, le *Clavatipollenites*, s'il n'est pas un *Ascarina* ancestral, serait en tout cas une Chloranthacée ou un élément-souche de la famille. De toute façon, l'ancêtre de la famille a dû être un *Ascarinoïde*.

Le tableau de MÜLLER montre que le complexe est présent dans l'Aptien-Albien d'Afrique Centrale et d'Amérique du Sud; depuis l'Aptien jusqu'au Cénomanien en Amérique du Nord et du Centre, et en Europe ; de l'Aptien à l'Eocène en Australie (d'où le genre est aujourd'hui absent). Le pollen d' *Ascarina* est rapporté depuis le Maestrichtien jusqu'à aujourd'hui en Nouvelle-Zélande, où vivent encore 2 espèces.

Finalement, en 1985, FRIIS *et al.* ont décrit des androcées fossiles déterminés comme *Chloranthus* , avec pollen *in situ* du Crétacé Inférieur de l'Est d'Amérique du Nord et du Crétacé Supérieur de Suède. Et ces auteurs concluent : « Les documents fossiles accumulés suggèrent que les fleurs de type *Magnolia* furent probablement précédées par des fleurs de types floraux plus petits et plus simples, certains étant peut-être apparentés aux Chloranthacées ».

Depuis longtemps déjà quelques auteurs (A.D.J. MEEUSE, 1972; BURGER, 1977) ont pensé de même. J'ai soutenu moi-même cette vue dès 1981 et 1982 ; je l'ai confirmée et développée en 1987 et 1993.

Il n'est pas surprenant que l'un des genres, *Hedyosmum*, issu d'un ancêtre ascarinoïde gondwanien soit encore largement présent dans l'aire néotropicale. Mais la présence d'une espèce dans le Sud-Est asiatique (*H. arborescens*) pose un problème. On sait que l'*Ascarina* a été répandu sur une aire immense, laquelle est aujourd'hui très réduite. La famille est en voie d'extinction : d'où les énormes disjonctions d'aire.

L'aire actuelle est tout-à-fait comparable en tant que telle (bien qu'à des niveaux de différenciation différents) à celle des Wintéracées, présente aussi par un sous-genre dans les Néotropiques et par un genre de niveau de sous-famille à Madagascar.

La connaissance des étapes aréologiques d'*Ascarina* depuis l'Aptien, notamment en Afrique Centrale, permet de soutenir avec force l'hypothèse de l'origine gondwanienne des Chloranthales, l'espèce malgache descendant d'une souche parfaitement autochtone.

La présence de pollens fossiles d'*Ascarina* datant de l'Oligocène (± 40 millions d'années) dans les carottages profonds effectués au niveau du 90e méridien entre l'Australie et Madagascar est aussi de grand intérêt. Cet endroit fut en effet une escale (alors émergée) au cours du Tertiaire entre l'Afrique et l'Australasie comme l'ont admis AXELROD et RAVEN (1978), mais dans le cas d'*Ascarina*, la présence de *Clavatipollenites* en Afrique Centrale à l'Aptien montre que selon toute probabilité, nous sommes ici, comme avec le *Takhtajania* au-delà de la notion d'escale oligocène, et sans nier cette dernière, en plein Crétacé Inférieur.

Hypothèse de phylogenèse

CRONQUIST (1981) classe les Chloranthacées à côté de l'ensemble très naturel Saururacées-Pipéracées, dans l'ordre des Pipérales, au sein des Magnoliides. Ces familles ont certainement quelque apparentement. Leurs pollens, de type anasulqué ou dérivé, ne sont pas essentiellement différents entre eux. *Saururus* est un type archaïque, à fleurs nues, hypogynes, polycarpiques, à inflorescence racémiforme monocotylédonoïde, tout à fait singulière. De ce type descendent les types saururacéens évolués à inflorescence pseudanthiale. J'ai tenté de démontrer ailleurs (1993) par référence au genre *Nymphaea* que la fleur magnoliide (celle du *Takhtajania* en est une) s'était constituée phylogénétiquement par transmutation globale d'une inflorescence de petites fleurs nues représentée aujourd'hui par le modèle *Houttuynia*, genre descendant du *Saururus*.

Si cette théorie nouvelle est acceptée et développée, la preuve sera apportée du rôle joué par les Pipérales et Chloranthales dans les phases initiales de l'évolution des Angiospermes. La référence aux Magnoliales périanthées comme extra-groupe, en cladistique, perdrait tout son sens.

III - LE CAS DE *COFFEA*

Les espèces de *Coffea* (Rubiacées) sont extrêmement nombreuses dans la Grande Ile et îles satallites : de l'ordre d'une quarantaine d'espèces sur environ 70 que compte le genre. Cette surbadondance d'espèces dans un genre se retrouve à Madagascar dans nombre de cas, et peut donc faire l'objet - sous réserve de bien définir tous les paramètres - d'une certaine généralisation en tant que phénomène.

Le sous-genre *Baracoffea*

Dès mes premiers travaux sur les Caféiers malgaches (LEROY, 1961) je fus frappé par l'existence d'une espèce particulière : *Coffea humbertii*, à fleur typique du genre,

mais de port buissonnant, caducifoliée, à inflorescence généralement uniflore, écalyculée, terminale, à développement sympodial. Par ailleurs, elle était propre aux forêts sèches du Sud-Ouest.

Une autre espèce, à développement sympodial, *Coffea grevei* Drake ex Chevalier, habitait les mêmes régions subarides un peu plus au Nord (Ambongo, Morondava). CHEVALIER (1938) l'avait rattachée à une section d'espèces considérées alors comme strictement asiatiques, définies par des fleurs à étamines et styles inclus, et à développement sympodial.

En 1961, je proposai de créer la section *Baracoffea* (*Coffea* du pays des Bara), section élevée au rang de sous-genre, pour y inclure *Coffea humbertii* , puis *C. grevei* (LEROY, 1980). Les deux espèces sont étroitement apparentées et reliées de très près à plusieurs autres de la même aire, l'ensemble constituant ce que j'ai appelé le « complexe du *C. grevei* ».

Jusqu'en 1982, je fus incapable de montrer quelque rapport que ce soit entre ce complexe et la multitude des autres espèces.

Baracoffea en Somalie-Kenya

En 1979, Diane BRIDSON, met en évidence l'existence au Kenya et en Somalie d'un *Coffea* singulier qui, successivement, avait été décrit par CHIOVENDA sous deux noms : *Paolia jasminoides*, genre supposé nouveau de Rubiacée (1916) et *Plectronia rhamnifolia* (1932) et sous le nom de *Canthium rhamnifolium* (Chiov.) Cufodontis (1965). Notre collègue anglaise le nomme *Coffea paolia* (1979) puis, tout-à-fait justement, *C. rhamnifolia* (Chiov.) Bridson (1983).

1982 : énigme résolue

En 1982 j'avais pu constater qu'il s'agissait d'un représentant africain du sous-genre *Baracoffea*, ce qui marquait une étape importante dans la connaissance des *Coffea.*

En effet, le *Baracoffea* malgache qui, par son isolement écologico- géographico-morphologique semblait phylogénétiquement inexpliquable, se trouvait soudainement rattaché à une lignée africaine, et en dehors de tout rapport direct avec les espèces asiatiques qui constituent une lignée à part (LEROY, 1980, 1981), le genre *Psilanthus* , issu aussi d'une souche africaine caractérisée par les étamines et le style inclus, mais lignée comportant deux branches : l'une africaine, monopodiale, la plus évoluée, l'autre africano-asiatique (jusqu'en Nouvelle-Guinée), sympodiale (comme le *Baracoffea*). Le genre *Coffea sensu stricto* devenait ainsi un genre endémique de l'aire africano-malgache. Le principe de cette classification a été adopté par les spécialistes des Rubiacées (BRIDSON & VERDCOURT, 1988).

Le complexe éco-biotique de part et d'autre du canal de Mozambique

Il est extrêmement remarquable que les milieux dans lesquels vivent les *Coffea* subg. *Baracoffea* , de part et d'autre du canal de Mozambique soient tout à fait comparables. En Afrique, *C. rhamnifolia* se trouve dans le « bush » subaride de la plaine côtière à l'Est du Lac Rodolphe, dans les formations à *Commiphora* (Burséracées) et *Acacia* (Mimosacées), où la moyenne pluviométrique est de 400 mm ; steppes arborées ou de type sahélien qui avoisinent l'Equateur, en bordure de l'Océan Indien (Domaine somalo-kenyan d'AUBREVILLE, 1975). L'espèce se rencontre en compagnie d'Euphorbiacées (*Euphorbia sp., Jatropha precox*), de *Sesamothamnus* (Pédaliacées). L'adaptation de la plante à son très sévère milieu est telle qu'on peut parler de « complexe éco-biotique ».

Or ce complexe se retrouve, presque identique, de l'autre côté du canal, *Coffea grevei* et ses satallites tenant la place du *C. rhamnifolia* , complètement isolés aussi dans un « bush » à *Commiphora*, parmi les Euphorbes aphylles, les *Dahlbergia* (Papilionacées) où la pluviosité descend à 300 mm, et où la durée de la saison sèche peut atteindre et dépasser 8-9 mois. Ce complexe se présente comme coupé en deux par le canal que j'ai qualifié, en 1982, de « faille biologique ».

Origine du Coffea subg. Baracoffea

D'après les géologues et paléogéographes, d'importants changements géoclimatiques se manifestèrent en Afrique à l'Oligo-Miocène, période active du volcanisme et de la formation du Rift en Afrique de l'Est. Il y eut régression rapide de la grande forêt dense humide et le milieu subaride s'installa des deux côtés du canal. On peut donc penser que c'est en rapport avec ces changement géo-climatiques qu'émerge le *Baracoffea* à feuilles caduques. C'est à la fin de cette époque, au Miocène, que par soudure des plaques africaine et asiatique, la Téthys est pour la première fois interrompue : le passage en Asie du *Psilanthus* pourrait être en rapport avec cet évènement. On a par ailleurs de nombreuses raisons de penser que le centre de diversification, peut-être même d'origine, du genre *Coffea* a été l'aire kenyane. Le *Baracoffea* , avec son mode de développement sympodial, semble bien être un survivant des ancêtres du *Coffea* subg. *Coffea* , ancêtres qui auraient été sympodiaux, hygrophiles, à feuilles persistantes, habitant la grande forêt tropicale au Paléocène. Le mode sympodial se retrouve chez *Psilanthus* subg. *Afrocoffea* , sous-genre africano-asiatique, et aussi, mais à l'état accidentel, chez *Psilanthus* subg. *Psilanthus*, sous-genre strictement africain. Chez les ancêtres du *Coffea* et du *Psilanthus* les fleurs devaient être longistylées, à étamines exsertes.

Le *Baracoffea* , moins spécialisé dans son développement que les autres espèces de *Coffea*, puisque les inflorescences y sont terminales, a su cependant s'adapter aux milieux xériques ; comme le *Psilanthus* en Asie, il a fait montre à Madagascar d'une certaine activité de spéciation.

Le genre *Coffea* subg. *Coffea*

Les espèces de ce sous-genre, plus ou moins bien caractérisées, sont foisonnnantes à Madagascar, et globablement forment un tout relativement homogène. Elles seraient en rapport étroit de parenté avec celles de l'Afrique orientale, thèse qui est évidente en ce qui concerne le sous-genre *Baracoffea* , mais aussi les autres espèces. On distingue cependant, dans une certaine mesure, des séries d'espèces. La présence de caféine a été mise en évidence chez certaines espèces de la série *Verae* A. Chev. comme : *C. lancifolia* A. Chev., à la différence des autres espèces malgaches.

Inversement, chez les espèces d'Afrique orientale, réputées produire de la caféine, on a établi (HAMON *et al.*, 1984 ; ANTHONY *et al.*, 1989) que deux d'entre elles, *C. pseudozanguebariae* et *C. salvatrix* en étaient respectivement dépourvues ou très peu productrices (cas aussi en Afrique du *Psilanthus*).

Ces discordances, sur le plan biochimique, ont été interprétées comme témoignant de quelques échanges à double sens, anciens déjà, entre les espèces, à travers le canal (ANTHONY, 1991). L'analyse en cours des chaînes métaboliques a permis d'aller plus avant. Notamment, on a mis en évidence l'existence de deux chaînes assez complexes : 1) les *Coffea* africains (mis à part *C. pseudozanguebariae* et *C. salvatrix*) offrent une chaîne qui aboutit à la synthèse de grosses quantités de caféine et d'acides chlorogéniques, 2) l'autre chaîne se caractérise par la production d'un complexe de composés divers (ANTHONY, 1991). D'après ANTHONY, « cette chaîne originale existe chez 6 des 7 espèces malgaches analysées dans le sous-genre *Coffea*, ainsi que chez *C. pseudozanguebariae* et *C. salvatrix* , et aussi chez les espèces du genre *Psilanthus* ». Comment se fait-il qu'on n'ait pas encore analysé le *Coffea* subg. *Baracoffea* sous cet angle?

CONCLUSIONS GENERALES

Le genre *Coffea*

La notion de transport à longue distance si souvent mise en avant pour expliquer en partie la genèse du peuplement phanérogamique de Madagascar ne reçoit ici aucun appui, puisque le genre s'est peut-être constitué dans l'aire kenyane dont Madagascar faisait partie, au sens large, au Paléocène. La considération du foisonnement des espèces du *Coffea* subg. *Coffea* par séries (8 d'après CHEVALIER), mais dans l'ensemble fort homogène, amène à émettre l'hypothèse que Madagascar aurait été peuplé à partir de quelques espèces, fondatrices de *Coffea* , peut-être 3 ou 4, datant des phases initiales de la radiation autour du berceau kenyan. Etant donné les changements géo- climatiques et biologiques qui sont intervenus au cours du Tertiaire, la très grande diversité des milieux s'est accentuée, et cela dans un sous-continent isolé (faisant partie du plateau des Mascareignes), permettant un développement exceptionnel, en « vase clos », de la spéciation à l'intérieur du genre *Coffea* (CHARRIER, 1978), y compris même (bien qu'à un faible degré) dans le sous-genre *Baracoffea* (originellement monospécifique à

Madagascar, selon toute probabilité). La totalité des espèces seraient donc des endémiques d'âge variable, souvent relativement récentes.

On peut trouver, mais dans une certaine mesure seulement, beaucoup de cas comparables : les *Erica* en Afrique du Sud, les Orchidées à Madagascar, les Composées à Madagascar, où presque toutes les espèces sont endémiques et relativement récentes, etc. et même, à un tout autre degré, les Protéacées en Afrique du Sud (après le démembrement gondwanien), etc.

Les genres *Takhtajania* et *Ascarina*

Il est sans doute d'une importance dont nous ne pouvons pas encore mesurer toute la portée, que *Takhtajania* (Magnoliales) et *Ascarina* (Chloranthales) subsistent à l'état vivant et spontané à Madagascar. Ce sont deux genres dont il est établi que la lignée existait à l'Aptien, par référence à deux preuves : la datation par des pollens fossiles, la présence actuelle d'un représentant. 1) Ils témoignent du rôle joué par Madagascar dans l'origine géographique et dans la phylogenèse initiale des Angiospermes au début du Crétacé. 2) Ils témoignent aussi de l'isolement actuel de taxons ancestraux à la suite de l'extinction à l'échelle du continent africain (prouvée par des fossiles) de tout autre représentant des familles (Wintéracées, Chloranthacées) auxquelles ils appartiennent. Ces genres confirment hautement l'immense appauvrissement africain au cours du Tertiaire (notamment Oligo-miocène ; les Wintéracées étaient encore représentées en Afrique du Sud au Miocène).

Grâce à la survivance de ces plantes (*Takhtajania* n'a cependant jamais été retrouvé depuis 1909) on détient peut-être l'une des clés pour l'élaboration, au cours du prochain siècle, d'une théorie générale de la genèse spatiale et temporelle des Plantes à fleurs.

Dans le « survol » sur la phytogéographie de Madagascar (LEROY,1978b) l'interprétation des trois recherches présentées ci-dessus ne pouvait être donnée.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANTHONY, F., M.N. CLIFFORD M. & NOIROT, 1989. La diversité biochimique dans les genres *Coffea* et *Psilanthus* . 13ème Colloque A.S.I.C., Paipa (Colombie) : 474-484.

ANTHONY, F., 1991. Les ressources génétiques des Caféiers : collecte, gestion d'un conservatoire et évolution de la diversité génétique. Thèse Univ. Paris-Sud Orsay.

ARMSTRONG, J.E. & T.K. WILSON, 1978. Floral morphology of *Horsfieldiana* (Myristicaceae). Am. J. Bot., 65 : 441-449.

AUBREVILLE, A., 1975. Essais sur l'origine et 'histoire des flores tropicales africaines. Application de la théorie des origines phylotopiques des Angiospermes tropicales. Adansonia, sér. 2, 15 : 31-56.

AXELROD, D.I. & P.H. RAVEN, 1978. Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa. Junk, The Hague : 77-130.

BARANOVA, M., 1972. Systematic anatomy of the leaf epidermis in the Magnoliaceae and some related families. Taxon, 21 : 447-469.

BRIDSON, D., 1979. The identity of Paolia (Rubiaceae). Kew Bull., 34 (2) : 376.

BRIDSON, D., 1983. On *Coffea rhamnifolia* D. Bridson. Kew Bull., 38 : 320.

BRIDSON, D. & B. VERDCOURT, 1988. Flora of Tropical East Africa, Part 2, *Coffea & Psilanthus* : 703-727.

BONGERS, J.M., 1973. - Epidermal leaf characters of the Winteraceae. Blumea, 21 : 381-411.

BURGER, W., 1977. - The Piperales and the monocots. Alternate hypotheses for the origin of monocotyledonous flowers. Bot. Rev., 43 : 345-393.

CAPURON, R., 1963. Présence d'un *Macadamia* (Protécaées) à Madagascar, ce qui porte à trois le nombre de genres de cette famille dans la Grande Ile (*Dilobeia, Faurea*). Adansonia, sér. 2, 3 (3) : 370-373.

CAPURON, R., 1963. Présence à Madagascar d'un nouveau représentant (*Bubbia perrieri* R. Capuron) de la famille des Wintéracées.

CHARRIER, A., 1978. La structure génétique des Caféiers spontanés de la région malgache (*Mascarocoffea*). Leurs relations avec les Caféiers d'origine africaine (*Eucoffea*). Mémoires ORSTOM, 87, 223 p.

CHEVALIER, A., 1938. Essai d'un groupement systématique des Caféiers sauvages de Madagascar et des îles Mascareignes. Rev. Int. Bot. Appl. : 825-843.

COETZEE, J.A. & J. MÜLLER, 1984. The phylogenetic significance of some extinct Gondwana Pollen Types from the Tertiary of the Southwestern Cape (South Africa). Ann. Missouri Bot. Gard., 71 : 1088-1099.

COUPER, R.A., 1958. British Mesozoic microspores and pollen grains, a systematic and stratigraphic study. Palaeontographica Abt. B. Palaeophytol., 103 : 75-179.

COUPER, R.A., 1960. New Zealand Mesozoic and Cainozoic plant microfossils. New Zeal. Geol. Surv. Palaontol. Bull., 32 : 1-87.

CRONQUIST, A., 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. Columbia Univ. Press, New York, 1262 p.

DEROIN, T. & J.-F. LEROY, 1993. Sur l'interprétation de la vascularisation ovarienne de *Takhtajania* (*Winteraceae*). C.R. Acad. Sc. Paris, 316 : 725-729.

DOYLE, J.A., C.L. HOTTON J.V. & WARD, 1990. Early Cretaceous tetrads zonasulcate pollen, and Winteraceae : Taxonomy, morphology and ultrastructure. Am. J. Bot., 77 : 1544-1557.

FRIIS, E.M., P.R. CRANE & K.R. PEDERSON, 1986. - Floral evidence for Cretaceous chloranthoid angiosperms. Nature, 320 : 163-164.

HAMON, S., F. ANTHONY & D. LE PIERRES, 1984. La variabilité génétique des caféiers spontanés de la section *Mozambicoffea* A. Chev. 1) Précisions sur deux espèces affines: *Coffea pseudozanguebariae* Bridson et *C. sp. A* Bridson. Bull. Mus. natn. Hist. nat. (Paris), 4e sér., 6, Section B, Adansonia, 2 : 207-223.

HUMBERT, H., 1959. Origines présumées et affinités de la flore de Madagascar. Mém. Inst. Sc. Mad., sér. B, Biol. Vég. : 149-188.

HUMBERT, H. & R. CAPURON, 1955. Découverte d'une Chloranthacée à Madagascar : *Ascarinopsis coursii* gen. nov., sp. nov. C.R. Acad. Sci. Paris, 240 : 28-30.

HUMBERT, H. & COURS-DARNE, 1965. Notice de la carte de Madagascar. Inst. Franç. Pondichéry, h.s., 6.

KOECHLIN, J., J.-L. GUILLAUMET & Ph. MORAT, 1974. Flore et végétation de Madagascar. Cramer, Paris, 687 p.

KUPRIANOVA, L.A., 1967. Palynological data for the history of the Chloranthaceae. Pollen & Spores, 9: 95-100.

LEROY, J.-F., 1961. Sur deux Caféiers remarquables de la forêt sèche du Sud-Ouest de Madagascar (*Coffea humbertii* J.-F. Leroy et *C. capuronii* J.-F. Leroy). C.R. Acad. Sci. Paris, 252 : 2285-2287.

LEROY, J.-F., 1977. A compound ovary with open carpels in Winteraceae (Magnoliales). Evolutionary implications. Science, 196 : 977-978.

LEROY, J.-F., 1978a. Une sous-famille monotypique de *Winteraceae* endémique à Madagascar : les *Takhtajanioideae* . Adansonia, sér. 2, 17 : 383-395 ; 1980. Nouvelles remarques sur le genre *Takhtajania* . Adansonia, sér. 2, 20 (1) : 9-20.

LEROY, J.-F., 1978b. Composition, Origin and Affinities of the madagascan vascular Flora. Annals of the Missouri Botanical Garden, 65, 2 : 535-589.

LEROY, J.-F., 1980. Les grandes lignées de Caféiers. 9e Coll. Inter. sur le Café, Londres, A.S.I.C. Paris, II : 473-477.

LEROY, J.-F., 1981. Les Caféiers du genre *Psilanthus* (*Rubiaceae*) en Afrique orientale et en Asie et îles du Pacifique. Adansonia, sér. 2, 3 : 251-258.

LEROY, J.-F., 1981. An unrecognized ancestral dicotyledon with a strobiloid flower is living to-day : *Hedyosmum* . XII Intern. Bot. Congress, Sydney, Abstr.: 136.

LEROY, J.-F., 1982. *In:* Précis de Botanique H. Gaussen, J.-F. Leroy & P. Ozenda, 2e éd., Masson, Paris, 524 p.

LEROY, J.-F., 1982. - L'origine kenyane du genre *Coffea* L. et la radiation des espèces à Madagascar. 10e Coll. Inter. sur le Café, Salvador: 413-420.

LEROY, J.-F., 1987. Chloranthoid angiosperms. Nature, 326 : 750.

LEROY, J.-F., 1993. Origine et Evolution des Plantes à fleurs. Les Nymphéas et le génie de la nature. Paris, Masson Ed., 544 p.

LEROY, J.-F. & J. JEREMIE, 1980. Sur la Chloranthacée de Madagascar *In:* J. Jeremie, Notes sur le genre *Ascarina* (*Chloranthaceae*) en Nouvelle-Calédonie et à Madagascar. Adansonia, sér. 2, 20 (3) : 273-285.

MEEUSE, A.D.J., 1972. Taxonomic affinities between Piperales and Polycarpicae and their implications in interpretative morphology. Adv. Pl. Morphol., : 3-27.

MÜLLER, J.; 1981. Fossil pollen records of extant Angiosperms. Bot. Rev., 47, 1 : 1-142.

PERRIER DE LA BATHIE, H., 1936. Biogéographie des plantes de Madagascar. Soc. Ed. Géol. Mar. et Col. Paris, 156 p.

TUCKER, S.C. & F.B. SAMPSON, 1979. The gynoecium of Winteraceous plants. Science (technical comments) 203 : 920-921.

VINK, W., 1978. The Winteraceae of the Old World III. Notes on the ovary of Takhtajania . Blumea 24: 521-525.

VINK, W., 1988. Exospermum links *Bubbia* to *Zygonynum* . Blumea, 31 : 39-55.

WALKER, J. W., G.J. BRENNER & WALKER, 1983. Winteraceae pollen in the Lower Cretaceous of Israël. Early evidence of a Magnolialean Angiosperm Family. Science, 220 : 1273-1275.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 73-83

MALAGASY/INDO-AUSTRALO-MALESIAN PHYTOGEOGRAPHIC CONNECTIONS

George E. SCHATZ

Missouri Botanical Garden, P.O. Box 299, St. Louis, Missouri, 63166-0299, U.S.A.

ABSTRACT.- Despite the continuous close proximity of Madagascar to Africa since its separation from the continent ca. 165 MYA, the Malagasy flora exhibits a remarkably high affinity with the Indo-autralo-malesian floras far to the east. Such phytogeographic connections are especially prevalent among eastern humid forest taxa, and represent both ancient vicariance that has resulted in relictual (Cretaceous) Gondwanan disjunctions, as well as continuous dispersal events across the Indian Ocean. Three major patterns of dispersal/vicariance modality can be identified: 1) Cretaceous dispersal to Madagascar with ensuing distributions from India (and/or South Africa) across Antarctica to South America and Australo-E. Malesia during the time of the initial radiation of the angiosperms; 2) Eocene-Oligocene (and continuing to the present) dispersal to Madagascar (and Africa) from Laurasia and W. Malesia via India (pre- and post-collision with Asia) along « Lemurian Stepping-stones » in the western Indian Ocean; and 3) continuous (and recent) long distance dispersal (LDD) to Madagascar as a function of the prevailing easterly winds and Indian Ocean currents.

KEY-WORDS.- Madagascar, Indo-Australo-Malesian, Phytogeography, Vicariance, Dispersal

RESUME.- Malgré la proximité de Madagascar et de l'Afrique depuis leur séparation, il y a quelques 165 millions d'années, la flore malgache montre une affinité remarquable avec celles de la région Indo-australo-malésienne très éloignée vers l'est. Ces relations phytogéographiques sont particulièrement fréquentes dans les taxons des forêts humides de l'est de Madagascar ; elles représentent d'une part une vicariance ancienne qui a entraîné des disjonctions reliques gondwaniennes (Crétacé) et d'autre part une série continue de dispersion à travers l'Océan Indien. Trois modèles principaux de dispersion/vicariance à Madagascar peuvent être distingués : 1) Au Crétacé une dispersion qui a entraîné des types de répartition qui s'étendent de l'Inde (et/ou l'Afrique du Sud) jusqu'à l'Amérique du Sud et le région australo-est-malesienne à travers l'Antarctique, pendant la période initiale de diversification des angiospermes ; 2) Pendant l'Eocène-Oligocène une dispersion encore actuelle et également africaine, de taxons Laurasiens et ouest Malésiens via l'Inde avant et après son entré en collision avec l'Asia par l'intermédiaire d'îles (« Lemurian Stepping-stones ») situées dans l'ouest de l'Océan Indien ; 3) Une dispersion à longue distance continue et plus récente due aux vents et aux courrants océaniques dominants de l'est.

MOTS-CLES.- Madagascar, Région Indo-australo-malésienne, Phytogéographie, Vicariance, Dispersion

INTRODUCTION

As a former piece of the African continent that has remained in close proximity throughout its evolutionary history, Madagascar would reasonably be expected to

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

possess a biota whose closest affinities are African. Recognition therefore of phytogeographic connections with floras far to the east has attracted the interest of botanists since the classic work of PERRIER DE LA BATHIE (1936). Subsequent workers have adopted and refined the characterization of floristic affinities by percentage generic overlap within arbitrarily delimited geographic units (« elements »), among which « Asian », « oriental », « paleotropical », and « austral » have been utilized to reflect the eastern affinities (HUMBERT, 1959; KOECHLIN *et al.*, 1972; DEJARDIN *et al.*, 1973). However, as LEROY (1978) correctly pointed out, such analyses of relationship depend upon taxonomic circumscription of genera rather than phylogenetic hypotheses, and fail to address process in historical biogeography. The distinction made by AUBREVILLE (1976) between « Australo-Papoue » as Gondwanan elements and « Asiatico-Malesienne » as Laurasian elements set the stage for a more explicit discussion of the historical patterns leading to modern-day relationships between the floras of Madagascar and Indo-australo-malesia. In that context, utilizing data from recent phylogenetic, paleobotanical, and paleogeographic studies, I would like to illuminate further what I believe to be the three major modes of dispersal/vicariance between Madagascar and lands to the east: 1) Cretaceous Gondwanan Relicts; 2) Eocene-Oligocene « Lemurian Stepping-stones »; and 3) Long Distance Dispersal (LDD).

CRETACEOUS GONDWANAN RELICTS

Paleomagnetic data from the western Indian Ocean has firmly established the paleogeographic history of Madagascar (RABINOWITZ *et al.*, 1983). Figure 1 depicts a schematic representation of Gondwanan land masses from the time Madagascar arrived at its current position 121 MYA until the separation of Greater India from Madagascar 88 MYA (STOREY *et al.*, 1995), by which time the break-up of virtually all of the individual Gondwanan land masses had begun. Throughout the period rifting was occurring both between Africa/South America and Greater India/Antarctica, although each pair remained within close proximity through the end of the Cretaceous/early Tertiary. By 80 MYA, direct land routes between New Zealand and New Caledonia and Antarctica/Australia had been severed (MILDENHALL, 1980); very slow rifting between Australia/New Guinea and Antarctica had also begun, but New Guinea did not emerge above sea level until the late Eocene at which time Gondwanan elements first entered (AXELROD & RAVEN, 1982). A dispersal pathway through Antarctica to South America remained possible until the close of the Eocene (RAVEN, 1979).

The time period spanned in Figure 1 is also contemporaneous with the initial radiation of the angiosperms. Insofar as Madagascar began to separate from Africa during the late Jurassic (165 MYA), it is probable that angiosperms were not present on the island during most of its slow rafting to its current position. Paleobotanical data from Madagascar at this critical time period are scant. Palynomorphs from mid-Cretaceous (middle Albian to late Cenomanian) samples near Antsiranana belong to the Gondwana microfloral Province, dominated by bisaccate gymnosperms and ferns, but are lacking angiosperms (HERNGREEN *et al.*, 1982). Another Cenomanian assemblage from Ankanotra is dominated by the conifer *Classopollis*; however, six different angiosperm pollen types are present. Despite the lack of late Cretaceous data, it is reasonable to assume that by the close of the Mesozoic, numerous angiosperm lines had established themselves in Madagascar via either direct land routes through India from the south, or by short distance dispersal across water gaps.

What neobotanical evidence therefore (as well as paleobotanical data from elsewhere in Gondwana) points to the presence of Cretaceous Gondwanan relicts in Madagascar? The break-up of Gondwana by the end of the Cretaceous would have resulted in vicariance in basal angiosperm lineages, and thus, relationships today would be manifest at higher taxonomic levels (VAN STEENIS, 1984). Modern distributions would be essentially austral and/or cool mesic (pre)montane: South America, extending northward along the Andes into Central America; Africa, especially cooler upland East Africa (with survival into the Miocene and then extinction in South Africa (COETZEE & MULLER, 1984)); Madagascar; and Australo-malesia east of Wallace's line, *i.e.*, Australia, New Caledonia, New Guinea, and New Zealand. The possiblity of « Noah's Ark » rafting on India, and therefore the presence of relicts on the granitic islands of the Seychelles and India/Sri Lanka, as well as then subsequent dispersal into W. Malesia must also be considered (a scenario rejected by RAVEN & AXELROD, 1974). Mid to late Cretaceous/early Tertiary floras from Antarctica, Australia and New Zealand (BIRKENMAJER & ZASTAWNIAK, 1989; BURGER, 1993; DETTMAN, 1989; DETTMAN & JARZEN, 1990; MILDENHALL, 1980) confirm the notion of a subhumid mesothermal climate across Antarctica, which supported a broad-leaved forest with numerous angiosperm pollen types. Space permits the discussion of only a few examples to illustrate the distribution patterns above:

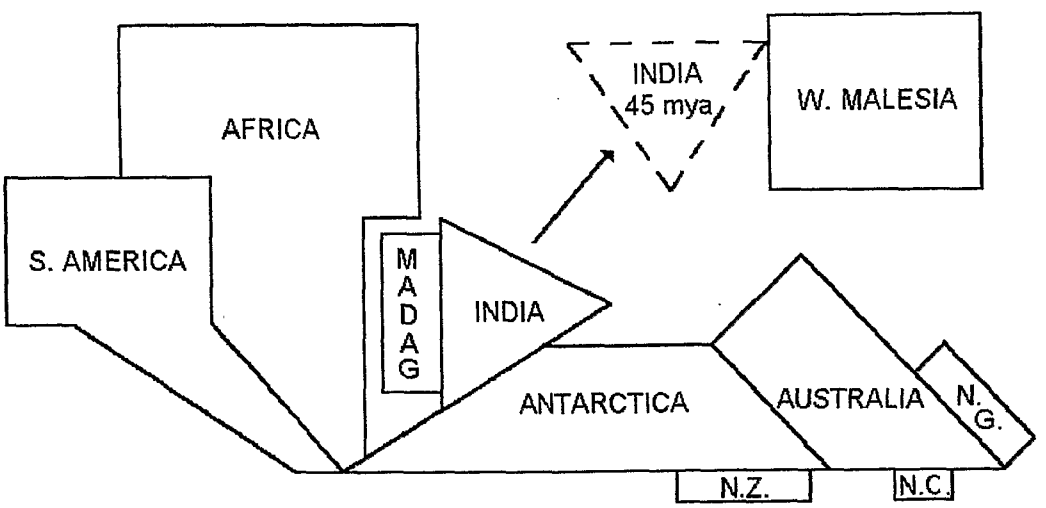


Fig. 1. Schematic representation of Gondwanan land masses during initial Cretaceous radiation of the angiosperms, between the time of arrival of Madagascar at its present position (121 MYA) and the time of separation of Greater India from Madagascar (88 MYA). Throughout the time period, rifting is occurring between both Africa/South America and Greater India/Antarctica, although each pair remains within close proximity at the end of the period. India is also shown (broken border) after collision with Asia (45 MYA), at which point a direct link with W. Malesia is established. Abreviations: MADAG = Madagascar; N.C. = New Caledonia; N.G. = New Guinea (submerged until late Eocene); N.Z. = New Zealand.

Proteaceae: The studies of JOHNSON and BRIGGS (1981) have revealed two independent relict lines of Proteaceae in Madagascar. Isolated dioecious *Dilobeia* (2

spp.), the sole member of subtribe Dilobeiinae appears to be sister to the subtribe Cenarrheninae consisting of two monotypic genera on Tasmania (*Agastachys* and *Cenarrhenes*), two genera endemic to New Caledonia (*Beaupreopsis* (1 sp.) and *Beauprea* (12 spp.; with fossil distribution in Australia and New Zealand)), and a more xeric taxon *Symphionema* (2 spp.) in N.S. Wales. From a base number of $x = 14$ for subfamily Proteoideae, chromosomal evolution indicates aneuploid reductions from *Cenarrhenes* ($x = 14$) to *Agastachys* ($x = 13$), *Beauprea* and *Beaupreopsis* ($x = 11$), and *Symphionema* ($x = 10$), as well as polyploidy in *Dilobeia* ($x = 24$).

Subtribe Hickbeachiinae of subfamily Grevilleoideae is comprised of *Malagasia* (1 sp.) in Madagascar, *Athertonia* (1 sp.) and *Hicksbeachia* (2 spp.) in N.E. Australia, *Virotia* with 6 spp. probably endemic to New Caledonia (plus 1 sp. doubtfully placed in the genus from Queensland), and *Heliciopsis* with 7 spp. restricted to W. Malesia. Relationships among the genera are not fully resolved, but if *Malagasia* is most closely related to *Heliciopsis* as suggested by JOHNSON and BRIGGS (1981), then one could propose rafting of the ancestors of *Heliciopsis* on India, dispersal into W. Malesia, and subsequent extinction in India.

Basal Apiales: Recent molecular systematic studies by PLUNKETT (1994, pers. comm.) and PLUNKETT *et al.* (1995) suggest a placement for the Malagasy endemic *Melanophylla* (8 spp.) at the base of the Apiales among the genera *Aralidium* (1 sp., W. Malesia), *Toricellia* (3 spp. E. Himalayas to W. China), and *Griselinia* (6 spp., New Zealand and Chile), all of which have been recognized at the family level. Whether they constitute a clade is still unresolved insofar as several shared indels (insertion/deletion events) within the *matK* chloroplast gene are plesiomorphic and also shared with outgroup Cornales. Nevertheless, *Melanophylla* may be closest to *Aralidium*, reflecting possible rafting on India for their common ancestor as well as for *Toricellia*, and, in addition, an austral dispersal for *Griselinia* [(first appearance in New Zealand in Miocene (MILDENHALL, 1980)], a scenario potentially analogous to the Hicksbeachiinae (Proteaceae).

Monimiaceae: The studies of LORENCE (1985) and PHILIPSON (1987) have shed light on the relationships of Malagasy region Monimiaceae. *Hortonia* (2 spp., Sri Lanka), *Peumus* (1 sp., Chile), *Palmeria* (14 spp., New Guinea (mostly), E. Sulawesi and Australia), and *Monimia* (3 spp., Mascarenes) appear to be the most primitive members of the family (although not necessarily forming a clade), suggesting rafting on Greater India for *Hortonia*, and extinction of the ancestors of *Monimia* in Africa/Madagascar given the ages of Mauritius (7.8 MY) and Réunion (2 - 3 MY). *Decarydendron* (3 spp.) and *Ephippiandra* (8 spp.) (both endemic to Madagascar) and *Tambourissa* (ca. 50 spp., Madagascar and Mascarenes) are members of tribe Hedycaryeae, which also includes in E. Malesia: *Hedycarya* (11 spp., New Caledonia (mostly), New Zealand, Australia to Fiji), *Kibaropsis* (1 sp., New Caledonia), and *Levieria* (9 spp., Queensland, New Guinea to Sulawesi), and in Africa: *Xymalos* (1-3 spp., from Sudan to S.Africa and E. Congo, disjunct on Mt. Cameroon and Bioko, occurring from 900 - 2700 m).

Hamamelidaceae: The distribution of subtribe Dicoryphinae mirrors that of the Hedycaryeae (Monimiaceae). Unique tetrasporangiate anthers that dehisce by a single valve per theca constitute a synapomorphy for *Trichocladus* (3-5 spp., mid-altitude E./S. Africa), Malagasy endemic *Dicoryphe* (13 spp.), and monotypic *Noahdendron*, *Neostrearia*, and *Ostrearia* in N.E. Australia (ENDRESS, 1989a,b). Similar univalvate anther dehiscence, albeit with a reduction to only one locule per theca is known in

Archamamelis from the Upper Cretaceous of Sweden (ENDRESS & FRIIS, 1991), as well as modern-day *Hamamelis*, indicating an early Laurasia/Gondwana split in the family.

Didymelaceae/*Schizocolpus*: Recent molecular data suggest that the affinities of the Malagasy endemic *Didymeles* (Didymelaceae) are with the Buxaceae (M. CHASE, pers. comm.). Distinctive, unique pollen (3-zonocolporate, with 2-orate, operculate colpi and a reticulate, columellate tectum with spinulose muri) has permitted unequivocal identification of the fossil pollen *Schizocolpus marlinensis* as Didymelaceae. *Schizocolpus* is known from the Paleocene to Oligocene along the now-submerged Ninety East Ridge (KEMP & HARRIS, 1977), the Paleocene to lower Eocene of New Zealand (MILDENHALL, 1980) and the middle Eocene Gippsland Basin of Australia (STOVER & PARTRIDGE, 1973), indicating a formerly much larger late Cretaceous/early Tertiary distribution.

Additional probable or possible late Cretaceous/early Tertiary Gondwanan Relicts in Madagascar (or the Mascarenes): *Podocarpus* (Podocarpaceae); *Ascarina* (Chloranthaceae); *Takhtajania* (Winteraceae); some Annonaceae (however not an austral dispersal, but rather an early southern Laurasian/N. Tethys dispersal and/or rafting on India); Myristicaceae; *Cinnamosma* (Canellaceae); *Beilschmiedia*, *Cryptocarya* (Lauraceae); *Ilex* (Aquifoliaceae); *Syzygium/Eugenia* (Myrtaceae); *Pittosporum* (Pittosporaceae); *Weinmannia* (Cunoniaceae); *Elaeocarpus/Sloanea* (Elaeocarpaceae); *Brexia* (basal Celastrales); *Lilaeopsis* (Apiaceae); *Protium* (?) (Burseraceae) and other basal Sapindales, *i.e.*, Rutaceae/Sapindaceae (*Cossinia* (?) (Sapindaceae) - 1 sp. Mauritius, 3 spp. New Caledonia); *Kaliphora* (?) (Kaliphoraceae); some Menispermaceae (?) (*Burasaia*, *Spirospermum*, *Strychnopsis*); some Clusiaceae (?) (*Garcinia*, *Symphonia*, with *Montrouziera* in New Caledonia); *Arthropodium* (Liliaceae); *Cohnia* (?) (Agavaceae) - 1 sp. Mauritius, 2 spp. New Caledonia; Arecaceae: Borasseae (*Borassodendron* rafting on India?); *Beccariophoenix*, *Voanioala* (Butiinae); *Ravenea* (Ceroxyloideae); *Orania* (Oraninae); Iguanurinae (?) (27 genera mainly E. Malesia; absent in Madagascar, *Dictyosperma* (Mauritius), *Bentinckia* (S. India)); Oncospermatinae (*Oncosperma* - Sri Lanka to W. Malesia; absent in Madagascar, 5 genera endemic to Seychelles, 2 to Mascarenes); *Pandanus* (?) (Pandanaceae); some bamboos (?).

EOCENE-OLIGOCENE « LEMURIAN STEPPING-STONES »

Calling attention to a distributional pattern that included (Africa)/Madagascar, the Seychelles, (India)/Sri Lanka and W. Malesia, VAN STEENIS (1962), in his now infamous paper on the land-bridge theory, asserted that « there must have been an isthmian connection between Madagascar and Ceylon over the Seychelles-Comores bank » operating during the middle to upper Cretaceous, which he named "Lemuria". Modern understanding of the geological history of the Indian Ocean refutes both the timing and existence of such a direct land route (MCKENZIE & SCLATER, 1973), but the distributional pattern nevertheless still stands, and for some taxa also includes China, Japan, and E. Malesia. Such a pattern often involves closely-related species in, and around the periphery of, the Indian Ocean and Africa. As India assumed its current position from the early Eocene onward, global sea levels were dropping, with a marked regression at the Rupellian/Chattian boundary during the Oligocene, *i.e.*, ca. 30 MYA (HAQ *et al.*, 1988). At that time, significant portions of the Chagos/Laccadive Plateau and the contiguous (at that time) Mascarene Plateau (including the Seychelles Bank,

which encompasses over 50,000 km^2 now at an average depth of 75 m) could have been emergent, and served as stepping-stones for dispersal of essentially Laurasian (mesic) elements between Laurasia/W. Malesia and Africa/Madagascar via India/Sri Lanka as depicted in Figure 2. As such a dispersal track coincides with the « Lemuria » land-bridge of van Steenis, I propose that it be named the « Lemurian Stepping-stones ». Xeric affinities between Madagascar and India (*e.g.*, *Commiphora* (Burseraceae), *Delonix* (Fabaceae), *Moringa* (Moringaceae)) are best explained by overland migration through N.E. Africa/Arabian Peninsula, and do not provide additional support for the « Lemuria land-bridge » as WILD (1965) suggested. Although the stepping-stone pathway may only have begun operating during the Eocene, there is no reason to believe that it has not remained active to the present day (Madagascar to Seychelles - 1,000 km; Seychelles to India - 2,600 km), or that migration has not also occurred in an eastward direction [(*e.g.*, *Brexia* (Brexiaceae), *Grisollea* (Icacinaceae)].

Alangium* and *Anacolosa: Paleochorological analysis of *Alangium* (Alangiaceae) and *Anacolosa* (Olacaceae) (KRUTZSCH, 1989), both originally Laurasian elements that are now restricted to Africa/Madagascar/Asia s.l., supports the stepping-stone hypothesis. Pollen of *Anacolosidites* (= *Anacolosa*) and *Alangium* first appear in India in the upper Eocene, although the former is now absent there. With regard to *Anacolosa* in Madagascar, the two species differ markedly: *A. pervilleana* is a deciduous small-leaved, small-fruited species in the dry west, whereas *A. casearioides* is an evergreen, large-leaved, large-fruited species in humid sublittoral forests along the northeast coast. Insofar as *Anacolosidites* is known from the Miocene of east Africa, it is possible the two Malagasy species arrived by different routes. The pollen study of *Alangium* by REITSMA (1970) suggests a close relationship of dioecious Malagasy *A. grisolleoides* with *A. barbatum* in India, and reveals that African *A. chinense* possesses a distinct and possibly more advanced pollen than the rest of *A. chinense*, suggesting divergence after an early (Eocene-Oligocene) arrival in Africa. The presence of *A. salvifolium* in the Comores on Mayotte (3.65 - 5.4 MY) and Moheli (1.5 MY) must be a more recent dispersal.

***Canarium denticulatum* Group**: The revision of *Canarium* (Burseraceae) by LEENHOUTS (1959) identifies a group of related species (« denticulatum Group ») that include: endemic species on the Andamans (*C. manii*), Sri Lanka (*C. zeylanicum*), Mauritius (*C. paniculatum*), as well as *C. madagascariense* in Madagascar and E. Africa (further taxonomic work is needed in Madagascar to delimit additional species within highly variable « madagascariense »), and *C. schweinfurthii* in C. and W. Africa. A combination of both primitive and advanced features in *C. schweinfurthii* suggest long isolation from the rest of the group. On 7.8 MY Mauritius, *C. paniculatum* probably represents a recent dispersal from Madagascar.

***Dillenia* Amplexicaul Group**: The revision of *Dillenia* (Dilleniaceae) by HOOGLAND (1952) recognizes a basic division within the genus on the basis of the presence/absence of an amplexicaul petiolar wing. Both *D. triquetra*, present in Madagascar and Sri Lanka, and *D. ferruginea*, endemic to the Seychelles, possess the winged petiole. Shared distribution of *D. triquetra* between Madagascar and Sri Lanka implies a more recent dispersal.

The Western Species of *Nepenthes*: Paleochorological analysis reveals that *Nepenthes* was originally a Laurasian element surviving in Europe into the lower Miocene, at the same time as it arrived in Borneo (KRUTZSCH, 1989). The small seeds of *Nepenthes* are undoubtedly easily dispersed, and one could envision long distance dispersal from Malesia to Madagascar. Nevertheless, SCHMID-HOLLINGER (1979) has

suggested that the Western Indian Ocean species of *Nepenthes* (*N. distillatoria* - Sri Lanka; *N. pervillei* - Seychelles; *N. madagascariensis* and *N. masoalensis* - Madagascar) form a closely-related group, implying a single initial dispersal event from Malesia.

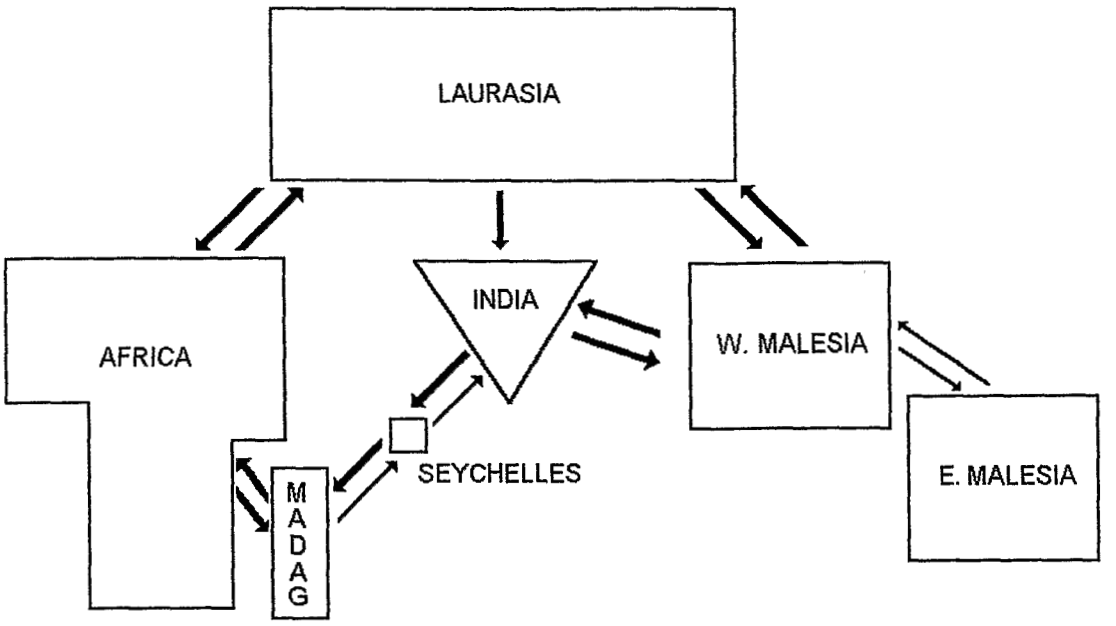


Fig. 2. Schematic representation of migration pathways active during Eocene/Oligocene after India has attained close proximity to Asia, through to post-collision (and continuing to present), a period during which sea-levels were dropping. Mesic Laurasian and W. Malesian elements enter Madagascar/Africa via India and « Lemurian Stepping-stones » in the W. Indian Ocean (emergent portions of the Chagos/Laccadive Plateau and Mascarene Plateau including the Seychelles). Xeric elements are exchanged between N.E. Africa/Arabian Peninsula and Laurasia/India and may disperse to dry western Madagascar. Thickness of arrow represents probability of dispersal.

Additional possible examples of « Lemurian Stepping-stones » dispersal: *Anisophyllea* (Anisophylleaceae); *Fernandoa* (Bignoniaceae); some Clusiaceae (?) - *Calophyllum*; some Euphorbiaceae (?) - *Claoxylon*, *Macaranga*; *Homalium*, *Scolopia* (Flacourtiaceae); *Hugonia* (Hugoniaceae); *Foetidia* (Lecythidaceae); *Leea* (Leeaceae); *Medinilla*, *Memecylon* (Melastomataceae); *Turraea* (Meliaceae); *Streblus* (Moraceae); *Ardisia* (Myrsinaceae); *Paropsia* (Passifloraceae); *Gaertnera*, *Ixora*, *Psychotria*, *Pyrostria* (Rubiaceae).

LONG DISTANCE DISPERSAL (LDD)

The difference between stepping-stone dispersal and long distance dispersal (LDD) is only a matter of distance, which is just one of the factors contributing to probability of dispersal; the former might also be described as short to medium distance dispersal. Any

dispersal across a fragmented space is rendered more probable when a taxon possesses an added degree of vagility (small, resistant, aerodynamic, or buoyant disseminules), and/or time. That dispersal over especially long distances has occurred is undeniably proven by the many Asian taxa that have reached the Hawaiian Islands in recent history, a distance of 8,000 km. As RAVEN (1979) noted, the distance from Australia to Madagascar is only about 2/3 (5,400 km) of that from Asia to Hawaii, and both source and target have existed for an extremely long time. Prevailing easterly winds and ocean currents in the Indian Ocean further increase the probability for LDD from Malesia to the western Indian Ocean (RENVOISE, 1979). Accepting the fact that LDD is potentially continuously occurring, implies that it has undoubtedly occurred recently, as is witnessed by dispersal to the young volcanic Mascarenes [(*e.g.*, a phyllodic *Acacia* of certain Australian affinity (BELL & EVANS, 1978, who nevertheless conclude a former land connection between Australia and Mauritius)].

Despite extrinsic directional forces, LDD is often stochastic in nature, and more often that not results in a highly imbalanced distribution. Two widespread species of *Barringtonia* (Lecythidaceae) are among a long list of mangrove and littoral species (the Indo-Pacific strand flora) to have reached Madagascar by ocean dispersal. Nevertheless, the distributions of *B. asiatica* and *B. racemosa* in the western Indian Ocean contain a random component: *B. asiatica* is present on Mauritius, but not on Réunion, and has failed to reach the E. African coast; *B. racemosa* has reached the E. African coast, but is not present in the Mascarenes; both are present in the Seychelles (PAYENS, 1967). To some extent the distributions reflect differing ecological preferences (*B. asiatica* on sand just above the tide line; *B. racemosa* in estuarine habitat), but there is also a stochastic element. *Strongylodon* (Fabaceae) includes a widespread species, *S. lucidus*, that has reached Hawaii and Tahiti (HUANG, 1991). In the western Indian Ocean, *S. lucidus* is present only on Réunion, although Madagascar also harbors a distinct section Craveniae with two species, indicative of an earlier dispersal event. Additional examples of imbalanced distributions include: *Gluta* (Anacardiaceae) - 1 sp. Madagascar, 28 spp. Malesia; *Hibbertia* (Dilleniaceae) - 1 (variable) sp. Madagascar, > 100 spp. Malesia, centered in Australia; *Keraudrenia* (Sterculiaceae) - 1 sp. Madagascar, 8 spp. Australia.

CONCLUSIONS

As disjunct outliers of the current Indo-australo-malesian flora, those Malagasy humid forest species whose affinities lie far to the east possess especially high information content, and therefore increased conservation value (VANE-WRIGHT *et al.*, 1991). Barring the discovery of fossil evidence of former distribution (COETZEE & MULLER, 1984), extant taxa provide our only means of constructing historical biogeographic hypotheses. From a phylogenetic standpoint, relict taxa constitute long basal branches critical for understanding both ingroup, and broader, higher level outgroup relationships. Extinctions of outlying taxa have greater biogeographic (and possibly evolutionary) consequences than extinctions of core-area taxa, although, of course, neither is desirable. Just as the Malagasy language and customs continue to reveal the S.E Asian origin of the Malagasy people, let us hope that the Malagasy flora will also retain its far eastern character.

ACKNOWLEDGEMENTS

I wish to dedicate this paper to Professor Hugh H. Iltis, who fostered my interest in phytogeography. I thank A. Le Thomas for translating the abstract, P.P. Lowry II for many stimulating discussions, and the people of Madagascar for welcoming vazaha scientists with such open arms. Work in Madagascar was carried out through collaborative agreements with the Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza and the Département de Recherches Forestières et Piscicoles, FOFIFA. I am grateful to the Government of Madagascar (Direction des Eaux et Forêts) and the Association National pour la Protection des Aires Protégées for courtesies extended, and to the John D. and Catherine T. MacArthur Foundation and the Liz Claiborne and Art Ortenberg Foundation for financial support of activities in Madagascar. This research was conducted while holding NSF grant DEB-9024749.

REFERENCES

AUBREVILLE, A., 1976. Madagascar au sein de la Pangée. Adansonia, sér. 2, 15: 295-305.

AXELROD, D.I. & P.H. RAVEN, 1982. Paleobiogeography and origin of the New Guinea flora. *In*: J.L. Gressit (ed.), Biogeography and Ecology of New Guinea. pp. 919-941. W. Junk, The Hague.

BELL, E.A. & C.S. EVANS, 1978. Biochemical evidence of a former link between Australia and the Mascarene Islands. Nature, 273: 295-296.

BIRKENMAJER, K. & E. ZASTAWNIAK, 1989. Late Cretaceous-Early Tertiary floras of King George Island, West Antarctica: their stratigraphic distribution and palaeoclimatic significance. *In*: J.A. Crame (ed.), Origins and Evolution of the Antarctic Biota. pp. 227-240. Geol. Soc. Special Publ., 47, London.

BURGER, D., 1993. Early and middle Cretaceous angiosperm pollen grains from Australia. Rev. Palaeobot. Palynol., 73: 183-234.

COETZEE, J.A. & J. MULLER, 1984. The phytogeographic significance of some extinct Gondwana pollen types from the Tertiary of the southwestern Cape (South Africa). Ann. Missouri Bot. Gard., 71: 1088-1099.

DEJARDIN, J., J.-L. GUILLAUMET & G. MANGENOT, 1973. Contribution à la connaissance de l'élément non endémique de la flore malgache (végétaux vasculaires). Candollea, 28: 325-391.

DETTMAN, M.E., 1989. Antarctica: Cretaceous cradle of austral temperate rainforests? *In*: Crame, J.A. (ed.), Origins and Evolution of the Antarctic Biota. pp.89-105, Geol. Soc. Special. Publ., 47, London.

DETTMAN, M.E. & D.M. JARZEN, 1990. The Antarctic/Australian rift valley: Late Cretaceous cradle of northeastern Australasian relicts? Rev. Palaeobot. Palynol., 65: 131-144.

ENDRESS, P.K., 1989a. Aspects of evolutionary differentiation of the Hamamelidaceae and the lower Hamamelididae. Pl. Syst. Evol., 162: 193-211.

ENDRESS, P.K., 1989c. Phylogenetic relationships in Hamamelidoideae. *In*: Crane, P.R. & S. Blackmore (eds.), Evolution, Systematics and Fossil History of the Hamamelidae. Vol. 1. Introduction and « Lower » Hamamelidae. pp. 227-248. Systematics Association Special Volume No. 40A. Clarendon Press, Oxford.

ENDRESS, P.K. & E.M. FRIIS, 1991. *Archamamelis*: hamamelidalean flowers from the Upper Creataceous of Sweden. Pl. Syst. Evol., 175: 101-114.

HAQ, B.U., J. HARDENBOL & P.R. VAIL, 1988. Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and eustatic cycles. *In*: C.K. Wilgus, B.S. Hastings, H. Posamentier, J.V. Wagoner, C.A. Ross and C.G.StC. Kendall (eds.), Sea-level changes: an integrated approach. pp. 71-108. Special Publ. 42, Soc. Econ. Paleont. Mineral., Tulsa, Oklahoma.

HERNGREEN, G.F.W., A. RANDRIANASOLO & J.W. VERBEEK, 1982. Micropaleontology of Albian to Dania strata in Madagascar. Micropaleontology, 28: 97-109.

HOOGLAND, R.D., 1952. A revision of the genus *Dillenia*. Blumea, 7: 1-145.

HUANG, S.-F., 1991. *Strongylodon* (Leguminosae-Erythrinae), a revision of the genus. Wageningen Agric. U. papers: 90-8.

HUMBERT, H., 1959. Origines presumées et affinités de la flore de Madagascar. Mém. Inst. Sci. Madagascar, sér. B, 9: 149-187.

JOHNSON, L.A.S. & B.G. BRIGGS, 1981. Three old southern families: Myrtaceae, Proteaceae, and Restionaceae. *In*: A. Keast (ed.), Ecological Biogeography of Australia. pp. 427-469, W. Junk, The Hague.

KEMP, E.M. & W.K. HARRIS, 1975. The vegetation of Tertiary islands on the Ninety East Ridge. Nature, 258: 303-307.

KOECHLIN, J., J.-L. GUILLAUMET & P. MORAT, 1972. Flore et Végétation de Madagascar. J. Cramer, Berlin. 687p.

KRUTZSCH, W., 1989. Paleogeography and historical phytogeography (paleochorology) in the Neophyticum. Pl. Syst. Evol., 162: 5-61.

LEENHOUTS, P.W., 1959. Revision of the Burseraceae of the Malaysia area in a wider sense. Blumea, 9: 275-475.

LEROY, J.-F., 1978. Composition, origin, and affinities of the Madagascan vascular flora. Ann. Missouri Bot. Gard., 65: 535-589.

LORENCE, D.H., 1985. A monograph of the Monimiaceae (Laurales) in the Malagasy Region (Southwest Indian Ocean). Ann. Missouri Bot. Gard., 72: 1-165.

MCKENZIE, D.P. & J.C. SCLATER, 1973. The evolution of the Indian Ocean. Sci. American, 228(5): 63-72.

MILDENHALL, D.C., 1980. New Zealand Late Cretaceous and Cenozoic plant biogeography: a contribution. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., 31: 197-233.

PAYENS, J.P.D.W., 1967. A monograph of the genus *Barringtonia* (Lecythidaceae). Blumea, 15: 157-263.

PERRIER DE LA BATHIE, H., 1936. Biogéographie des Plantes de Madagascar. Société d'Editions, Géographiques, Maritimes et Coloniales, Paris.

PHILIPSON, W.R., 1987. A classification of the Monimiaceae. Nordic J. Bot., 7: 25-29.

PLUNKETT, G.M., 1994. A molecular-cladistic approach to the « family-pair dilemma » in Apiales and Cyperales. Ph.D. Dissertation. Washington State University, Pullman, Washington, 173 pp.

PLUNKETT, G.M., D.E. SOLTIS & P.S. SOLTIS, 1995. Higher level relationships involving Apiales (Apiaceae and Araliaceae) based on phylogenetic analysis of rbcL sequences. Amer J. Bot. (in press).

RABINOWITZ, P.D., M.F. COFFIN & D. FALVEY, 1983. The separation of Madagascar and Africa. Science, 220: 67-69.

RAVEN, P.H., 1979. Plate tectonics and Southern Hemisphere biogeography. *In*: K. Larsen (ed.), Tropical Botany. pp. 1-24. Academic Press, London.

RAVEN, P.H. & D.I. AXELROD, 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. Ann. Missouri Bot. Gard., 61: 539-673.

REITSMA, T., 1970. Pollen morphology of the Alangiaceae. Rev. Palaeobot. Palynol., 10: 249-332.

RENVOISE, S.A., 1979. The origins of Indian Ocean island floras. *In*: D. Bramwell (ed.), Plants and Islands. pp. 107-129. Academic Press, London.

SCHMID-HOLLINGER, R, 1979. *Nepenthes*-Studien V. Die Kannenformen der westlichen *Nepenthes*-Arten. Bot. Jahrb. Syst., 100: 379-405.

STEENIS, C.G.G.J. van, 1962. The land-bridge theory in botany. Blumea, 11: 235-372.

STEENIS, C.G.G.J. van, 1984. Plant geography of east Malesia. Bot. J. Linn. Soc., 79: 97-178.

STOREY, M., J.J. MAHONEY, A.D. SAUNDERS, R.A. DUNCAN, S.P. KELLEY, & M.F. COFFIN, 1995. Timing of hot spot-related volcanism and the breakup of Madagascar and India. Science, 267: 852-855.

STOVER, L.E. & A.D. PARTRIDGE, 1973. Tertiary and Late Cretaceous spores and pollen from the Gippsland Basin, Southeastern Australia. Proc. R. Soc. Vict., 85: 237-286.

VANE-WRIGHT, R.I., C.J. HUMPHRIES & P.H. WILLIAMS, 1991. What to protect? - Systematics and the agony of choice. Biol. Conservation, 55: 235-254.

WILD, H., 1965. Additional evidence for the Africa-Madagascar-India-Ceylon land-bridge theory with special reference to the genera *Anisopappus* and *Commiphora*. Webbia, 19: 497-505.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 85-94

GEOGRAPHIC RELATIONSHIPS OF MALAGASY ANNONACEAE

Annick LE THOMAS [1] & James A. DOYLE [2]

[1] *Laboratoire de Phytomorphologie EPHE, Museum national d'Histoire naturelle, 16 rue Buffon, F-75005 Paris,* FRANCE

[2] *Section of Evolution and Ecology, University of California, Davis, CA 95616,* U.S.A.

ABSTRACT.- The pantropical family Annonaceae (130 genera) is relatively poorly represented in Madagascar, with only nine genera. A cladistic analysis of the principal genera or groups of Annonaceae, using 78 macro- and micro-morphological characters, allows the Malagasy taxa to be placed in major lines of the family. It confirms the primitive character of the one endemic genus, *Ambavia*, which is near the base of the family and belongs to a small clade with other members in South America, Africa, and Asia, suggesting an early origin when exchanges between Laurasia and Gondwana were still easy (Early Cretaceous?). *Isolona* (Africa, Madagascar) and *Annona* (Africa, America), which are nested among other African-American groups, may be derived from a radiation in Africa and South America when the South Atlantic was narrower (Late Cretaceous?). The Asian-Malagasy *Polyalthia* group is nested among American « malmeoids, » suggesting an African-South American origin followed by dispersal to Madagascar and then Asia, perhaps by way of India (Early Tertiary?). *Artabotrys*, *Uvaria*, and *Monanthotaxis*, African-Asian genera related to African-South American taxa, and the only pantropical genus, *Xylopia*, linked with *Cananga* (Asia) and *Neostenanthera* (Africa), may have had a similar history.

KEY-WORDS.- Annonaceae, angiosperms, phylogeny, biogeography, Madagascar

RESUME.- La représentation de la famille pantropicale des Annonaceae (130 genres) est relativement faible à Madagascar, avec seulement 9 genres. Une analyse cladistique des principaux genres ou groupes d'Annonaceae, utilisant 78 caractères macro et micromorphologiques, permet de situer les taxons malgaches dans les grandes lignées de la famille. Elle confirme le caractère primitif du seul genre endémique, *Ambavia*, qui est proche de la base de la famille et appartient à un petit clade dont les autres membres se trouvent en Amérique, en Afrique et en Asie, suggérant une origine ancienne quand les échanges entre la Laurasie et le Gondwana étaient encore faciles (Crétacé inférieur?). *Isolona* (afro-malgache) et *Annona* (afro-américain), qui sont entourés d'autres groupes afro-américains, seraient dérivés d'une radiation en Afrique et en Amérique du Sud lorsque l'Atlantique Sud était plus étroit (Crétacé supérieur?). Le groupe asiatico-malgache du genre *Polyalthia* se situe parmi les « Malmeoïdes » américains, impliquant une origine afro-américaine suivie d'une dispersion de l'Afrique en Asie, peut-être par l'intermédiaire de l'Inde (Tertiaire inférieur?). *Artabotrys*, *Uvaria* et *Monanthotaxis*, genres afro-asiatiques apparentés à des taxons afro-américains, et le seul genre pantropical, *Xylopia*, lié à *Cananga* (Asie) et à *Neostenanthera* (Afrique), pourraient avoir une histoire comparable.

MOTS-CLES.- Annonaceae, Angiospermes, phylogénie, biogéographie, Madagascar

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

INTRODUCTION

Annonaceae are the most diverse family of primitive angiosperms, with about 130 genera and 2500 species. Except for two related North American genera (*Asimina* and *Deeringothamnus*), the family is entirely tropical and characterized by a high level of continental generic endemism. Most of the nine genera recognized in Madagascar also occur in Africa and/or Asia, such as *Polyalthia*, *Artabotrys*, *Isolona*, *Uvaria*, and *Monanthotaxis*, which are widely distributed in the various forest types of the island, and the introduced Asian genus *Cananga* (ylang-ylang). *Xylopia*, represented by about 25 species, is the only pantropical genus in the family, whereas the one species of *Annona* establishes an African-American connection. The only endemic genus is *Ambavia*, which includes two species of trees or shrubs in the eastern forest (LE THOMAS, 1972).

There has long been little agreement on classification of the Annonaceae, especially at higher taxonomic levels. Since the 1970s, palynological studies have led to important progress. Based on a study of the entire family, using light and scanning electron microscopy, WALKER (1971) proposed an informal classification, in which he postulated that the *Malmea* tribe, which has monosulcate pollen with columellar exine structure, is most primitive. From this group he derived several evolutionary trends, particularly two independent lines making up the *Fusaea* and *Annona* subfamilies, both of which have pollen in tetrads, but which differ in exine structure. Despite the diversity of the family in Asia, he placed its origin in tropical America because of the greater number of lines in that region, including the putatively primitive *Malmea* tribe.

Subsequent ultrastructural studies by LE THOMAS and LUGARDON (1974), emphasizing the African genera, revealed that the many pollen types described by WALKER (1971) as « microtectate » actually have granular exine structure. Based on comparisons with other Magnoliidae and with gymnosperms, they interpreted monosulcate pollen with granular structure as most primitive. The concentration of granular monosulcates in Africa led LE THOMAS (1980/81) to propose that the family originated in the African-South American region, which constituted one province (Northern Gondwana) in the Cretaceous.

To test these hypotheses, we undertook a cladistic (parsimony) analysis of the Annonaceae, using 11 pollen characters and 68 other macro- and micro-morphological characters, and including other Magnoliales as outgroups. Our first analysis (DOYLE & LE THOMAS, 1994) emphasized the importance of pollen characters for phylogeny of the family and confirmed the main conclusions of WALKER (1971) and LE THOMAS (1980/81) on pollen evolution, especially the view that the primitive pollen type is granular and monosulcate, as in the basal genus *Anaxagorea*, and tetrads are derived. A more recent study, in which we added the African genera *Mkilua* and *Afroguatteria*, led to similar results, but with some changes in the relationships among major clades (DOYLE & LE THOMAS, 1995), most notably that the main tetrad groups represent one line rather than two.

In LE THOMAS and DOYLE (1995), we presented a scenario for the geographic history of Annonaceae, based on a comparison of the results of our first analysis with the geographic distributions of the genera studied. We hypothesized that the basal split into *Anaxagorea* and the rest of the family occurred at a time when exchanges between Laurasia and Gondwana were still easy (Early Cretaceous). *Anaxagorea*, as the only genus found in both Asia and the American tropics, would the sole descendant of a Laurasian line, which more recently migrated from Central America into South America.

Since the basal lineages in the rest of the family are African and/or South American, they would be derived from a Gondwanan line. This line radiated in Africa and South America during the Late Cretaceous, when the South Atlantic was still narrow enough to permit exchange of taxa. In the Early Tertiary, as the Tethys became narrower, several Gondwanan groups dispersed into Asia and Australia.

In the present study, we evaluate the phytogeographic relationships of Malagasy Annonaceae by concentrating on those characters that determine their position in the general phylogenetic scheme and the geographic distributions of related groups.

MATERIALS AND METHODS

This analysis is based on our most recent data set (DOYLE & LE THOMAS, 1995). It includes 42 taxa of Annonaceae, which represent a global sampling of groups for which exine structure is known, and 79 characters, 51 binary and 28 multistate. Character definitions and the data matrix were published in DOYLE and LE THOMAS (1994, 1995). Trees were constructed using the program PAUP (SWOFFORD, 1990). Characters supporting the various clades were studied with MacClade (MADDISON & MADDISON, 1992), which allows one to visualize the evolution of characters on a previously defined tree and to assess their importance in the recognition of groups.

RESULTS

Our analysis yielded 60 most parsimonious trees of 418 steps. These represent two « islands » of 36 and 24 trees each, which differ primarily in whether the groups between *Polyalthia stuhlmannii* and *Annickia* (including most of the « malmeoids » with columellar monosulcate pollen) constitute a monophyletic group (island 1) or a paraphyletic series of lines (island 2) (DOYLE & LE THOMAS, 1995). For simplicity, our discussion of the Malagasy genera will concentrate on island 2, illustrated in figure 1. Phytogeographic implications of the other island are essentially identical.

The three basal lines consist of *Anaxagorea*, three genera called the ambavioids, and *Greenwayodendron*. In contrast to our first analysis (DOYLE & LE THOMAS, 1994), *Artabotrys* and the groups with columellar tetrads no longer split off near the base of the tree, just above the ambavioids, but are directly associated with the columellar-sulcate « malmeoids, » with the African genus *Annickia* acting as a link. The xylopioids (with granular tetrads) and the uvarioids no longer constitute a separate line but rather a derived group within the annonoid clade in a new, extended sense. This implies that, in this case, granular structure is derived (a reversal), as are the single pollen grains of most uvarioids. The groups with columellar tetrads now consist of two lines, one being the *Annona* group, the other including all the other genera, which we call the asiminoids.

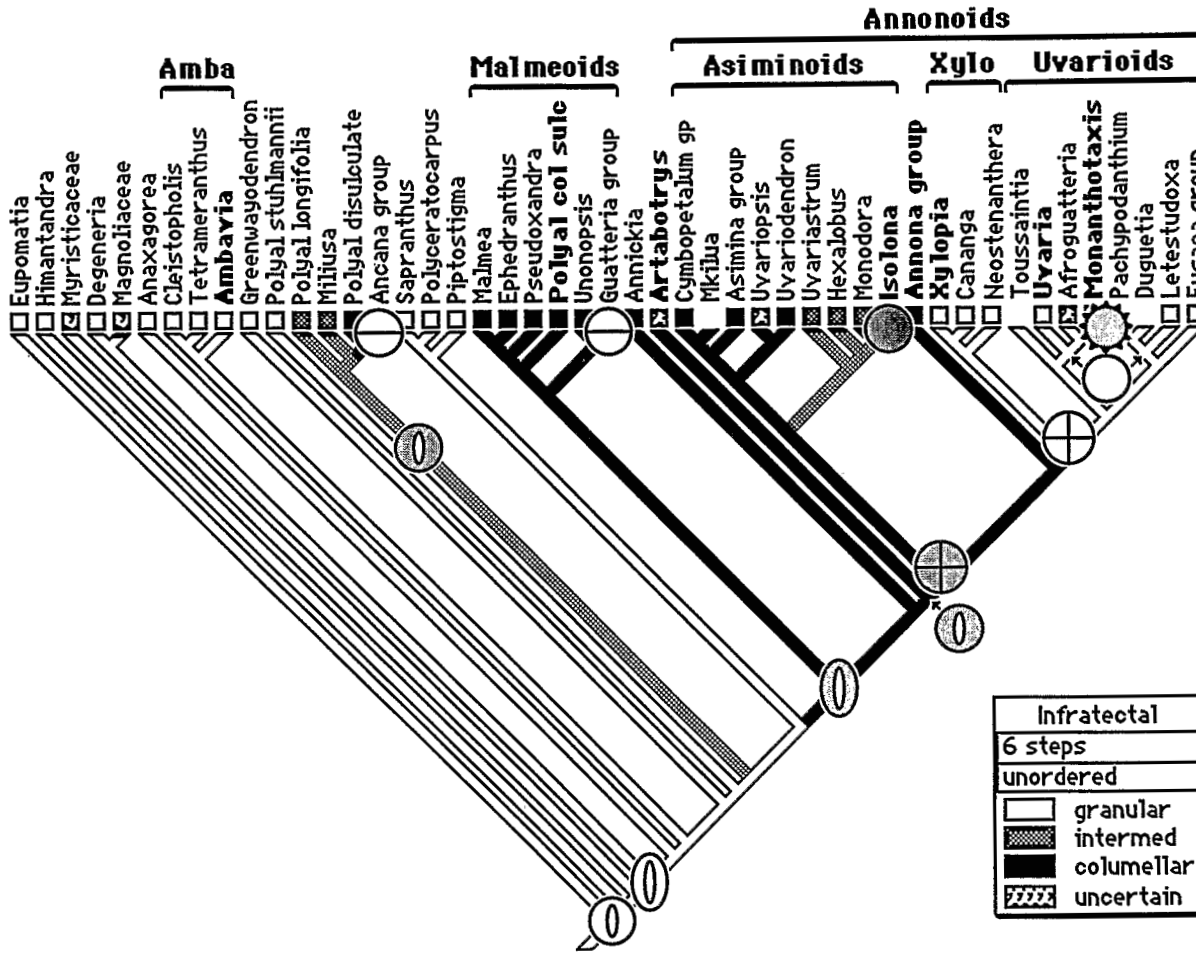


Fig. 1. Representative most parsimonious cladogram of Annonaceae and related Magnoliales (island 2), showing the distribution of the infratectal structure character, with sketches of the principal pollen types.

DISCUSSION

Ambavia

The near-basal position of this endemic Malagasy genus (LE THOMAS, 1972) is supported both by pollen characters - monosulcate with granular exine structure, nexine consisting of one or two lamellar foliations, as in *Anaxagorea* - and by several primitive macro-morphological features. The stamens are not laminar, as they are in *Anaxagorea* and other Magnoliales, but the connective is still prolonged, rather than peltate as in most other Annonaceae. The endosperm ruminations are thick and irregular, also like

those of *Anaxagorea* and other families of Magnoliales, whereas above the ambavioids they become spiniform. Another primitive character state is the sessile stigma, although this reappears as a reversal in the annonoids.

In the ambavioid clade, *Ambavia* is linked with *Cleistopholis* (Africa) and *Tetrameranthus* (South America), which share the same unusual chromosome number of n = 7 (MORAWETZ & LE THOMAS, 1988), as does the Asian genus *Mezzettia*. *Mezzettia* was not included in our analysis because of lack of pollen ultrastructural data, but it has several non-palynological features that suggest it also belongs here (two ovules, three integuments, thick ruminations). Each of these small genera has specializations that are rare or unknown elsewhere in the family (monosulcate pollen with reduced proximal exine in *Ambavia*, tetramerous flowers and spiral phyllotaxy in *Tetrameranthus*, reduced inner petals in *Cleistopholis*, one carpel in *Mezzettia*). The highly disjunct distribution of the four ambavioid genera, each endemic to one tropical region, suggests a very ancient origin, a view expressed for *Ambavia* by DEROIN and LE THOMAS (1989). It is possible that their disjunction dates from the same period as the split into *Anaxagorea* (Asia, America) and the rest of the family (Early Cretaceous?) (LE THOMAS & DOYLE, 1995), and that *Mezzettia* is an ancient Laurasian line, like *Anaxagorea*. However, because of the presence of ambavioids in Africa and Madagascar, we cannot rule out an African-South American radiation followed by dispersal of the ancestors of *Mezzettia* to Asia, as postulated for the following groups.

Polyalthia

This genus, which is particularly diverse in Asia, includes about 150 species, 18 of which occur in Madagascar (SCHATZ & LE THOMAS, 1990). Our results imply that *Polyalthia* is highly polyphyletic. Most of the Malagasy species, which are clearly related to the Malesian *Polyalthia hypoleuca* complex (ROGSTAD & LE THOMAS, 1989), have columellar monosulcate pollen grains that distinguish them from the other groups of *Polyalthia* (including *Greenwayodendron*) and associate them with the main group of « malmeoids, » which are basically American. They also resemble related « malmeoids » and differ from most or all other *Polyalthia* groups in their leaf venation (straight secondary veins, reticulate tertiaries), concave receptacle apex, and glass-like endosperm (VAN SETTEN & KOEK-NOORMAN, 1992).

The relationship of the columellar-sulcate *Polyalthia* group with the « malmeoids » suggests that it originated in Africa-South America during the inferred Late Cretaceous radiation of the bulk of the family (LE THOMAS & DOYLE, 1995) and dispersed first to Madagascar, then to Asia, perhaps carried by the northward movement of India. This hypothesis implies that ancestors of the Malagasy *Polyalthia* group formerly existed in Africa but went extinct, like several taxa known from the Tertiary of South Africa but now restricted to Madagascar (COETZEE & MULLER, 1984).

Artabotrys

This large African-Asian genus, with about 100 species, is remarkable for its lianescent habit and leaf-opposed inflorescences, with the axis modified into a flattened hook for climbing. In Madagascar, *Artabotrys* is represented by only six species

(CAVACO & KERAUDREN, 1958). According to our analysis, it serves as a link between the « malmeoid » groups with columellar-sulcate pollen and the huge annonoid clade (*Annona* group, asiminoids, xylopioids, uvarioids), which has round, inaperturate pollen, originally in tetrads. It is more primitive than the annonoids in having single (monad) pollen, with a vestigial sulcus and no reduction of the proximal exine, but it is linked with them in having round rather than boat-shaped monads. This connection is strengthened by multiple foliations in the basal exine layer and lamelliform endosperm ruminations, both synapomorphies that appear at this point on the cladogram.

Isolona

This genus, represented by some 20 species in Africa and five species endemic to Madagascar (CAVACO & KERAUDREN, 1958), is remarkable for its unilocular, parasyncarpous gynoecium, a synapomorphy with the African genus *Monodora*. Fused petals associate these two genera with *Hexalobus*, and the three are linked with *Uvariastrum* by intermediate infratectal structure (LE THOMAS, 1980/81) and a rib-like raphe (VAN SETTEN & KOEK-NOORMAN, 1992). *Hexalobus* and *Uvariastrum* are also African. Spreading petals, numerous ovules, and a thick fruit wall place the whole group in the asiminoids. Unlike other asiminoids, *Isolona* has single pollen grains rather than tetrads. Its position among the asiminoids implies that this feature is a reversal; interestingly, its monads resemble the grains making up the tetrads in having a reduced proximal exine. Based on the distribution of its relatives, *Isolona* is most likely of African origin.

Annona

This genus, which is particularly rich in America, where it is represented by about 100 species, includes a single species in Madagascar, *Annona senegalensis*, also found in Africa (LE THOMAS, 1969). In our present analysis, the *Annona* group (including segregate genera that may be derived subgroups of *Annona*: SCHATZ & LE THOMAS, 1993) forms an separate line within the annonoids, associated with this clade based primarily on its inaperturate tetrads with reduced proximal exine. Like the asiminoids, *Annona* retains the basic reticulate exine of the annonoids, with columellar infratectal structure and a thickened outer nexine foliation.

Xylopia

Xylopia, the only pantropical genus of Annonaceae, includes about 150 species, of which about 25 occur in Madagascar (CAVACO & KERAUDREN, 1958). The xylopioid clade is united by elongate petals, peltate-apiculate stamen connective, and pollen characters - loose tetrads with a continuous tectum, granular infratectal structure, and a thick but non-foliated basal layer. Other xylopioids include *Neostenanthera* (Africa) and *Cananga* (Asia, introduced in Madagascar). *Xylopia* is linked with *Cananga* by its low vessel density, inflorescences of axillary cymes, concave receptacle apex, numerous ovules, and loss of idioblasts in the nucellus. With its pantropical distribution and the

distributions of its relatives, *Xylopia* shows equally strong links with both Africa and Asia.

Uvaria

This large African-Asian lianescent genus is well represented in Madagascar, with about 15 species (CAVACO & KERAUDREN, 1958). It belongs to one of the two subgroups of the uvarioid clade, which are united by imbricate, spreading petals and a rudimentary aril. Synapomorphies of the primarily African line that includes *Uvaria* are lianescent habit, sessile stigma, and numerous ovules (secondarily reduced in *Afroguatteria*). *Uvaria* is linked with *Afroguatteria* and *Monanthotaxis* by pollen characters, namely monads with granular infratectal structure and no proximal exine reduction, plus presence of oil cells in the endosperm. *Uvaria* appears to be another member of an originally African group that extended into Asia.

FRIES (1959) used the character of imbricate vs. valvate petal estivation to divide most of the Annonaceae into two tribes, Uvarieae and Unoneae, and he considered the former more primitive. In contrast, our results indicate that valvate petals are primitive in Annonaceae, and imbricate petals are not homologous in all the groups where they occur, but rather originate independently in six lines. The largest of these lines is the uvarioid clade recognized here, but other « Uvarieae » belong among the « malmeoids » (*Malmea*, *Pseudoxandra*, *Ephedranthus*, *Guatteria*) and in other clades (*Sapranthus*, *Asimina*).

Monanthotaxis

As circumscribed by VERDCOURT (1971), this genus of African-Malagasy lianas includes *Enneastemon* and plants previously confused with the Asian genus *Popowia*. We treated *Monanthotaxis* as part of the *Monanthotaxis* group, together with *Exellia* and *Gilbertiella* (Africa) and *Friesodielsia* (Africa, Asia). This is a highly specialized group that our analysis places in the same uvarioid liana group as *Uvaria*, despite the fact that it lacks many basic uvarioid features (including imbricate petals), apparently as a result of reversal. It is linked with other uvarioids by the African genus *Afroguatteria*, with which it shares small, round, inaperturate monad pollen and exarillate seeds, but its exine is more advanced in that the tectum is reduced to small spines rooted in the granular layer (a convergence with the uvarioid pseudosyncarp *Pachypodanthium*: LE THOMAS *et al.*, 1994). With relatives in both Africa and Asia, the phytogeographic relationships of *Monanthotaxis* are comparable to those of *Uvaria*, suggesting that it had a similar history.

CONCLUSIONS

These observations suggest that the Annonaceae of Madagascar include examples of all three main stages in the geographic history of the family hypothesized by LE THOMAS and DOYLE (1995). This may be illustrated by reference to figure 2 (modified

from LE THOMAS & DOYLE, 1995), in which geographic distribution is treated as an unordered multistate character and plotted *a posteriori* on the tree obtained from analysis of morphological characters.

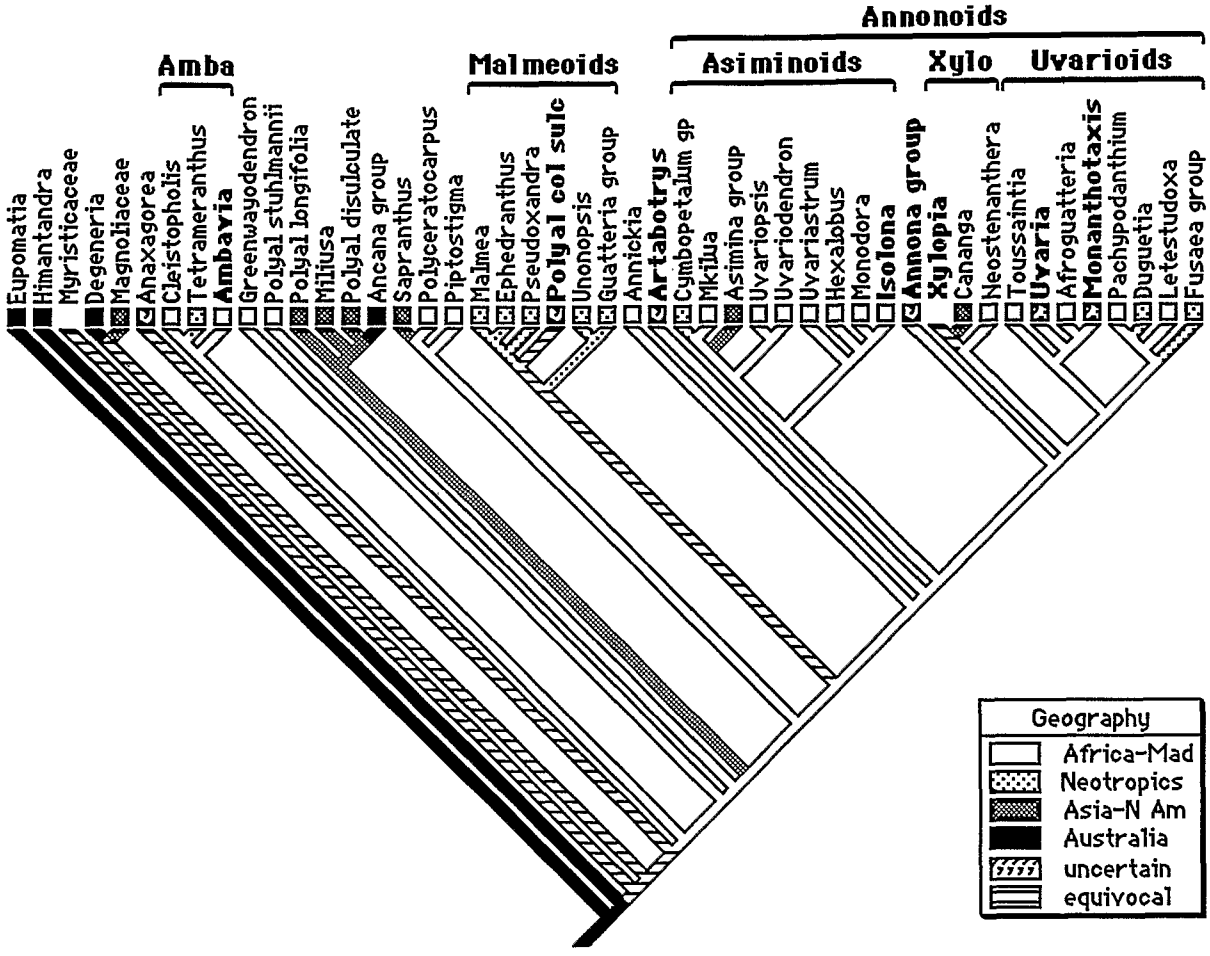


Fig. 2. Geographic distribution of Annonaceae and other Magnoliales treated as an unordered multistate character and plotted on the cladogram shown in Fig. 1, derived from morphological characters. Taxa found in more than one region are scored as having either of two states (*Anaxagorea*: 1/2; *Annona* group: 0/1; *Artabotrys*, *Monanthotaxis* group, columellar-sulcate *Polyalthia* group, *Uvaria*: 0/2) or unknown (pantropical genus *Xylopia*).

Ambavia, one of four highly disjunct genera that make up the near-basal ambavioid clade, represents the earliest stage in radiation of the family, possibly at a time (Early Cretaceous?) when Laurasia and Gondwana were still close enough together for exchange of taxa, as proposed for the basal split into *Anaxagorea* and the rest of the family.

Annona senegalensis and *Isolona* belong to otherwise African and/or South American groups that may have originated during a subsequent phase (Late Cretaceous?) when Africa and South America were separated from other continents but the South Atlantic was still relatively narrow.

Finally, the columellar-sulcate *Polyalthia* group, which also occurs in tropical Asia but belongs to a predominantly South American clade, may represent a phase (Early Tertiary?) when groups that originated in Africa-South America dispersed to Eurasia as the Tethys began to close, perhaps in some cases as « passengers » on India during its northward movement. The pantropical genus *Xylopia* may have had a similar history. Relationships of the African-Asian genera *Artabotrys*, *Uvaria*, and *Monanthotaxis* also suggest dispersal from Africa to Asia, but there is no indication that they ever occurred in South America. It is notable that all the groups found in both Africa and Asia also occur in Madagascar, which may support the hypothesis that Madagascar formed part of their dispersal route to Asia, although it could also reflect simply a higher capacity for long distance dispersal.

ACKNOWLEDGEMENTS

We wish to thank the Ecole Pratique des Hautes Etudes for financial support and George Schatz (Missouri Botanical Garden) for stimulating discussions.

REFERENCES

CAVACO, A. & M. KERAUDREN, 1958. Annonacées. *In*: H. Humbert (ed.), Flore de Madagascar et des Comores, 78e famille. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

COETZEE, J.A. & J. MULLER, 1984. The phytogeographic significance of some extinct Gondwana pollen types from the Tertiary of the southwestern Cape (South Africa). Ann. Missouri Bot. Gard., 71: 1088-1099.

DEROIN, T. & A. LE THOMAS, 1989. Sur la systématique et les potentialités évolutives des Annonacées: cas d'*Ambavia gerrardii* (Baill.) Le Thomas, espèce endémique de Madagascar. C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. 3, 309: 647-652.

DOYLE, J.A. & A. LE THOMAS, 1994. Cladistic analysis and pollen evolution in Annonaceae. Acta Bot. Gallica, 141: 149-170.

DOYLE, J.A. & A. LE THOMAS, 1995. Evolution of pollen characters and relationships of African Annonaceae: implications of a cladistic analysis. *In*: A. Le Thomas & E. Roche (eds.), 2e Symposium de Palynologie Africaine, Tervuren, Belgium. CIFEG, Publ. Occas. Orléans, 31: 241-254.

FRIES, R.E., 1959. Annonaceae. *In*: H.Melchior (ed.), Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Zweite Auflage, 17aII. pp. 1-171. Duncker & Humblot, Berlin.

LE THOMAS, A., 1969. Mise au point sur deux *Annona* africains. Adansonia, 9: 95-103.

LE THOMAS, A., 1972. Le genre *Ambavia* à Madagascar (Annonacées). Adansonia, sér. 2, 12: 155-157.

LE THOMAS, A., 1980/81. Ultrastructural characters of the pollen grains of African Annonaceae and their significance for the phylogeny of primitive angiosperms. Pollen & Spores, 22: 267-342, 23: 5-36.

LE THOMAS, A. & J.A. DOYLE, 1995. Implications d'une analyse cladistique dans l'histoire géographique des Annonaceae: famille d'Angiospermes primitives. Phytogéographie Tropicale: Réalités et Perspectives. Colloq. Sémin. O.R.S.T.O.M.

LE THOMAS, A. & B. LUGARDON, 1974. Quelques types de structure grenue dans l'ectexine de pollens simples d'Annonacées. C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D, 278: 1187-1190.

LE THOMAS, A., B. LUGARDON & J.A. DOYLE, 1994. Pollen ultrastructure and relationships of *Fusaea* (Baillon) Safford and *Duguetia* A. Saint-Hilaire (Annonaceae). Rev. Palaeobot. Palynol., 83: 55-64.

MADDISON, W.P. & D.R. MADDISON, 1992. MacClade: Analysis of Phylogeny and Character Evolution, Version 3. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.

MORAWETZ, W. & A. LE THOMAS, 1988. Karyology and systematics of the genus *Ambavia* and other *Annonaceae* from Madagascar. Pl. Syst. Evol., 158: 155-160.

ROGSTAD, S.H. & A. LE THOMAS, 1989. Pollen characters of the *Polyalthia hypoleuca* complex (*Annonaceae*): their significance in establishing monophyly and candidate outgroups. Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Adansonia, 11: 257-278.

SCHATZ, G.E. & A. LE THOMAS, 1990. The genus *Polyalthia* Blume (*Annonaceae*) in Madagascar. Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Adansonia, 12: 113-130.

SCHATZ, G.E. & A. LE THOMAS, 1993. Annonaceae: a primitive dicot family with an ancient center in Africa-South America. *In*: P.Goldblatt (ed.), Biological Relationships between Africa and South America. pp. 86-104. Yale Univ. Press, New Haven.

SWOFFORD, D.L. 1990. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Version 3.0. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.

VAN SETTEN, A.K. & J. KOEK-NOORMAN, 1992. Fruits and seeds of Annonaceae. Morphology and its significance for classification and identification. Studies in Annonaceae XVII. Biblioth. Bot., 142: 1-101.

VERDCOURT, B., 1969. The status of the genus *Polyalthia* Blume (Annonaceae) in Africa. Adansonia, 9: 87-94.

VERDCOURT, B., 1971. Notes on East African *Annonaceae*. Kew Bull., 25: 1-34.

WALKER, J.W., 1971. Pollen morphology, phytogeography, and phylogeny of the Annonaceae. Contr. Gray Herb., 202: 1-131.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 95-108

BIOGEOGRAPHIE, ENDEMISME ET ORIGINE DES LEGUMINOSAE-PAPILIONOIDEAE DE MADAGASCAR

Jean-Noël LABAT

Laboratoire de Phanérogamie, M.N.H.N., 16 rue Buffon, 75005 PARIS, FRANCE

ABSTRACT.- The Leguminosae-Papilonideae of Madagascar are characterised by high levels of endemic genera (especially archaic genera) and species, suggesting that Madagascar is a centre (or at least a part of a centre) of origin for the oldest tribes such as Sophoreae, Millettieae and Indigofereae. The Island is not only a modern refugium for ancient groups, but is also an important primary centre of diversification. Recent geological information, and the biogeographic patterns of the modern Papilonoideae, support the hypothesis that exchange between floras, throughout the last 60 M.a., albeit intermittently, took place between Africa and Madagascar. Simultaneously, the isolation of Madagascar would have been sufficient to allow for a strong diversification at both generic and specific levels.

KEY-WORDS.- Biogeography, Endemism, Migration routes, Leguminosae-Papilionoideae, Madagascar

RESUME.- Les Leguminosae-Papilionoideae de Madagascar sont caractérisées par des taux d'endémisme élevés des genres, surtout archaïques, et des espèces qui suggèrent que Madagascar est un centre d'origine ou une partie de ce centre pour des tribus anciennes comme les Sophoreae, les Millettieae et les Indigofereae. L'Ile constitue également aujourd'hui un refuge d'anciens groupes mais aussi un centre important et primaire de diversification. Les données géologiques récentes et la biogéographie des Papilionoideae actuelles permettent d'émettre l'hypothèse que des échanges de flores, certainement ponctuels mais tout au long de ces dernières 60 M.a., auraient eu lieu entre l'Afrique et Madagascar. Simultanément, l'insularité de Madagascar aurait été suffisante pour permettre une forte diversification générique et spécifique

MOTS-CLES.- Biogéographie, Endémisme, Voies de migration, Leguminosae-Papilionoideae, Madagascar.

INTRODUCTION

Avec plus de 600 espèces, les Leguminosae représentent une des plus importantes familles de Phanérogames de Madagascar, comme les Rubiaceae, les Orchidaceae et les Poaceae. C'est également une famille d'un grand intérêt écologique puisqu'elle comprend de nombreuses espèces dominantes et structurantes de plusieurs types de végétation, en particulier des forêts et fourrés tropicaux caducifoliés. Elle est présente dans toute l'Ile et dans tous les types de milieux, des plus secs aux plus humides, du bord de mer au sommet des montagnes. La sous-famille des Papilionoideae est la plus diversifiée. Les travaux antérieurs (voir LABAT & RAKOUTH, 1991 pour l'historique) et la révision que nous achevons avec D.J. DU PUY sur l'ensemble de la sous-famille (à part le genre *Dalbergia* étudié par BOSSER & RABEVOHITRA), montre qu'elle est formée de

In: W.R. LOURENÇO (éd)
Editions de l'ORSTOM, Paris

457 espèces ou taxons infraspécifiques (réunis sous le nom d'espèces par la suite, pour simplification) dont 64 sont des introductions anthropiques récentes (Tab. I).

Tableau I : Nombre de tribus, de genres et d'espèces de Papilionoideae de Madagascar (entre parenthèses les effectifs de la sous-famille dans le monde).

	TRIBUS	GENRES	ESPECES
NATIF	13	64	396
INTRODUIT	0	13	61
TOTAL	13	77	457
(EFFECTIF MONDIAL DE LA FAMILLE)	(31)	(440)	(11300)

La sous-famille des Papilionoideae est cosmopolite et compte 11300 espèces réparties en 440 genres regroupés en 31 tribus. Sur les 77 genres présents à Madagascar, 64 sont natifs de l'Ile et 13 ne sont présents que par des espèces introduites plus ou moins récemment par l'homme, volontairement ou non, et en particulier pour leur importance économique. Etant donné la pauvreté de matériel de réference pour les Comores, seuls les taxons malgaches seront considérés dans cet article.

L'origine et l'histoire des Papilionoideae de Madagascar sont étudiés à partir des données taxonomiques et phytogéographiques des genres malgaches en fonction des connaissances actuelles. Le programme de recherches engagé avec D.J. DU PUY sur les centres d'endémisme et de diversité de la flore malgache et basé sur un systéme d'information géographique et la base de données SONNERAT du Laboratoire de Phanérogamie devrait nous permettre ultérieurement de mieux expliquer les distributions actuelles des espèces en les mettant en relation avec les grands facteurs écologiques (altitude, climat, géologie et pédologie) et en considérant les données phylogénétiques disponibles.

CHOROLOGIE

La figure 1 résume et présente les spectres chorologiques des genres et des espèces de Papilionoideae de Madagascar. Les genres cosmopolites et d'origines tempérées sont rares : *Sophora* n'est présent qu'avec deux espèces côtières de large distribution et *Trifolium* avec une seule espèce montagnarde endémique. Les éléments pantropicaux mais aussi paléotropicaux et africains sont très importants, surtout en comparaison avec l'élément oriental (asiatico-malgache), composé uniquement de *Leptodesmia* et *Strogylodon*. Si l'endémisme générique est considéré comme un indice de l'origine et du statut d'une famille de plantes dans une région donnée, les 17% de genres endémiques à Madagascar suggèrent que cette sous-famille y est très ancienne; d'autant que ces genres sont, comme nous le verrons, anciens et archaïques.

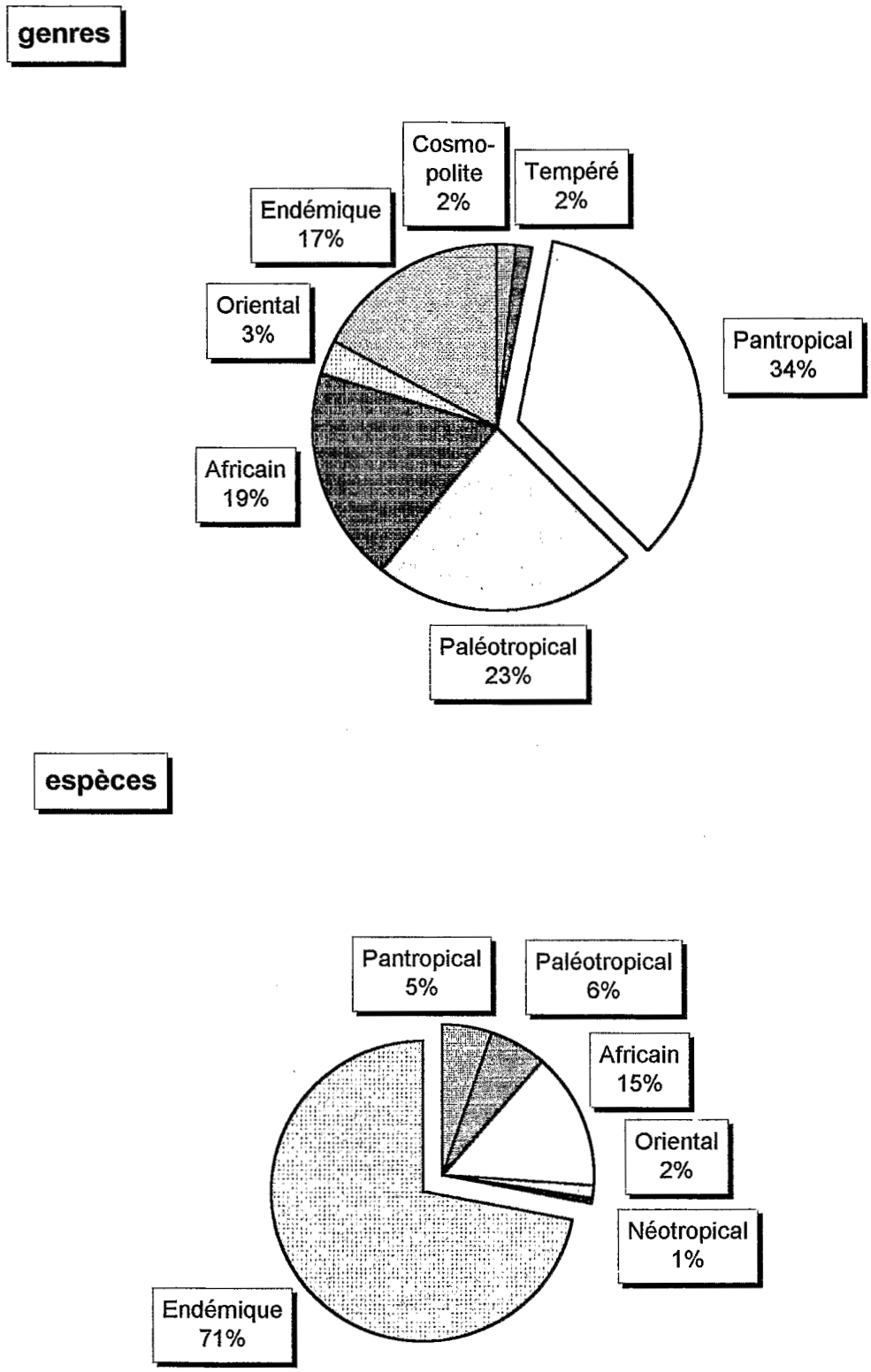


Fig. 1. Chorologie des genres (A) et des espèces (B) natifs de Madagascar.

Tableau II : Comparaison du nombre de genres endémiques dans différentes régions du globe.

	MADAGASCAR	AFRIQUE TROPICALE	AMERIQUE TROPICALE	MEXIQUE
nombre de genres endémiques	11	34	97	1

La comparaison du nombre de genres endémiques dans d'autres continents (Tab. II) montre que l'endémisme est moins élevé qu'en Afrique qui a été proposé comme continent d'origine des Leguminosae (RAVEN & POLHILL, 1981). En Amérique Tropicale, connue pour sa diversité très élevée chez les Phanérogames, il est particulièrement important, alors qu'au Mexique où 1134 espèces de Papilionoideae ont été recensées, dont 55% d'endémiques, il n'existe qu'un seul genre endémique (SOUSA & DELGADO, 1993). Les Papilionoideae ne constituent pas un cas particulier à Madagascar si on compare ce taux d'endémisme avec ceux cités par DEJARDIN *et al.* (1973) pour d'autres familles de Phanérogames : s'il est plus faible que ceux de certaines familles tropicales comme les Bignoniaceae, les Ebenaceae ou les Arecaceae, il est tout à fait comparable à celui des grandes familles cosmopolites ou subcosmopolites comme les Asteraceae ou les Euphorbiaceae.

L'endémisme spécifique est élevé même s'il est plus faible que celui de 80 à 85% estimé pour l'ensemble de la flore (DEJARDIN *et al.*, 1973 ; KOECHLIN *et al.*, 1974). Ceci s'explique par la présence parmi les Papilionoideae de nombreuses espèces herbacées et grimpantes des bandes côtières, des milieux aquatiques, des prairies ouvertes ou des types de végétation secondaires, qui ont une large distribution. L'élément africain n'est pas négligeable alors que les autres restent inférieur à 6%.

On peut résumer les faits marquants de la chorologie des Papilionoideae en trois points :

- l'importance des éléments pantropicaux et paléotropicaux, caractéristiques de la sous-famille en général;

- les fortes affinités africaines et, à l'inverse, les relations floristiques très faibles avec l'Asie;

- le taux d'endémisme élevé, tant au niveau générique que spécifique.

TAXONOMIE, PHYTOGEOGRAPHIE ET ENDEMISME

Pour interpréter la phytogéographie, l'endémisme et l'origine des Papilionoideae à Madagascar, la taxonomie des genres et les données disponibles sur leur phylogénie ont été étudiées. Ils ont été regroupés en 5 groupes artificiels selon leur taux d'endémisme et leur diversité en espèces sur l'Ile, selon un schéma proche de celui utilisé par SOUSA et DELGADO (1993) pour les Leguminosae du Mexique. Il faut cependant signaler que si les taxons malgaches sont maintenant assez bien connus, la plus grande difficulté pour mener à bien cette étude est le manque d'information sur la phylogénie des taxons génériques et supragénériques, sans parler de celle des espèces. Toutefois, le traitement taxonomique important des Leguminosae (POLHILL & RAVEN, 1981) constitue encore la base de

toutes les études sur l'évolution et la phylogénie de la famille. Cependant, les études récentes (CRISP & DOYLE, 1995) montrent les limites de la taxonomie existante pour que la systématique traduise la phylogénie du groupe. Les études cladistiques récentes, tant sur des données morphologiques que moléculaires, confirment toutefois la monophylie des Leguminosae ainsi que celle des Papilionoideae et des Mimosoideae alors que les Ceasalpinioideae seraient paraphylétiques et constitueraient un groupe basal de la sous-famille des Mimosoideae (CHAPPILL, 1995; DOYLE, 1995). Les relations entre et à l'intérieur des tribus de Papilionoideae sont beaucoup moins claires, ce qui ne facilite pas une analyse de l'origine et de l'histoire de tous les taxons présents à Madagascar.

Groupe A

Le groupe A contient tous les genres endémiques à Madagascar (Tab. III). Composé de 58 espèces, soit 20% de la sous-famille, il semble montrer que Madagascar constitue une province phytogéographique naturelle pour cette sous-famille.

Une approche historique de cet ensemble de genres est très délicate, seule la tribu des Indigofereae semblant monophylétique. Suite à nos recherches sur les Indigofereae de Madagascar, nous avons réalisé des révisions complètes des genres *Vaughania* (DU PUY *et al.*, 1994) et *Phylloxylon* (DU PUY *et. al.*, 1995) et publié des espèces nouvelles d'*Indigofera* (LABAT & DU PUY, 1994). Dans le même temps, SCHRIRE (1995) a réalisé une étude cladistique des Indigofereae en prenant en compte les taxons malgaches, dans laquelle *Phylloxylon* et *Vaughania* sont des groupes basaux pour la tribu (voir également DU PUY *et al.*, 1994 et 1995 pour les caractères synapomorphiques importants). Ces deux genres sont donc très anciens et uniquement présents à Madagascar où ils ont évolué et atteint une certaine diversification avec 7 espèces pour *Phylloxylon* et 11 pour *Vaughania.* Comme de nombreuses espèces d'*Indigofera,* ils sont donc présents à Madagascar depuis longtemps, ce qui permet de considérer l'Ile comme un centre de diversification primaire pour les Indigofereae.

Tableau III : Goupe A : genres endémiques à Madagascar.

TRIBU	GENRE	SP. MADAG.	SP. ENDEM.	% SP. ENDEM.	SP. DU GENRE	% SP. DANS LE GENRE
2 Sophoreae	*Neoharmsia*	2	2	100,0%	2	100,0%
2 Sophoreae	*Sakoanala*	3	3	100,0%	3	100,0%
6 Millettieae	*Chadsia*	11	11	100,0%	11	100,0%
6 Millettieae	*Disynstemon*	2	2	100,0%	2	100,0%
6 Millettieae	Gen. nov. 1	4	4	100,0%	4	100,0%
6 Millettieae	*Pongamiopsis*	3	3	100,0%	3	100,0%
6 Millettieae	*Pyranthus*	7	7	100,0%	7	100,0%
8 Indigofereae	*Phylloxylon*	6	6	100,0%	6	100,0%
8 Indigofereae	*Vaughania*	12	12	100,0%	12	100,0%
14 Aechynomeneae	*Ormocarpopsis*	6	6	100,0%	6	100,0%
14 Aechynomeneae	Gen. nov. 2	2	2	100,0%	2	100,0%
	11 genres (17,2%)	58 14,6%	58 20,4%			

Il en est très certainement de même pour les Millettieae et les Sophoreae, mais la phylogénie et la systématique de ces groupes sont beaucoup moins claires que celles des Indigofereae. En effet, les Sophoreae et les Millettieae sont de plus en plus considérées comme polyphylétiques et comme des groupes basaux pour toutes les autres tribus (POLHILL, 1981a,b; DOYLE, 1995; GEESINK, 1984; CHAPPILL, 1995). *Sakoanala* et *Neoharmsia* apparaissent comme des taxons basaux dans le groupe *Sophora* à l'intérieur des Sophoreae (FUJII *et al.*, 1995). *Pongamiopsis* est un genre très proche des *Millettia* de Madagascar et qui compte actuellement 3 espèces, toutes endémiques à Madagascar (LABAT & DU PUY, 1995). De même, les Aeschynomeneae seraient polyphylétiques (CHAPPILL, 1995), mais les deux genres endémiques à Madagascar appartiennent à la sous-tribu des Ormocarpinae, considérée comme primitive pour la tribu (RUDD, 1981), constituée de genres arborés paléotropicaux, en particulier malgaches et africains, alors que le centre de diversification maximum de la tribu est en Amérique Tropicale.

Ces genres du groupe A sont anciens et, comme pour les Indigofereae, peuvent jouer un rôle important pour l'étude et la compréhension de l'évolution et de la phylogénie des Papilionoideae. Ils sont tous ligneux, sauf *Disynstemon*, ce qui correspond bien avec l'hypothèse de leur origine ancienne. Ce sont des groupes basaux de tribus importantes comme les Indigofereae ou supposés l'être chez les Sophoreae, les Millettieae et les Aeschynomeneae. Madagascar peut représenter une partie du centre d'origine de ces tribus et aujourd'hui un refuge d'anciennes lignées qui ont évolué isolées sur l'Ile.

Groupe B

Le groupe B est formé par les genres non endémiques mais avec plus de 75% du nombre total d'espèces présentes à Madagascar (Tab. IV). Il est constitué de 3 genres seulement, mais regroupe tout de même 21 espèces, soit 5,3%, dont 20 sont endémiques.

Tableau IV : Goupe B : genres non endémiques à Madagascar dont au moins 75 % des espèces sont à Madagascar.

TRIBU	GENRE	SP. MADAG.	SP. ENDEM.	% SP. ENDEM.	SP. DU GENRE	% SP. DANS LE GENRE
2 Sophoreae	*Cadia*	6	6	100,0%	7	85,7%
6 Millettieae	*Mundulea*	12	12	100,0%	13	92,3%
9 Desmodieae	*Leptodesmia*	3	2	66,7%	3	100,0%
	3 genres	21	20			
	(4,7%)	5,3%	7,0%			

Cadia est un genre de Sophoreae constituant, avec d'autres genres, le groupe le plus primitif de cette tribu (POLHILL, 1981b). Très diversifié à Madagascar, *Cadia* compte également une espèce Africaine dont la répartition va du Kenya à l'Arabie. *Mundulea*, genre arboré et arbustif, est proche à la fois de *Millettia* et de *Tephrosia*. Sa position dans l'évolution des Millettieae reste à préciser, d'autant qu'il est hétérogène (en particulier des espèces arbustives ont été transférées dans le genre *Pyranthus*, DU PUY & LABAT, 1995). Une espèce de *Mundulea*, *M. sericea*, est présente en Afrique et

en Asie, mais il s'agit d'une sous-espèce différente de celle que l'on trouve à Madagascar. Ces genres sont donc, comme ceux du groupe A, assez diversifiés à Madagascar et semblent également anciens.

Leptodesmia est un genre herbacé de la tribu des Desmodieae avec deux espèces endémiques à Madagascar et une, *L. congesta*, très variable à Madagascar, présente également en Inde. Il existe peu de données évolutives et phylogénétiques récentes sur les Desmodieae, mais LACKEY (1981) considère qu'il s'agit d'un genre assez évolué et récent dans la tribu, elle même considérée comme moyennement évolué à l'intérieur des Papilionoideae. Cette espèce herbacée des milieux ouverts et subaquatiques, souvent citée comme un témoin du contact Afrique-Asie dans la littérature pourrait aussi être arrivée tardivement en Inde par dissémination à longue distance de ces petites graines.

Groupe C

Ce groupe contient les genres non endémiques à Madagascar mais dont 40 à 70 % des espèces sont présentes sur l'Ile (Tab. V). Constitué par 7 genres, il réunit 65 espèces (16,4%) dont 62 endémiques.

Tableau V : Goupe C : genres non endémiques à Madagascar dont 40 à 70 % des espèces sont à Madagascar.

TRIBU	GENRE	SP. A MADAG.	SP. ENDEM.	% SP. ENDEM.	SP. DU GENRE	% SP. DANS LE GENRE
2 Sophoreae	*Xanthocercis*	1	1	100,0%	2	50,0%
2 Sophoreae	*Dicraeopetalum*	2	2	100,0%	3	66,7%
4 Dalbergieae	*Dalbergia*	48	47	97,9%	120	40,0%
5 Abreae	*Abrus*	8	6	75,0%	20	40,0%
10 Phaseoleae	*Otoptera*	1	1	100,0%	2	50,0%
10 Phaseoleae	*Decorsea*	3	3	100,0%	6	50,0%
10 Phaseoleae	*Alistilus*	2	2	100,0%	3	66,7%
	7 genres	65	62			
	(10,9%)	16,4%	21,8%			

Certains appartiennent encore à des tribus assez primitives :

- les Sophoreae (deux genres avec chacun des espèces malgaches et une espèce africaine), mais, à la différence des genres des deux groupes précédents, avec une faible diversification à Madagascar;

- les Dalbergieae constituent également une tribu ancienne et assez basale dans les Papilionoideae, généralement placée à la base des Papilionoideae évoluées. Le genre *Dalbergia* est très diversifié à Madagascar comme sur d'autres continents;

- les Abreae, monogénérique, dont la position est incertaine, sont également proches des Millettieae (DOYLE, 1995) et, en particulier, des *Millettia* de Madagascar (POLHILL, 1981c). Ce genre lianescent pantropical pourrait donc être originaire de

Madagascar, où il compte 8 espèces, et posséder des centres de diversifications secondaires, en particulier en Afrique et en Asie.

Les premières lianes et plantes grimpantes de la tribu des Phaseoleae apparaissent avec des genres peu diversifiés, africano-malgaches, dont la moitié ou plus des espèces sont endémiques à Madagascar. Les Phaseoleae sont polyphylétiques (DOYLE, 1995; CHAPPILL, 1995; BRUNEAU *et al.*, 1995). Mais *Otoptera, Decorsea* et *Alistilus* font partis de la sous-tribu des Phaseolineae, où il semble être des groupes basaux (LACKEY, 1981; BRUNEAU *et al.*, 1995).

On peut considérer que ces deux groupes, B et C, réunissent des genres dont Madagascar constituerait une partie du centre d'origine et qui présentent des disjonctions, essentiellement avec l'Afrique, plus rarement et secondairement, avec l'Asie, selon les critères suivants : genres anciens avec un forte diversité à Madagascar (plus de 70% de leurs espèces, groupe B) avec seulement une espèce différente en Afrique ou 1 espèce également présente en Inde; genres anciens dont 40 à 70 % des espèce sont présentes à Madagascar (groupe C) avec soit un petit nombre d'espèces et la moitié ou plus à Madagascar et le reste en Afrique soit avec une forte concentration de caractères primitifs et de nombreuses espèces à Madagascar avec des disjonctions secondaires importantes qui ont amené ces genres à une distribution actuelle pantropicale (*Dalbergia* et *Abrus*).

Groupe D

Ce groupe est constitué par des genres non endémiques à Madagascar et dont moins de 35 % des espèces sont présentes sur l'Ile (Tab. VI). Ce sont des genres en général pantropicaux ou paléotropicaux très diversifiés, dont la présence sur l'île peut-être plus ou moins ancienne. Les genres avec peu d'espèces comme *Trifolium*, *Pearsonia* et *Argyrolobium*, appartenant à des tribus très évolués de Papilionoideae, sont arrivés certainement assez tardivement à Madagascar mais elles ont cependant divergé des ancêtres continentaux pour s'individualiser en espèces souvent vicariantes à Madagascar, mais sans diversification importante. La plupart des autres genres comptent de très nombreuses espèces dont la systématique évolutive est trop hypothétique pour servir de base à un quelconque raisonnement, sauf dans le cas des Indigofereae évoqué dans le groupe A. Madagascar est non seulement un centre de spéciation et de diversification important pour *Indigofera* mais peut même constituer une partie du centre d'origine. En effet, la plupart des unités infragénériques sont représentées à Madagascar (SCHRIRE, 1995), même si et probablement si certaines espèces africano-malgaches ont pu arriver plus récemment sur l'île après une spéciation sur le continent africain.

Tableau VI : Groupe D : genres non endémiques dont moins de 35 % des espèces sont à Madagascar.

TRIBU	GENRE	SP. MADAG.	SP. ENDEM.	% SP. ENDEM.	SP. DU GENRE	% SP DANS LE GENRE
1 Swartzieae	*Cordyla*	3	3	100,0%	10	30,0%
2 Sophoreae	*Baphia*	2	1	50,0%	60	3,3%
6 Millettieae	*Lonchocarpus*	1	1	100,0%	100	1,0%
6 Millettieae	*Millettia*	8	8	100,0%	100	8,0%
6 Millettieae	*Tephrosia*	28	20	71,4%	400	7,0%
7 Robinieae	*Sesbania*	5	3	60,0%	50	10,0%
8 Indigofereae	*Microcharis*	2	2	100,0%	35	5,7%
8 Indigofereae	*Indigofera*	42	25	59,5%	730	5,8%
9 Desmodieae	*Desmodium*	15	1	6,7%	300	5,0%
10 Phaseoleae	*Erythrina*	6	4	66,7%	110	5,5%
10 Phaseoleae	*Strongylodon*	2	2	100,0%	20	10,0%
10 Phaseoleae	*Mucuna*	5	3	60,0%	100	5,0%
10 Phaseoleae	*Canavalia*	2	1	50,0%	50	4,0%
10 Phaseoleae	*Ophrestia*	5	5	100,0%	16	31,3%
10 Phaseoleae	*Clitoria*	3	2	66,7%	70	4,3%
10 Phaseoleae	*Dolichos*	2	2	100,0%	60	3,3%
10 Phaseoleae	*Vigna*	8	5	62,5%	150	5,3%
10 Phaseoleae	*Rhynchosia*	12	7	58,3%	200	6,0%
10 Phaseoleae	*Eriosema*	5	3	60,0%	130	3,8%
14 Aeschynomeneae	*Ormocarpum*	2	2	100,0%	20	10,0%
14 Aeschynomeneae	*Aeschynomene*	12	4	33,3%	150	8,0%
14 Aeschynomeneae	*Kotschya*	3	1	33,3%	30	10,0%
14 Aeschynomeneae	*Zornia*	4	1	25,0%	80	5,0%
23 Trifolieae	*Trifolium*	1	1	100,0%	250	0,4%
29 Crotalarieae	*Crotalaria*	43	34	79,1%	600	7,2%
29 Crotalarieae	*Pearsonia*	1	1	100,0%	12	8,3%
32 Genisteae	*Argyrolobium*	3	3	100,0%	70	4,3%
	27 genres (42,2%)	225 56,8%	145 50,9%			

Ce groupe est donc formé de genres de large distribution, souvent pantropicale, mais qui ont formé des groupes plus ou moins diversifiés à Madagascar avec au moins individualisation d'une espèce endémique. Madagascar peut faire parti du centre d'origine de certains genres comme *Indigofera*, ou constituer un centre de diversification secondaire, mais seules des études de systématique évolutive permettront de le préciser.

Groupe E

Ce groupe est formé par des genres qui ne possèdent pas d'espèces endémiques à Madagascar (Tab. VII). Il s'agit d'espèces de large distribution, liées aux milieux aquatiques ou subaquatiques, côtiers, ou plus généralement ouverts. La dispersion de ces espèces à longue distance est très efficace. Ces genres ont une présence marginale, la

plupart ont certainement envahi Madagascar tardivement à partir de l'Afrique continentale ou des autres masses continentales par dispersion à longue distance.

Tableau VII : Goupe E : genres sans aucun taxon infragénérique endémique à Madagascar.

TRIBU	GENRE	SP. MADAG.	SP. ENDEM.	% SP. ENDEM.	SP. DU GENRE	% SP DANS LE GENRE
2 Sophoreae	*Leucomphalos*	1	0	0,0%	6	16,7%
2 Sophoreae	*Sophora*	2	0	0,0%	52	3,8%
6 Millettieae	*Derris*	1	0	0,0%	60	1,7%
9 Desmodieae	*Alysicarpus*	3	0	0,0%	30	10,0%
9 Desmodieae	*Dendrolobium*	1	0	0,0%	12	8,3%
9 Desmodieae	*Pseudarthria*	1	0	0,0%	4	25,0%
10 Phaseoleae	*Dioclea*	2	0	0,0%	30	6,7%
10 Phaseoleae	*Teramnus*	4	0	0,0%	13	30,8%
10 Phaseoleae	*Lablab*	2	0	0,0%	2	100,0%
10 Phaseoleae	*Macrotyloma*	2	0	0,0%	25	8,0%
10 Phaseoleae	*Galactia*	1	0	0,0%	50	2,0%
10 Phaseoleae	*Dumasia*	1	0	0,0%	8	12,5%
10 Phaseoleae	*Psophocarpus*	1	0	0,0%	9	11,1%
14 Aeschynomeneae	*Smithia*	2	0	0,0%	30	6,7%
14 Aeschynomeneae	*Stylosanthes*	2	0	0,0%	25	8,0%
29 Crotalarieae	*Rothia*	1	0	0,0%	2	50,0%
	16 genres (25%)	27 6,8%	0 0%			

VOIES DE MIGRATIONS

Les restes fossiles les plus anciens de Légumineuses sont limités et largement incertains, consistant en un petit nombre de pollens et bois fossiles du Crétacé supérieur (Turonien-Santonien du Nord Soudan et Maastrichien du Mexique et de Somalie (WHEELER & BAAS, 1992). Les fossiles les plus sûrs indiquent une forte diversification des Leguminosae au milieu de l'Eocène, avec, chez les Papilionoideae, la présence de Swartzieae, Sophoreae et Dalbergieae dans la région du Mississipi (HEREDEEN *et al.*, 1992). Il est possible que les Légumineuses soient apparues plus tôt et que les fossiles soient à chercher dans les basses paléolatitudes ou du moins dans les paléolatitudes tropicales africaines. La présence de groupes ancestraux en Afrique-Madagascar et la forte diversité générique laissent penser que ces régions sont particulièrement importante dans l'origine de cette famille (HEREDEEN *et al.*, 1992; RAVEN & POLHILL, 1981). D'un point de vu général, LEROY (1978) considère que la flore malgache résulte probablement d'une différentiation progressive d'un stock autochtone Gondwanien et d'introductions naturelles de taxons dans le temps via des dispersions à longue distance. RENVOIZE (1979) insiste également sur le fait que la flore malgache est basiquement la flore Mésozoïque du Gondwana qui a ensuite évolué durant une longue période d'isolation aboutissant à un fort degré d'endémisme au niveau des familles, des genres et des espèces. La séparation de Madagascar et de l'Afrique aurait débuté au Jurassique (vers 121 M.a.), à peu près à la même époque que l'éclatement du Gondwana et la séparation de l'Amérique du Nord de l'Afrique (RABINOWITZ *et al.*, 1983). Madagascar se serait

séparé du nord-est de l'Afrique, NE Kenya et SE Somalie, pour arriver à sa position actuelle au Crétacé Inférieur. A cette époque Madagascar était toujours en contact avec l'Inde qui s'en serait détachée un peu plus tard au Turonien vers 88 million d'années, selon les études les plus récentes (STOREY *et al.*, 1995).

En ce qui concerne les Leguminosae, les relations avec l'Afrique sont relativement claires mais il n'en est pas de même avec l'Asie, ni, en particulier, avec l'Inde. Les Papilionoideae se sont probablement développées à Madagascar après la séparation de l'Inde, à partir de groupes ancestraux d'origine africaine, certainement à partir de l'Eocéne mais probablement plus tôt, au Paléocène ou à la fin du Crétacé supérieur, ce qui correspond, d'après SOUSA & DELGADO (1993), à la grande période de migration des Légumineuses dans le monde (Fig. 2). Des migrations de l'Afrique vers l'Inde via Madagascar ne peuvent donc pas être envisagées pour les Papilionoideae. Ceci va dans le sens des observations de BRIGGS (1989) qui signale que le matériel fossile du Crétacé supérieur indique plutôt une connexion directe entre l'Afrique et l'Inde plutôt que via Madagascar. De cette époque date certainement l'arrivée des genres ligneux primitifs du groupe A ou du moins de leurs ancêtres qui, isolés des populations africaines, auraient évolué et formé des genres endémiques à Madagascar. Les genres ligneux ou herbacés du groupe B et C, ainsi que certains genres importants du groupe D, pourraient être originaires d'Afrique ou s'être individualisés à Madagascar puis avoir migrés vers l'Afrique, à l'Oligocène-Miocène, en formant une flore actuelle de genres non endémiques mais avec un taux d'endémisme spécifique élevé (Fig. 3). Enfin les genres surtout herbacées du groupe D et E seraient arrivés à Madagascar à partir de l'Afrique ou d'autres continents plus éloignés, via l'Afrique ou directement, vers le Miocène-Pléistocène (groupe D) et l'Holocène (groupe E). Leur descendance est caractérisée par un endémisme spécifique faible ou nul et un nombre réduit d'espèces par rapport à l'effectif total du genre (Fig. 4).

Ainsi, des échanges, certainement ponctuels, auraient existé tout au long des dernières 60 M.a. entre l'Afrique et Madagascar, le continent et l'ile continent. Mais, simultanément, l'insularité de Madagascar aurait été suffisante pour permettre une forte diversification générique et spécifique (également favorisée par une longue permanence de conditions tropicales, AUBREVILLE, 1976).

En conclusion, les Papilionoideae constituent un exemple de l'extraordinaire diversité de la flore malgache et de son mélange de taxons archaïques et plus récents. Les inventaires et les recherches taxonomiques doivent être intensifiés à Madagascar pour identifier et décrire des taxons qui permettront de mieux comprendre la phylogénie de nombreux groupes de plantes. En effet, dans de nombreuses monographies et phylogénies, les taxons malgaches ne sont pas pris en considération car trop mal connus, pourtant l'exemple des Indigofereae (ou du groupe des *Dychrostachys* par exemple, LUCKOW, 1995) montre parfaitement leur intérêt.

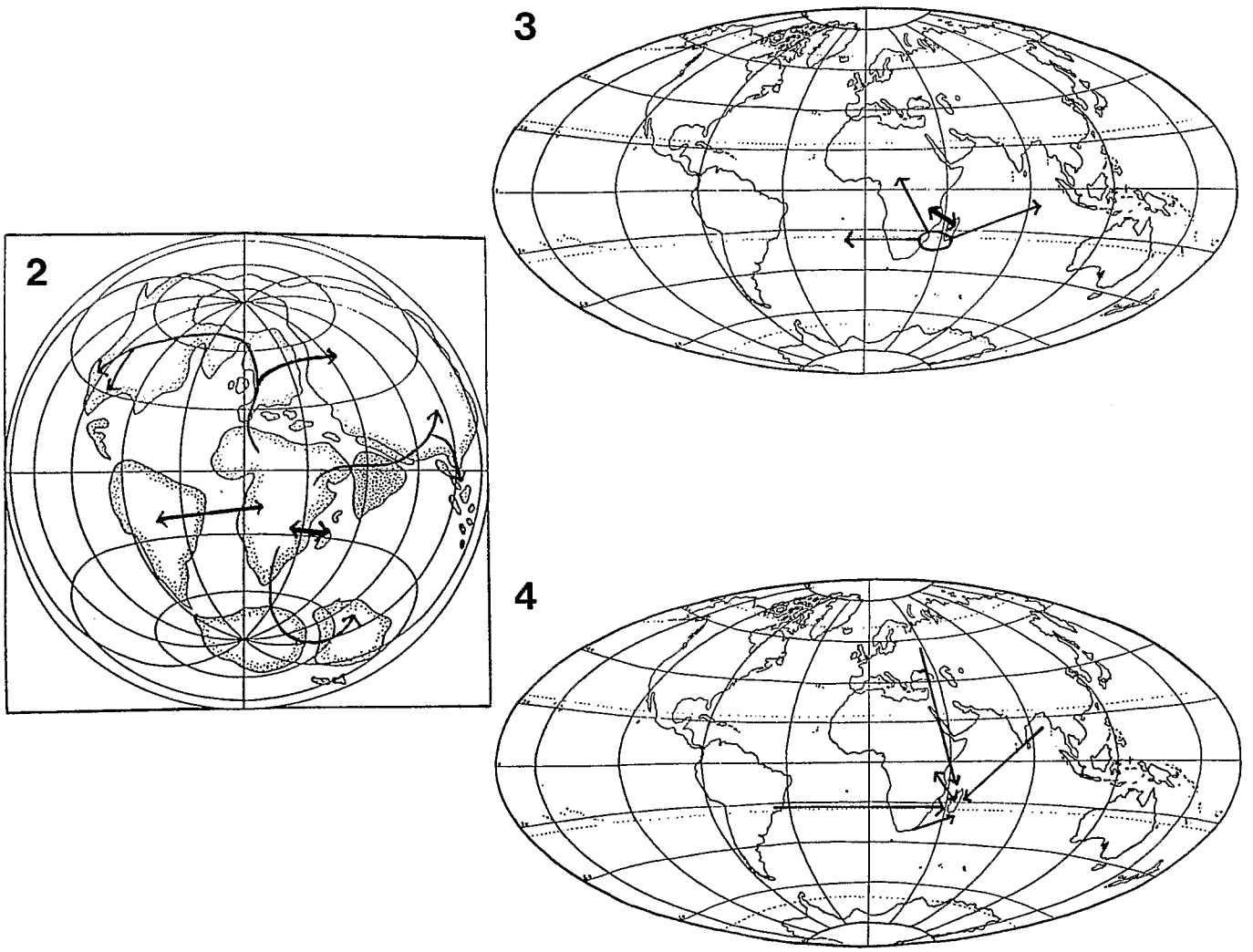


Fig. 2. Voies de migration des Papilionoideae : (Crétacé Supérieur) Paléocène (Eocène), c. 60 M.a. (fond de carte d'après BRIGGS, 1989). Flore actuelle : genres endémiques comptant en général de nombreuses espèces, taxons basaux, généralement ligneux.

Fig. 3. Voies de migration des Papilionoideae : Oligocène - Miocène, c. 35-10 M.a. Flore actuelle : pas de genres endémiques mais taux d'endémisme spécifique élevé et espèces (ligneuses ou herbacées) nombreuses ou non.

Fig. 4. Voies de migration des Papilionoideae : Miocène- Pléistoicène - Holocène, moins de 10 M.a. Flore actuelle : endémisme spécifique faible et nombre d'espèces (surtout herbacées) réduit par rapport à l'effectif total du genre, ou, pour les migrations les plus récente, pas d'endémisme et nombre d'espèces faible.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AUBREVILLE, A., 1976. Madagascar au sein de la Pangée. Adansonia, sér. 2, 15(3): 295-305.

BRIGGS, J.C., 1989. The historic biogeographie of India: isolation or contact ?. Syst. Zool., 38(4): 322-332.

BRUNEAU, A., J.J. DOYLE & J.L. DOYLE, 1995. Phylogenetic relationship in Phaseoleae: Evidence from chloroplast DNA restriction site characters. *In*: M.D. Crisp & J.J. Doyle (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 7, Phylogeny. pp. 309-330. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

CHAPPILL, J.A., 1995. Cladistic analysis of the Leguminosae: the development of an explicit phylogenetic hypothesis. *In*: M.D. Crisp & J.J. Doyle (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 7, Phylogeny. pp. 1-9. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

CRISP, M.D. & J.J. DOYLE (ed.), 1995. Advances in Legume Systematics: Part 7, Phylogeny. Royal Botanic Gardens, Kew, London, 371p.

DEJARDIN, J., J.-L. GUILLAUMET & G. MANGENOT, 1973. Contribution à la connaissance de l'élément non endémique de la flore malgache (végétaux vasculaires). Candollea, 28: 325-391.

DOYLE, J.J., 1995. DNA Data and Legume Phylogeny: A Progress Report. *In*: M.D. Crisp & J.J. Doyle (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 7, Phylogeny. pp. 11-30. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

DU PUY, D.J. & J.-N. LABAT, 1995. *Pyranthus*, a new genus of the tribe Millettieae (Leguminosae-Papilionoideae). Kew Bulletin, 50(1) : 73-84.

DU PUY, D.J., J.-N. LABAT & B.D. SCHRIRE, 1994. Révision du genre *Vaughania* S. Moore (Leguminosae-Papilionoideae-Indigofereae). Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e série, 16, section B, Adansonia., 1 : 75-102.

DU PUY, D.J., J.-N. LABAT & B.D. SCHRIRE, 1995. A revision of *Phylloxylon* (Leguminosae - Papilionoideae: Indigofereae). Kew Bulletin, 50(3) : 477-494.

FUJII, T., P. BAAS, P. GASSON & J.W.A. RIDDER-NUMAN, 1995. Wood Anatomy of the Sophora Group (Leguminosae). *In*: I.K. Ferguson & S.C. Tucker (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 6, Structural Botany. pp. 205-249. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

GEESINK, R., 1984. Scala Millettiearum. A survey of the genera of the tribe Millettieae (Legum.-Pap.) with methodological considerations. E.J. Brill/Leiden University Press, Leiden Botanical Series 8, 131p..

HEREDEEN, P.S., W.L. CREPET & D.L. DILCHER, 1992. The fossil history of the Leguminosae: phylogenetic and biogeography implications. *In*: P.S. Heredeen & D.L. Dilcher (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 4, the Fossil Record. pp. 303-316. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

KOECHLIN, J., J.-L. GUILLAUMET & P. MORAT, 1974. Flore et Végétation de Madagascar. J. Cramer, Vaduz, 687p.

LABAT, J.-N. & D.J. DU PUY, 1994. New species, a new name, and lectotypifications in *Indigofera* L. (Leguminosae-Papilionoideae) from Madagascar. Novon., 4(3) : 255 - 265.

LABAT, J.-N. & D.J. DU PUY, 1995. New species and combinations in *Millettia* Wight & Arnott and *Pongamiopsis* R. Viguier (Leguminosae - Papilionoideae - Millettieae) from Madagascar. Novon., 5(2) : 171-182.

LABAT, J.-N. & B. RAKOUTH, 1991. Historique de l'étude des Papilionoideae de Madagascar. Recherches pour le Développement, Série Sciences Biologiques, 8-9 : 93-120, Antananarivo.

LACKEY, J.A., 1981, Phaseoleae. *In*: R.M. Polhill & P.H. Raven (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 1. pp. 301-327. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

LEROY, J.-F.,1978. Composition, origin, and affinities of the madagascan vascular flora. Ann. Missouri Bot. Gard., 65: 535-589.

LUCKOW, M., 1995. A phylogenetic analysis of the *Dichrostachys* group (Leguminosae: Mimosoideaee). *In*: M.D. Crisp & J.J. Doyle (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 7, Phylogeny. pp. 63-76. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

POLHILL, R.M., 1981a. Papilionoideae. *In*: R.M. Polhill & P.H. Raven (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 1. pp. 191-208. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

POLHILL, R.M.,1981b. Sophoreae. *In*: R.M. Polhill & P.H. Raven (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 1. pp. 213-230. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

POLHILL, R.M., 1981c. Abreae. *In*: R.M. Polhill & P.H. Raven (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 1. pp. 243-244. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

POLHILL, R.M. & P.H. RAVEN (ed.), 1981. Advances in Legume Systematics: Part 1. Royal Botanic Gardens, Kew, London, 425p.

RABINOWITZ, P.D., M.F. COFFIN & D. FALVEY, 1983. The separation of Madagascar and Africa. Science, 220: 67-69.

RENVOIZE, S.A., 1979. The Origine of Indian Ocean Island Floras. *In*: D. Bramwell (ed.), Plants and Islands. pp. 107-129. Academic Press, London.

RUDD, V.E., 1981. Aeschynomeneae. *In*: R.M. Polhill & P.H. Raven (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 1. pp. 347-354. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

SOUSA, S., M. & A. DELGADO S., 1993. Mexican Leguminosae: Phytogeography, Endemims, and Origines. *In*: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot & J. Fa (eds.), Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution. pp. 459-511. Oxford University Press, Oxford.

SCHRIRE, B.D., 1995. Evolution of the Tribe Indigofereae (Leguminosae-Papilionoideae). *In*: M.D. Crisp & J.J. Doyle (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 7, Phylogeny. pp. 161-244. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

STOREY, M., J.J. MAHONEY, A.D. SAUNDERS, R.A. DUNCAN, S.P. KELLEY & M.F. COFFIN, 1995. Timing of Hot Spot-Related Volcanism and the Breakup of Madagascar and India. Science, 267: 852-855.

WHEELER, E. & P. BAAS, 1992. Fossil wood of the Leguminosae: a case study in xylem evolution and ecological anatomy. *In*: P.S. Heredeen & D.L. Dilcher (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 4, the Fossil Record. pp. 281-301. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 109-120

ETUDE FLORISTIQUE ET PHYTOGEOGRAPHIQUE DES PTERIDOPHYTES DES ILES DU SUD-OUEST DE L'OCEAN INDIEN

France RAKOTONDRAINIBE [1], Frédéric BADRE [2] & Sasa STEFANOVIC [1]

[1] Ecole Pratique des Hautes Etudes, 16 rue Buffon, *75005 Paris,* FRANCE

[2] Muséum National d'Histoire Naturelle, 16 rue Buffon, *7500, Paris,* FRANCE

ABSTRACT.- A compilation of the available data is used to present a synthesis of the diversity, endemism, and affinities of the pteridophytes occuring in the islands and archipelagos of the southwestern Indian Ocean. Two primary centres of pteridophyte diversity are revealed in the region, one in Madagascar, and the second in the Reunion-Mauritius area. The case of the Seychelles, the Comoros, and Rodrigues is discussed.

KEY-WORDS.- Pteridophytes, Malagasy region, Diversity centre, Endemism

RESUME.- La compilation des données disponibles nous permet de présenter une synthèse sur la diversité, l'endémisme et les affinités des Ptéridophytes des îles et archipels du Sud-Ouest de l'Océan Indien. Deux centres primaires de diversité de Ptéridophytes sont mis en évidence dans la région, celui de Madagascar et celui de La Réunion et de Maurice. Le cas des Seychelles et celui des Comores et de Rodrigues sont discutés.

MOTS-CLES.- Ptéridophytes, Région malgache, Centre de diversité, Endémisme

INTRODUCTION

Les îles et archipels concernés par cette étude, Madagascar, Les Comores, Les Seychelles (Aldabra compris), La Réunion, Maurice et Rodrigues sont situés entre l'Equateur et le tropique du Capricorne, et entre 40° et 70° de longitude Est (Fig.1). Le terme de « Région malgache », utilisé par plusieurs auteurs (DES ABBAYES 1948; GOOD, 1964; RENVOIZE, 1975; TAKHTAJAN, 1986) pour désigner l'ensemble de ces îles n'implique pas forcément une idée d'homogénéité. En effet, les trois îles volcaniques de La Réunion, Maurice et Rodrigues constituent une sous-unité régionale, celle des Mascareignes, reconnue par plusieurs auteurs (CADET, 1977; DAVIS *et al.*, 1994); Madagascar et l'archipel des Comores sont souvent associés à cause de leurs affinités floristiques (GOOD, 1964; MONOD, 1957) et les Seychelles qui possèdent 12 genres et une centaine d'espèces d'Angiospermes endémiques (ROBERTSON, 1989) constituent d'après DAVIS *et al.* (1994) un centre de diversité au sein de la Région malgache.

De nombreuses études ont été consacrées à la flore ptéridologique des différentes îles de la région. Grâce aux travaux de CHRISTENSEN (1932), de TARDIEU-BLOT (1951-1971) et de DEJARDIN *et al.*(1973), la composition floristique et les affinités de la flore ptéridologique de Madagascar sont bien connues. La répartition écologique des

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

Ptéridophytes de l'île de la Réunion a été étudiée par CADET (1977), BADRE et CADET (1978) et celle de Maurice et de Rodrigues, par LORENCE (1976, 1978). CHRISTENSEN (1912) et TARDIEU-BLOT (1960) ont publié une liste des espèces des Seychelles. Les Ptéridophytes des Comores sont cités dans la Flore de Madagascar et des Comores mais n'ont fait l'objet d'aucune étude particulière.

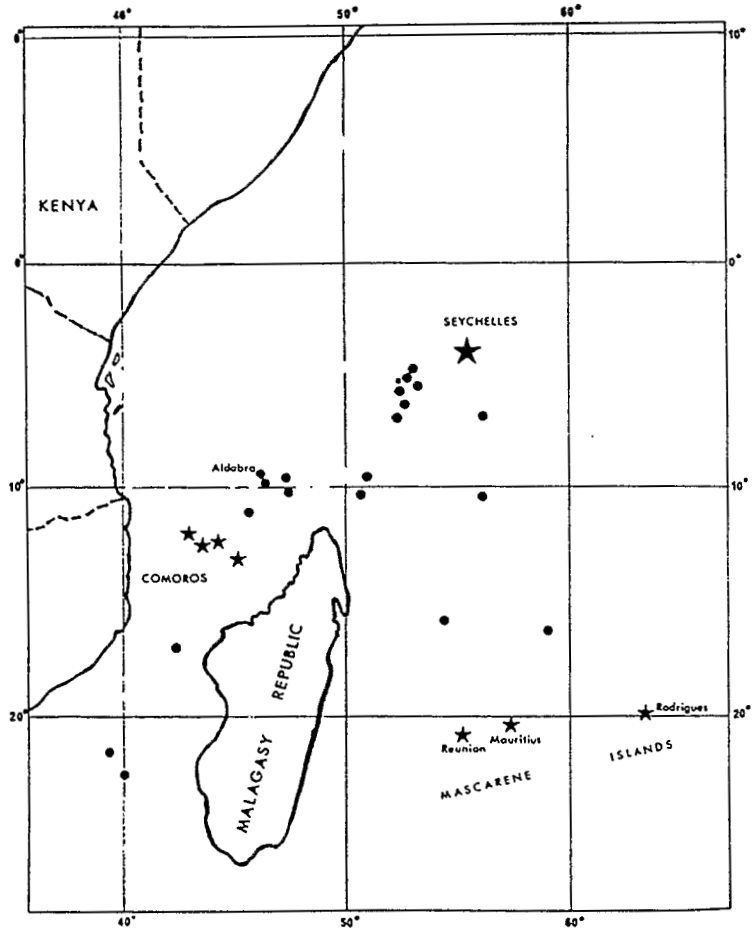


Fig. 1. Les îles de la région malgache (carte d'après WHITE, 1986).

Nous nous proposons dans cet article de donner une synthèse générale de la diversité, de l'endémisme et des affinités de la flore ptéridologique actuelle de la Région malgache, sans prétendre toutefois, étant donné l'insuffisance des connaissances sur la taxonomie et la phylogénie des espèces, de débattre de l'origine de cette flore. Nous nous efforcerons cependant de préciser les affinités et les particularités floristiques des différentes unités géographiques de cette partie Sud-Ouest de l'Océan Indien.

MATERIEL ET METHODE

1. La liste des Ptéridophytes de chaque unité géographique (île ou archipel) a été établie à partir des données bibliographiques suivantes: TARDIEU-BLOT (1951-1971) pour Madagascar (MAD) et les Comores (COM), BADRE et CADET (1978) pour La Réunion (REU), LORENCE (1976, 1978) pour l'île Rodrigues (ROD) et l'île Maurice (MAU) et CHRISTENSEN(1912) pour les Seychelles (SEY).

Ces listes ont ensuite été complétées en tenant compte des récoltes récentes en provenance essentiellement de Madagascar, et des monographies de familles et de genres publiées après les travaux mentionnés ci-dessus.

2. La nomenclature adoptée pour les familles et les genres révisés après 1970 est celle de KRAMER (1972) pour les *Lindseaceae* et celle de HOLTTUM (1974, 1981) pour les *Thelypteridaceae* et les *Cyatheaceae*. Pour les *Hymenophyllaceae* et les *Grammitidaceae*, nous avons gardé la nomenclature de TARDIEU-BLOT (1951-1971). En effet, l'adoption pour ces deux dernières familles de nomenclatures plus modernes (IWATZUKI, 1984; PARRIS, 1990), aurait nécessité la création de nombreuses combinaisons nouvelles, ce qui n'est pas souhaitable sans une révision complète des deux groupes pour la région concernée. Les changement, nomenclaturaux n'auraient d'ailleurs apporté aucun élément supplémentaire pour la compréhension de la flore ptéridologique de la région.

Etant donné les difficultés engendrées par des conceptions diverses de la taxonomie générique des Ptéridophytes, d'un auteur à l'autre ou d'une région à l'autre, nous utiliserons de préférence le niveau spécifique pour caractériser la diversité floristique de chaque île et ses affinités avec le reste du monde. Les variétés, lorsqu'elles sont bien définies morphologiquement, sont comptabilisées avec les espèces.

3. Le degré d'affinité floristique entre deux îles est estimé à l'aide du coefficient de similitude floristique de Sorensen: $S = 200C/A+B$ pour lequel A représente le nombre d'espèces présentes sur la première île, B le nombre d'espèces présentes sur la deuxième île et C le nombre d'espèces communes entre les deux îles.

4. Les aires de répartition considérées dans l'analyse chorologique des taxons de la Région malgache ou ceux de chaque île sont les suivantes:

- La Région malgache (élément régional);

- l'Afrique tropicale et l'Afrique australe, y compris la Région malgache (élément africain);

- L'Indo-Malaisie et l'Océanie, y compris la Région malgache (élément oriental);

- L'Amérique tropicale, y compris la Région malgache, mais l'Afrique exclue (élément néotropical);

- L'Ancien Monde (élément paléotropical);

- Les Tropiques avec parfois un dépassement sur les zones tempérées (élément pantropical);

- Aire de répartition mal définie (élément mal défini incluant les rares espèces présentes à la fois dans la Région malgache, en Afrique et en Amérique tropicale mais absentes en Asie/Océanie, et les espèces à répartition ponctuelle).

RESULTATS

I. DIVERSITE ET ENDEMISME DES PTERIDOPHYTES DE LA REGION MALGACHE

1. Analyse globale

La flore des Ptéridophytes de la Région malgache compte 694 espèces réparties en 114 genres. Le taux d'endémisme générique est très faible (2 genres, soit 1,7%) mais le taux d'endémisme spécifique est parmi les plus élevés du monde: 391 espèces soit 57,2% de la flore. Ce taux, déjà très élevé pour des Ptéridophytes, n'est qu'une moyenne qui reflète mal la réalité. En effet, comme le montre le tableau I, plusieurs genres présentent des taux d'endémisme spécifique bien supérieur, au taux moyen (*Lomariopsis*, 100%; *Cyathea*, 98%; *Ctenitis*, 88,9%; *Polystichum*, 85,7%), tandis que de nombreux autres genres ne sont représentés que par des espèces paléotropicales (*Ampelopteris*, *Amphineurom*, *Cyrtomium*, *Equisetum*) ou pantropicales (genres *Cyclosorus*, *Cystopteris* , *Osmunda* , *Pteridium*). Les deux genres particuliers à la Région sont : (1) *Psammiosorus*, genre monospécifique, endémique de Madagascar et très proche du genre paléotropical *Arthropteris*, (2) *Ochropteris*, également monospécifique, présent à Madagascar, La Réunion et l'île Maurice, proche du genre pantropical *Pteris* et affine du genre monospécifique *Anopteris* des Grandes Antilles et des îles Bermudes (TRYON, 1990). Tous les autres genres sont paléo- ou pantropicaux à l'exception du genre *Trachypteris* américano-malgache.

2. Diversité et affinités floristiques de chaque île

En règle générale les îles les plus grandes et celles dont le relief est le plus accidenté abritent tout naturellement la flore ptéridologique la plus riche (tableau II): 583 espèces sont connues de Madagascar, 249 de l'île de La Réunion, mais seulement 86 et 27 respectivement de l'archipel des Seychelles et de l'île Rodrigues. Cependant, l'archipel des Comores, malgré une superficie à peu près équivalente à celle de La Réunion et un relief aussi accidenté (La Grande Comore: 2361 m, Anjouan: 1595 m, Moheli: 790 m, Mayotte: 660 m), possède un nombre de Ptéridophytes bien inférieur (157 au lieu de 249).

Le facteur « isolement géographique » est celui qui rend le mieux compte du taux d'endémisme spécifique observé sur une île: Madagascar, située à plus de 400km des côtes africaines est de loin l'île la plus riche en espèces endémiques (43,4% de sa flore), tandis que les Comores, à égale et faible distance de l'Afrique et de Madagascar, présente le taux d'endémisme le plus faible (3,2%). La Réunion et Maurice, distantes seulement de 200km, ont un taux d'endémisme faible (9,2 et 6%) par rapport à leur superficie et leur relief accidenté; les Seychelles, au contraire, très isolées, ont un taux d'endémisme relativement élevé au regard de leur superficie.

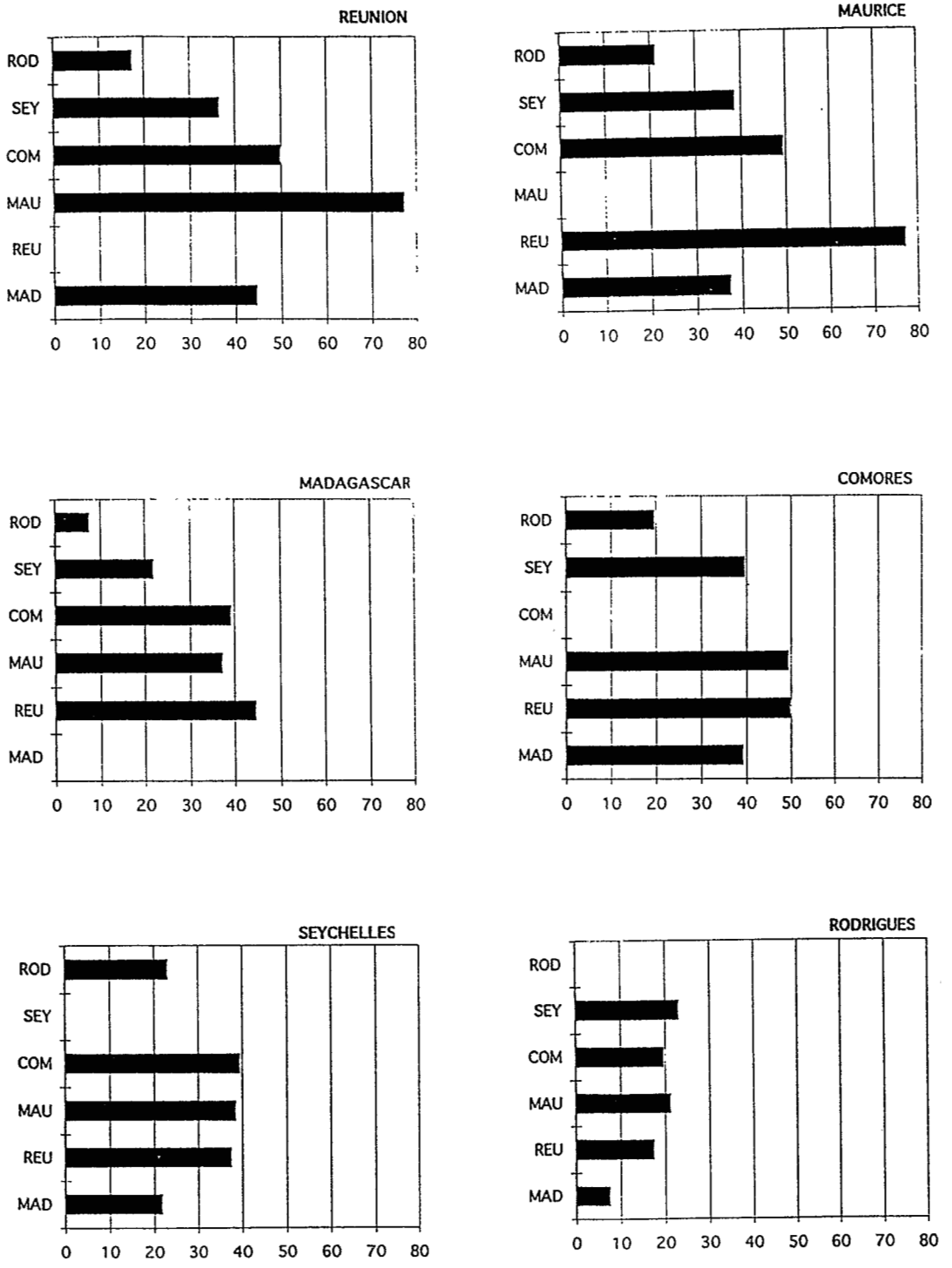


Fig.2. Affinités floristiques entre les îles de la Région malgache (en abscisse: les coefficients de similitude floristique de Sorensen; en ordonnée: les îles comparées avec celle indiquée en haut, à droite de chaque histogramme).

Tableau I. Endémisme spécifique de quelques genres de Ptéridophytes de la Région malgache (les variétés sont incluses dans le nombre des espèces)

Genres	Nbre total d'espèces	Espèces endémiques	
		Nbre	%
Lomariopsis	9	9	100
Cyathea	50	49	98
Ctenitis	27	24	88,9
Polystichum	7	6	85,7
Pneumatopteris	6	5	83,3
Rumohra	6	5	83,3
Ctenopteris	14	11	78,6
Tectaria	9	7	77,7
Lindsaea	20	14	70
Elaphoglossum	40	27	67,5
Huperzia	20	13	65
Pteris	29	18	62,1
Hymenophyllum	22	13	59,1
Asplenium	70	25	35,7

Tableau II. Diversité spécifique et taux d'endémisme des Ptéridophytes de la Région Malgache et des principales îles et archipels du sud-Ouest de l'Océan Indien en relation avec leurs caractères physiques

	Superficie	Altitude maximale	Nbre total des espèces	Nbre et % d'espèces endémiques
REGION MALGACHE	–	–	684	391 (57,2%)
MADAGASCAR	587.000 km2	2876m	583	253 (43,4%)
REUNION	2.512 km2	3069m	249	23 (9,2%)
COMORES	2.236 km2	2361m	157	5 (3,2%)
MAURICE	1.865 km2	828m	199	12 (6%)
SEYCHELLES	455 km2	905m	86	8 (9,3%)
RODRIGUES	109 km2	393m	27	2 (7,4%)

Tableau III. Coefficient de similitude floristique entre les différentes îles.

	MAD	REU	MAU	COM	SEY	ROD
MAD	*	44,5	37,3	39,2	21,8	7,5
REU	44,5	*	77,2	49,7	37,6	17,4
MAU	37,3	77,2	*	49,4	38,6	21,2
COM	39,2	49,7	49,4	*	39,5	19,6
SEY	21,8	37,6	38,6	39,5	*	23
ROD	7,5	17,4	21,2	19,6	23	*

Les similitudes floristiques évaluées à l'aide du coefficient de Sorensen (tableau III; Fig. 2) sont les plus fortes entre La Réunion et Maurice (S = 77,2), et chacune de ces deux îles est liée aux Comores par un coefficient élevé, proche de 50 (REU/COM: 49,7; MAU/COM: 49,4). Les coefficients qui lient Madagascar avec les autres îles sont tous inférieurs à 50 en raison du fort pourcentage d'espèces endémiques de la Grande île mais, les similitudes les plus fortes existent avec La Réunion (S = 44,5), les Comores (39,2) et Maurice (37,3). Ces similitudes floristiques importantes entre les quatre plus grandes îles de la partie Sud-ouest de l'Océan Indien montrent que l'entité « Région malgache » est bien une réalité.

L'île Rodrigues présente peu de similitudes floristiques avec les autres îles (S est dans tous les cas inférieur à 22). Sa flore est, comme nous allons le voir, typiquement insulaire, constituée en majorité d'espèces à large répartition, et elle est plus proche de celle des Seychelles, de Maurice et des Comores que de celle de Madagascar et de La Réunion. La flore des Seychelles présente les mêmes caractères que celle de Rodrigues mais avec des coefficients de similitude plus élevés, compris entre 20 et 40.

II. SPECTRE CHOROLOGIQUE DES ESPECES

1. Région Malgache (Fig. 3)

Mis à part l'élément endémique très largement dominant, la flore des Ptéridophytes de la Région malgache est marquée par sa forte affinité avec l'Afrique (23,0% des espèces); l'élément oriental est très faible (2,2%), l'élément néotropical négligeable (0,3%) et les espèces à large répartition, paléo- et pantropicales, représentent 15% des espèces avec une prédominance de l'élément paléotropical (9,5%) sur l'élément pantropical (5,5%).

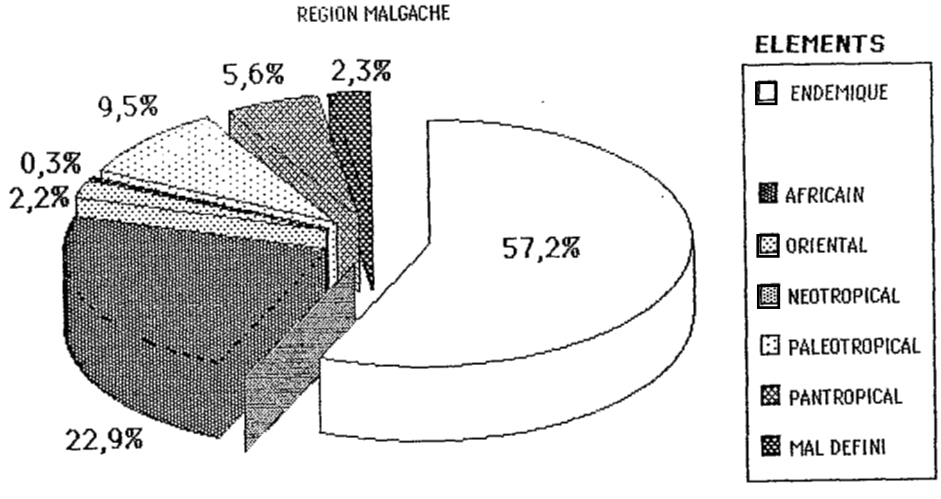


Fig. 3. Spectre chorologique des Ptéridophytes (niveau spécifique) de la région malgache.

L'élément africain (157 espèces) est constitué essentiellement d'espèces présentes à la fois en Afrique tropicale et australe (81 espèces) ou uniquement en Afrique tropicale (71 espèces). Seules 5 espèces (*Asplenium stoloniferum* Bory, *Elaphoglossum angustatum* (Schrad.) Hieron., *E. marojejyense* Tardieu, *E. phanerophlebium* (Fée) Moore, *Woodsia burgessiana* (Gerr.) ont une aire de répartition, en Afrique, limitée à la partie australe.

La grande majorité des 15 espèces de la Région malgache qui constituent l'élément oriental a une aire de répartition très large, couvrant l'Indo-Malaisie et l'Océanie. Deux espèces seulement, *Lindsaea heterophylla* Dryand. et *Diplazium sylvaticum* (Bory) Sw. sont présentes en Indo-Malaisie et absentes en Océanie et une seule espèce, *Sphaerostephanos subtruncatus* (Bory) Holttum est très localisée, connue uniquement des Seychelles et de l'ouest de l'Inde.

L'élément néotropical n'est représenté que par 2 espèces: *Blechnum brasiliense* Desv. et *Pteris quadriaurita* Retz.

2. Les différentes îles (Fig. 4)

Si l'on additionne les pourcentages d'espèces des éléments endémique et régional de la flore des Ptéridophytes de Madagascar, on obtient un spectre qui se superpose à peu de chose près sur celui de la Région malgache dont nous venons de préciser les caractères.

Les spectres chorologiques des espèces des îles de La Réunion et de Maurice sont très ressemblants, constitués chacun de trois éléments de même importance qui représentent ensemble environ 80% des espèces: l'élément régional (26,5% pour La Réunion et 26,7% pour Maurice), l'élément africain (27,3 et 25,1%) et l'élément paléo- et pantropical (27,8% et 32,2%). L'élément endémique est constitué par 23 espèces soit 9,2% de la flore à La Réunion et 12 espèces, soit 6% à Maurice.

Le spectre chorologique des espèces des Comores est du même type que les deux précédents avec cependant, comme on pouvait s'y attendre, étant donné la situation géographique de l'archipel, un élément africain plus largement représenté (53 espèces, soit 33,8%) et l'élément endémique nettement plus réduit (5 espèces, soit 3,2%).

Dans le spectre chorologique des espèces des Seychelles, l'élément africain est moins bien représenté (17,4% des espèces), tandis que l'élément paléotropical est dominant (27,9%). Ces différences sont conformes à la position excentrique de l'île dans la région.

La flore de l'île Rodrigues, très pauvre, est dominée par les éléments paléotropical (48,2% des espèces) et pantropical (29,6%) totalisant 77,8% des espèces. Elle abrite cependant 2 espèces endémiques appartenant au même genre: *Selaginella balfourii* Baker et *S.rodriguesiana* Baker. Une seule espèce, *Pteris dentata* Forssk., est commune à l'Afrique. Aucune espèce orientale ni néotropicale n'a été observée sur l'île.

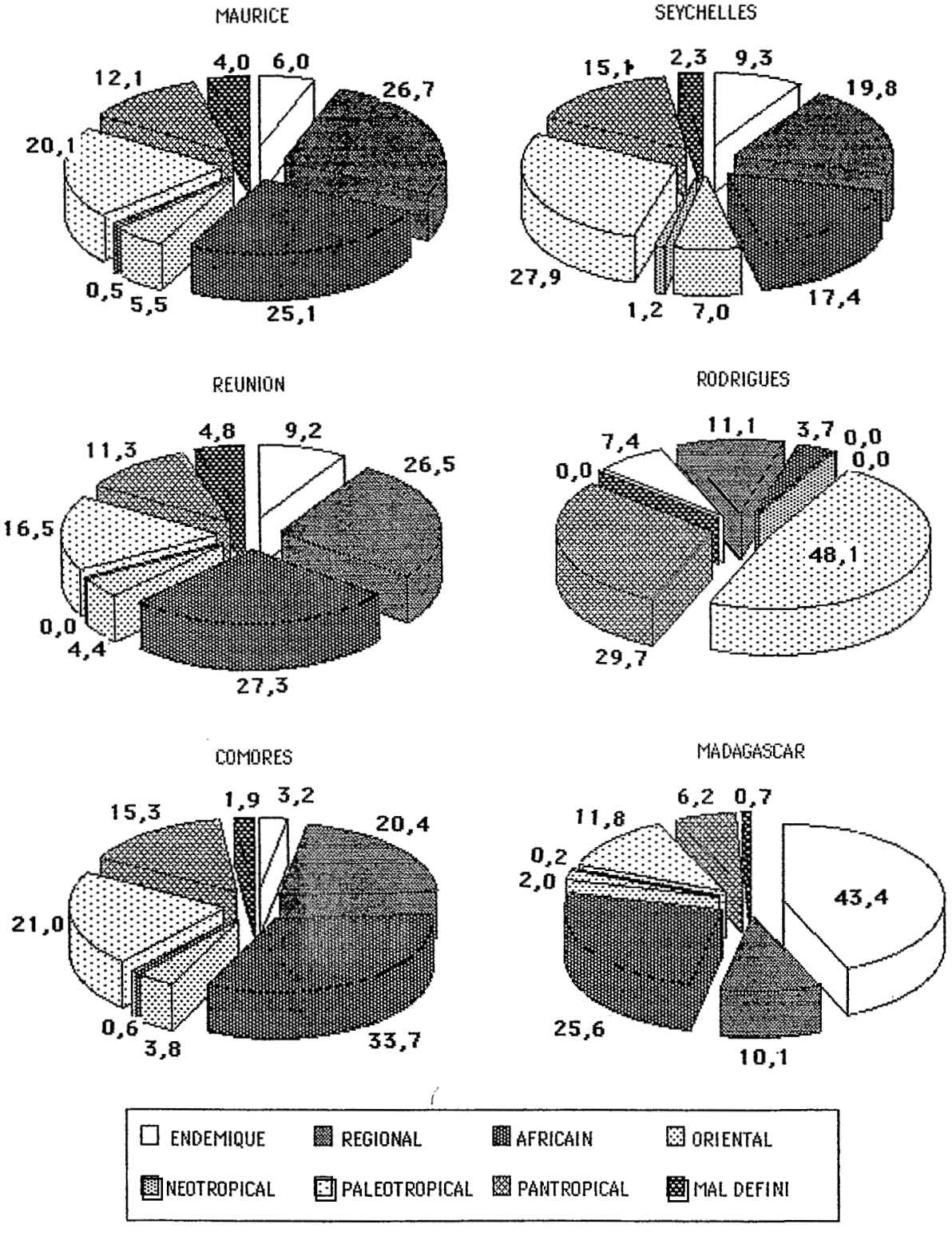


Fig. 4. Spectre chorologique des Ptéridophytes (niveau spécifique) des différentes îles de la région malgache (les chiffres représentent des pourcentages).

CONCLUSION ET DISCUSSION

La Région malgache englobe des îles ou archipels d'origine ancienne, gondwanienne (Madagascar et les îles granitiques des Seychelles) et d'autres d'origine récente, volcaniques (les Comores, La Réunion et Rodrigues) ou coralliennes (Aldabra et plusieurs autres petits îlots épars, non pris en compte dans cette étude).

1. La flore ptéridologique de la Région malgache compte, 684 espèces dont 391, soit 57,2%, sont endémiques. Ces chiffres, comparativement à ceux connus pour d'autres régions du monde, traduisent une diversité spécifique moyenne mais un taux d'endémisme exceptionnellement élevé. En effet, 1000 espèces de fougères homosporées[1], dont 33% d'endémiques, sont connues de Bornéo, 950 dont 44% d'endémiques des Philippines, 1000 dont 45% d'endémiques des Grandes Antilles et 1500 dont 40% d'endémiques des Andes, du Vénézuela à la Bolivie (TRYON, 1986).

2. La diversité et l'originalité de cette flore s'explique par un ensemble de facteurs physiques et historiques:

La Région malgache est entièrement située dans la zone tropicale australe et jouit d'un climat constamment chaud et humide avec des saisons le plus souvent peu contrastées. Aussi, la forêt dense sempervirente, biotope favorable au développement de la majorité des fougères, occupe t-elle encore une large superficie.

Les deux plus grandes îles de la région, Madagascar et la Réunion, ont un relief très accidenté et plusieurs de leurs sommets dépassent 2000 m.d'altitude; or l'on sait que la plus grande diversité des Ptéridophytes se rencontre dans les régions montagneuses humides des tropiques. A titre d'exemple, 609 espèces ont été recensées à Bornéo, sur le seul Mont Kinabalu qui domine à 4.175 m d'altitude et la diversité maximale sur ce massif a été observée à 1500 m (PARRIS *et al.*, 1992). A l'opposé, 220 espèces seulement sont connues du Bassin Amazonien, au Brésil (TRYON, 1986).

La diversité des habitats multiplie les chances d'implantation et de développement des diaspores; le relief accidenté qui isole ces habitats favorise les phénomènes de spéciation qui ont été et sont encore très actifs à Madagascar (GUILLAUMET & MANGENOT, 1975) et probablement à La Réunion, comme l'atteste la présence de « séries évolutives » dans les genres *Asplenium* , *Ctenitis* et *Diplazium* par exemple.

La végétation malgache, à l'inverse de celle de l'Afrique, n'a été que peu affectée par les variations climatiques du Quaternaire, ce qui explique en grande partie le contraste, souvent décrit, qui existe entre la flore des deux entités géographiques. En ce qui concerne les Ptéridophytes, environs 500 espèces seulement sont connues de l'Afrique continentale. Le genre *Platycerium* dont l'origine est gondwanienne et peut-être africaine (HENNIPMAN & ROOS, 1982) est représenté en Afrique par 3 espèces dont 2 endémiques, et dans la Région malgache par 4 espèces dont 3 endémiques. Le genre *Blechnum*, subcosmopolite mais surtout présent dans l'hémisphère Sud, est représenté en Afrique par 7 espèces, tandis que 13 espèces sont connues de la Région malgache (SCHELPE, 1952). Les exemples pourraient être multipliés. Malgré cela, les affinités de la flore de la Région malgache sont surtout africaines, plus fortes avec l'Afrique tropicale qu'avec l'Afrique australe.

---

[1] La très grande majorité des Ptéridophytes sont homosporées, seules les *Selaginellaceae* , les *Isoetaceae* et les Hydroptéridales (fougères aquatiques) sont hétérosporées.

3. La comparaison des listes floristiques de chacune des îles ou archipels du Sud-Ouest de l'Océan Indien confirme le fait que la flore de la région n'est pas homogène. Il existe deux centres principaux de diversité des Ptéridophytes:

- Le premier Madagascar, île continentale ancienne, dont le socle est précambrien et dont la flore ptéridologique connue à ce jour est composée de 583 espèces dont un peu moins de la moitié sont endémiques. Cette flore présente les affinités les plus marquées avec l'Afrique; les espèces à large répartition ne représentent que 18% du spectre chorologique, et sont en majorité paléotropicales;

- Le deuxième est représenté par La Réunion et Maurice, deux îles volcaniques récentes, respectivement de 2 et 7,8 millions d'années, qui ensemble, possèdent 275 espèces de Ptéridophytes dont 61, soit 22,2%, sont endémiques. L'élément paléo- et pantropical de cette flore est aussi important que l'élément africain;

Les Seychelles, considérées comme un centre secondaire de diversité pour les Angiospermes, possède également une flore ptéridologique originale, comprenant 8 espèces endémiques dont l'une, *Afropteris barklyae* (Baker) Alston, est le seul représentant du genre *Afropteris* dans la région.

L'appartenance des Comores au centre de diversité de Madagascar ne nous semble pas évidente mais il faut souligner que les données botaniques sur cet archipel sont peu nombreuses et déjà anciennes.

L'île Rodrigues, traditionnellement rattachée aux îles de La Réunion et de Maurice au sein des Mascareignes, présente, malgré ses deux espèces de Sélaginelles endémiques, une flore très pauvre, largement dominée par l'élément paléotropical. Il est difficile de trouver des points communs entre cette flore et celle des deux autres îles des Mascareignes. Une connaissance plus précise des caractères taxonomiques des quelques espèces à aire de répartition limitée permettrait peut-être de prendre position.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BADRE, F.& Th.CADET, 1978. The Pteridophyte of Réunion Island. Fern Gaz., 11(6) : 349-365.

CADET, Th., 1977. La végétation de l'île de La Réunion: Etude phytoécologique et phytosociologique. Thèse de l'Université d'Aix-Marseille, 362p.

CHRISTENSEN, C.,1912 .On the ferns of the Seychelles and Aldabra Group. Trans. Linn. Soc. London, Bot., 7: 409-422.

CHRISTENSEN, C.,1932. The Pteridophyta of Madagascar. Dansk. Bot.Ark., 80: 1-253.

DAVIS, S.D., V. H. HEYWOOD & A.C. HAMILTON, 1994. (Eds.). *In*: Centres of plant diversity, a guide and strategy for Conservation.1, Europe, Africa, South West Asia and the middle East. W.W.F. and I.U.C.N.

DEJARDIN, J., J.L. GUILLAUMET, & G. MANGENOT, 1973. Contribution à la connaissance de l'élément non endémique de la flore malgache (Végétaux vasculaires). Candollea, 28: 325-391.

DES ABBAYES, H., 1948. Caractères et affinités de la flore des Cladonia (Lichens) de la Région malgache. Mém. Inst .Sc. Madagascar., sér.B, Biol. Vég.,1(2): 21-27.

GOOD, R., 1964. The Geography of the flowering plants. Longmans Press, London.

GUILLAUMET, J.L .& MANGENOT, 1975. Aspects de la spéciation dans la flore malgache. Boissiera, 24: 119-123.

HENNIPMAN, E.& M.C. ROOS, 1982. A monograph of the fern genus Platycerium (Polypodiaceae). North-Holland, Publishing Company, Amsterdam, Oxford, New-York.

HOLTTUM, R.E., 1974. Thelypteridaceae of Africa and adjacents islands. J.S. Afr. Bot., 40(2): 123-128.

HOLTTUM, R.E., 1981.The tree-ferns of Africa. Kew Bull., 36(3): 463-483.

IWATSUKI, K., 1984. Studies in the systematics of filmy ferns, VII. A scheme of classification based chiefly on the Asiatic species. Acta Phytotax. Geobot., 35:165-179.

KRAMER, K.U., 1972. Lindsaeoid ferns of the Old World, IX, Africa and its islands. Bull. Jard. Bot. Nat. Belg., 42: 305-345.

LORENCE, D.H., 1976.The Pteridophytes of Rodrigues Island. Bot. J. Linn. Soc., 72: 269-283.

LORENCE, D.H., 1978. The Pteridophytes of Mauritius (Indian Ocean): ecology and distribution. Bot. J. Linn. Soc., 76: 207-247.

MONOD, Th., 1957. Les grandes divisions chorologiques de l'Afrique. Cons. Sc.Afr. au sud du Sahara, Publ. 24, 147p.

PARRIS, B.S., 1990. Grammitidaceae. *In*: K. Kubitzki (ed.) The families and genera of vascular plants 1: 153-157.

PARRIS, B.S., R.S. BEAMAN, & J.H. BEAMAN, 1992. The Plants of Mount. Kinabalu, 1. Ferns and fern allies. Royal Botanic Gardens, Kew,165p.

RENVOIZE, S.A., 1975. A floristic analysis of the western Indian Ocean coral islands. Kew Bull., 30(1): 133-152.

ROBERTSON, S.A., 1989. Flowering plants of Seychelles. Royal Botanic Gardens, Kew, 327p.

SCHELPE, E., 1952. A revision of the african species of Blechnum. J.. Linn. Soc. London, Bot., 53: 487-510.

TAKHTAJAN, A.,1986. Floristic regions of the World. University of California Press, USA, 522p.

TARDIEU-BLOT, M. L., 1951-1971. *In:* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Paris, Fam. 1 - 13 bis.

TARDIEU-BLOT, M. L., 1960. Les fougères des Mascareignes et des Seychelles.Notul. Syst.(Paris), 16: 151-201.

TRYON, R., 1970. Development and evolution of fern floras of oceanic islands. Biotropica, 2(2): 76-84.

TRYON, R.,1986. The biogeography of species, with special reference to Ferns. Bot. Rev., 52 (2): 118-156.

WHITE, F., 1986. La végétation de l'Afrique. Recherche sur les ressources naturelles XX. ORSTOM - UNESCO, Paris, 384p.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 121-124

TRANSITION ENTRE LES DOMAINES DU CENTRE ET DU SAMBIRANO : PROPOSITION D'ETUDE PAR L'ANALYSE DE LA FLORE DE LA RESERVE SPECIALE DE MANONGARIVO

Laurent GAUTIER, Cyrille CHATELAIN & Rodolphe SPICHIGER

Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Case Postale 60, CH-1292 Chambésy/GE, SUISSE

ABSTRACT.- The climax formation of the Sambirano domain is a lowland evergreen forest whose floristic composition differs markedly from that of the East coast forests. They are separated by the montane sclerophyllous forests of the Central domain. We propose to measure the intensity of this separation by a detailed analysis of the altitudinal ecocline in the Manongarivo Special Reserve.

KEY-WORDS.- Sambirano, Center, Altitudinal ecocline, Manongarivo, GIS

RESUME.- La formation climacique du domaine du Sambirano est une forêt dense humide sempervirente de basse altitude dont la composition floristique se démarque sensiblement de celles de la côte est. Elle en est séparée par la forêt sclerophylle de montagne du domaine du Centre. Nous proposons de mesurer l'intensité de cette séparation par une analyse fine de l'écocline altitudinal dans la Réserve Spéciale de Manongarivo.

MOTS-CLES.- Sambirano, Centre, Ecocline altitudinal, Manongarivo, SIG

INTRODUCTION

Le domaine du Sambirano est la seule région de basse altitude de la côte ouest de Madagascar qui présente un climat tropical humide propice au développement d'une forêt dense ombrophile. Cette forêt rappelle par sa structure et sa grande diversité les forêts de la côte est. Mais les espèces qui la composent sont en partie différentes. Dans sa cartographie de la végétation de Madagascar, HUMBERT (1951, 1955), s'appuyant sur la classification de PERRIER DE LA BATHIE (1921), la considère comme faisant partie de la région orientale, mais au sein d'un domaine propre. Si cette conception est reprise par KOECHLIN *et al.* (1974), elle est actuellement remise en question.

L'isolement floristique du domaine du Sambirano (Fig. 1) est assuré au nord comme au sud par des formations plus sèches. Vers l'est, on atteint le massif du Tsaratanana et du Manongarivo où le climat reste humide, mais où les altitudes augmentent rapidement avec un refroidissement consécutif du climat: on pénètre dans le domaine du Centre. Si quelques espèces de plaine se rencontrent aussi à ces altitudes plus élevées, la plupart restent confinées aux basses altitudes et sont actuellement physiquement séparées de leurs homologues des forêts denses de la côte est. Les quelques données sur le passé climatique (quaternaire récent) qui ont été présentées à ce

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

congrès laissent supposer que cet isolement a probablement été autrefois plus accentué, en particulier lors des épisodes froids.

Essayer de quantifier l'intensité de cet isolement c'est apporter des éléments de réponse à la question de l'endémisme régional du Sambirano.

La Réserve Spéciale de Manongarivo possède à ce titre un intérêt particulier. Comme dans le massif du Tsaratanana, une transition s'opère entre une végétation de forêt dense humide de basse altitude du domaine du Sambirano et une forêt sclérophylle de montagne en continuité avec les massifs du centre. C'est donc un terrain d'étude désigné pour notre problématique.

METHODE

Nous nous proposons de dresser un inventaire floristique aussi complet que possible de la réserve. En plus de nombreuses récoltes personelles, cet inventaire se basera sur des collections récentes dues à d'autres équipes de botanistes ainsi que sur des échantillons cités dans la littérature (Flore de Madagascar; révisions et monographies diverses).

En situant les espèces rencontrées dans l'ensemble de leur distribution (approchée également par les échantillons d'herbier et la littérature) nous les répartirons en trois catégories principales: espèces sambiraniennes; espèces du Centre; espèces présentes dans les deux domaines. Ce cataloguage sera par ailleurs l'occasion de faire le point sur l'intensité de l'endémisme du Sambirano à la lumière des révisions taxonomiques récentes.

Nous proposons de choisir ensuite dans chaque catégorie une vingtaine d'espèces comme marqueurs des cortèges floristiques en présence. Ces espèces devront être facilement identifiables à l'état végétatif afin de pouvoir les reconnaître à toute saison sans ambiguité. La présence ou l'absence de ces espèces dans une centaine de sites choisis stratégiquement sur la surface de la réserve nous permettra de dresser une cartographie détaillée de leurs limites de distribution.

Dans le cadre du projet Ecologie Politique et Biodiversité (conservation, espèces médicinales, système de santé rural), nous avons mis en place un Système d'Information Géographique de la réserve (Fig. 2). Outre des informations sur le milieu humain (population, voies d'accès, déforestation récente) ce SIG comporte des couches d'informations sur le milieu naturel: altitude (donc pentes et exposition); géologie; pédologie; réseau hydrographique; végétation simplifiée issue d'une image satellite et de cartes antérieures. Toutes les données sur la flore et la végétation que nous récoltons sont positionnées précisément par un GPS, ce qui nous permet de les intégrer directement au système.

Ce SIG servira d'une part à choisir les sites géographiquement importants où nous mènerons nos observations. Il sera ensuite l'outil principal pour l'analyse de nos données. Il permet la cartographie détaillée de la distribution des espèces, de même que des analyses de corrélation entre leur présence et les différents facteurs du milieu. Nous espérons ainsi pouvoir détailler pour chacune d'elles les facteurs qui influent sur leur distribution ainsi que leur potentialité à les transgresser.

REMERCIEMENTS:

Cette étude a pu débuter grâce à l'appui du Fonds National Suisse pour la Recherche Scientifique (PPE, Module 7, Requête N° 5001-038159/1).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

HUMBERT, H., 1951. Les territoires phytogéographiques du nord de Madagascar, Compt. Rend. Somm. Séances Soc. Biogéogr., 246: 176-184.

HUMBERT, H., 1955. Les territoires phytogéographiques de Madagascar, *In*: Colloques internationaux du C.N.R.S., 59: Les divisions écologiques du monde. Moyen d'expression, nomenclature, cartographie. Paris, juin-juillet 1954. Année biologique, 3e sér. 31: 439-448.

KOECHLIN, J., J.-L. GUILLAUMET & P. MORAT, 1974. Flore et végétation de Madagascar. J. Cramer, Vaduz. 687 pp.

PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1921. La végétation malgache. Ann. Inst. Bot.-Géol. Colon. Marseille, 3e ser., 9: 1-268, carte.

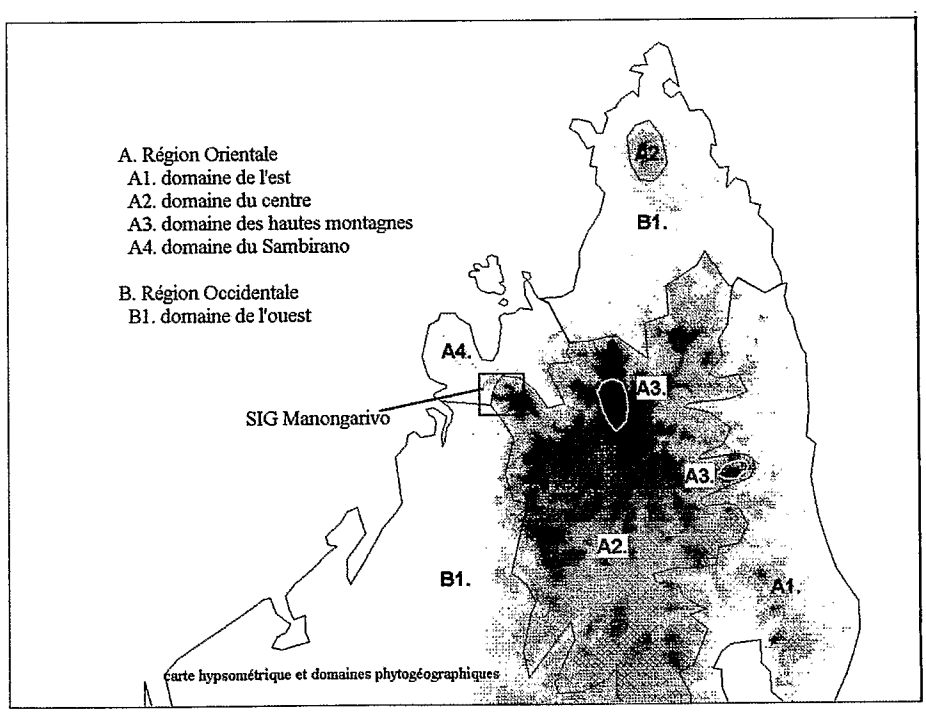


Fig. 1: Les territoires phytogéographiques du nord de Madagascar (d'après HUMBERT, 1951), avec teintes hypsométriques.

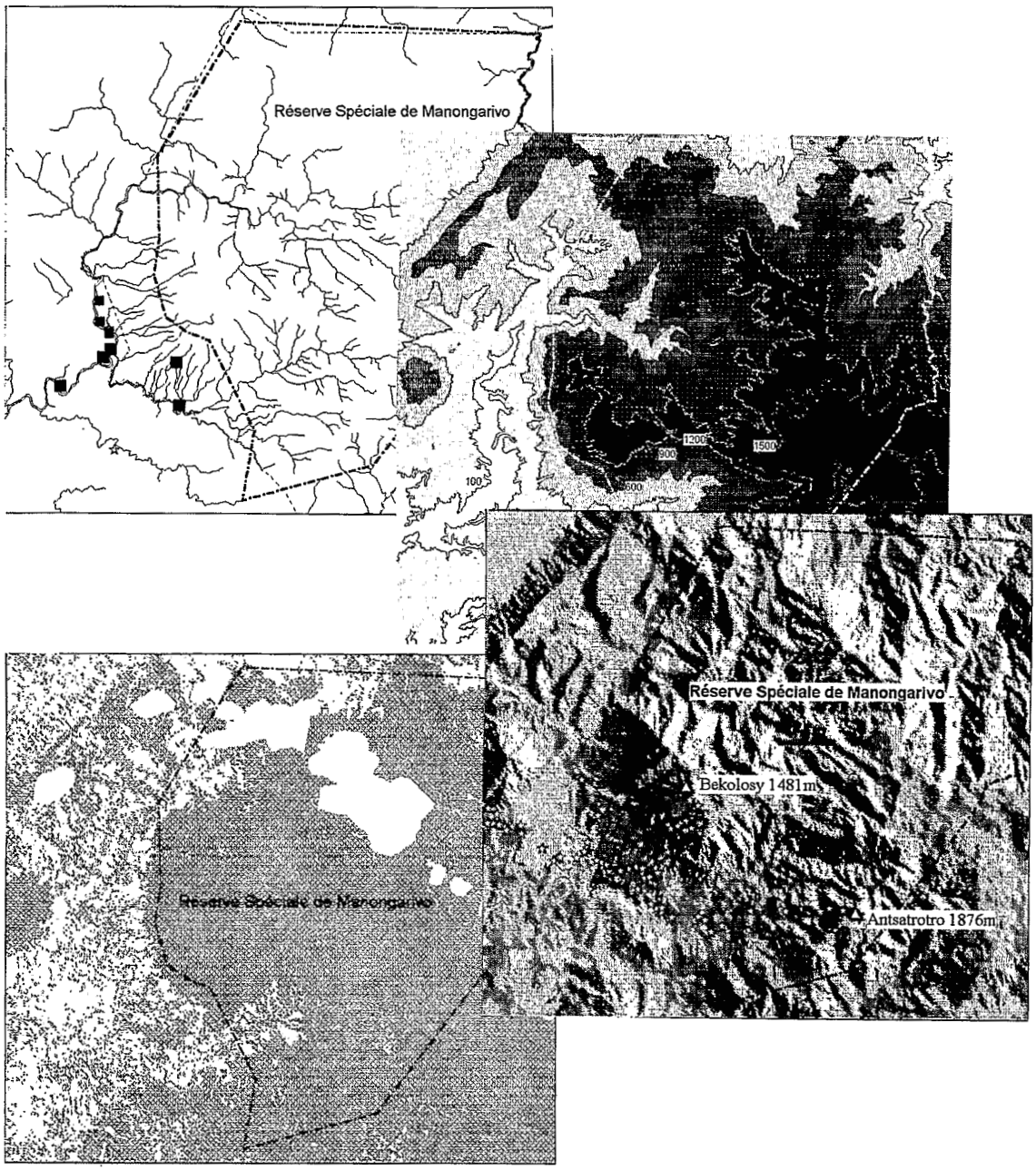


Fig. 2: Le SIG de Manongarivo: exemples de plans: relief (simulation d'éclairement par l'Est); hydrographie; altitudes; clasification forêt-non forêt issue d'une image satellite.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 125-136

ENDEMISM AND NON-ENDEMISM IN THE FLORA OF SOUTH-WEST MADAGASCAR

Peter B. PHILLIPSON

Botany Department, Rhodes University, P.O. Box 94, Grahamstown, 6140, SOUTH AFRICA

ABSTRACT.- The flora of the South-Western Domain of Madagascar is known for its diversity of bizarre xerophytes and high levels of species endemism, both characteristics being due, at least in part, to the harshness of the climate. However, new discoveries and taxonomic revisionary work over the past 60 years have caused much of the published information about species diversity and endemism in Madagascar to become out-of-date. While information on the endemic components of the flora and their distribution may be of considerable value to conservation and intrinsic fascination to biologists, the non-endemic components provide an important insight into the origins and evolution of the flora. This paper reviews species endemism and diversity in the domain, and examines in detail the non-endemic component of the flora, in an attempt to provide a better understanding of the origins and relationships of the flora.

KEY-WORDS.- Seed dispersal, Africa, Xerophytes, Biogeography, Deciduous thicket

RESUME.- La flore du domaine sud-ouest de Madagascar est connue pour sa diversité de xérophytes bizares et par son taux élevé d'espèces endémiques, ces deux caractéristiques étant la conséquence, au moins en partie, des conditions extrêmes du climat. Cependant, de nouvelles découvertes associées aux travaux de révision réalisés dans les derniers 60 ans, ont démontré que la plupart des informations publiées sur la diversité spécifique et l'endémisme à Madagascar étaient périmées. Si les informations sur les composants endémiques de la flore et leur distribution peuvent être d'une valeur considérable pour la conservation et pour la fascination intrinsèque des biologistes, les composants non-endémiques apportent un important aperçu sur les origines et l'évolution de la flore. Dans la présente note, sont révisés l'endémisme spécifique et la diversité dans le domaine, et examinés en détail les composants non-endémiques de la flore, dans le but d'apporter une meilleure compréhension sur les origines et les relations de la flore.

MOTS-CLES.- Dispersion des semis, Africa, Xérophytes, Biogéographie, Fourré caduque

INTRODUCTION

The flora of the South-Western Domain of Madagascar is known for the diversity of bizarre xerophytes that characterise the deciduous thicket of the area. Any visitor to the area cannot fail to have been impressed by the plants: the famous cactus-like Didiereaceae, the only family endemic to the south-west of Madagascar; the other succulents, many of which flower dramatically during the driest months while most of the vegetation is dormant; the swollen trunks of the Baobabs (*Adansonia* spp.) and the other « bottle-trees » such as species of *Delonix*; or the sudden flush of flowering that takes

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

place locally after rains, that almost overnight converts bushes that appeared dead into a display of flowers and young leaves.

South-west Madagascar is also well-known for its high number of endemic species, which include taxa that are relatively widespread within the area as well as local endemics known from only a few small populations. Species endemism in south-west Madagascar has often been misquoted in the literature at around 90%. This figure is based on that of PERRIER DE LA BATHIE (1936), but it actually represents the number of species found in the south-west that are endemic to Madagascar, not the number of species strictly endemic to the area. As such it is impossible to relate the level of endemism in the south-west, or indeed in any floristic domain of Madagascar for which only this type of data is available, to levels of endemism of other floras elsewhere in the world.

Since PERRIER DE LA BATHIE'S work the level of endemism of the known flora of the region have been influenced by three factors. Firstly, many new species have been described, secondly many species have been lost in synonymy under more widespread species and thirdly several species have been found to occur in south-west Madagascar that also occur elsewhere. HUMBERT (1959) accepted PERRIER DE LA BATHIE'S estimation of levels of endemism, however now, about 60 years later, it is timely to review this in the light of recent discoveries and taxonomic changes.

It is clear that endemism in south-west Madagascar is not equally distributed between different vegetation types. The low level of species diversity and endemism in the wooded grasslands (savannah ecosystems as they are often called) has been thoroughly documented by MORAT (1973), and information for the mangrove vegetation is readily available (KOECHLIN *et al.*, 1974; RABESANDRATANA, 1984). However comparable data is not available for the deciduous thicket which makes up the bulk of the primary vegetation of the region, nor for the riverine gallery forests.

The basic reasons why Madagascar as a whole is rich in endemic species are well documented (see other contributions in this volume). Details of the tectonic history and palaeoclimate forming the basis of current our understanding of the biogeography of Madagascar, and are believed to be the main causes of the high endemism in Madagascar. However the aridity of the south-west serves to biologically isolate the area, at least partially, from the rest of the island. Despite the powerful forces that have caused and maintained a high level of species endemism in the area, the fact remains that a percentage of its species are not endemic and are shared with other regions of Madagascar and elsewhere. The question « why do certain plant species occur in south-west Madagascar and elsewhere? » has to be asked.

There are 4 possible answers to this question.

1. Species may have been present in Gondwanaland before the separation of the continents - however given our understanding of geological history this is unlikely, at least in the case of flowering plants.

2. Species may have been dispersed gradually across relatively short distances via continuous land bridges, or « island hopped » across « stepping stones ».

3. Species may have been dispersed long distances by chance dispersal by migratory flying animals (primarily birds), or by wind or ocean currents.

4. By human introductions, intentional or accidental.

In each of cases 2 to 4 above, the mechanism of seed (or spore) dispersal of an individual species is obviously of considerable importance in understanding how it may have been dispersed to its present distribution range. Seed dispersal mechanisms are therefore an important aspect of the study of the causes of plant species endemism, although this is an area of study that has been explored very little, at least in relation to the flora of south-west Madagascar.

The present study has the following aims.

1. To review the actual level of plant species endemism in south-west Madagascar.

2. To determine the relative endemism in the major vegetation types in south-west Madagascar.

3. To investigate the relationship of seed dispersal mechanisms to patterns of endemism.

The delimitation of the study area follows that of earlier authors (VIGUIER, 1914; PERRIER DE LA BATHIE, 1921, 1936; HUMBERT, 1955) (see Fig. 1).

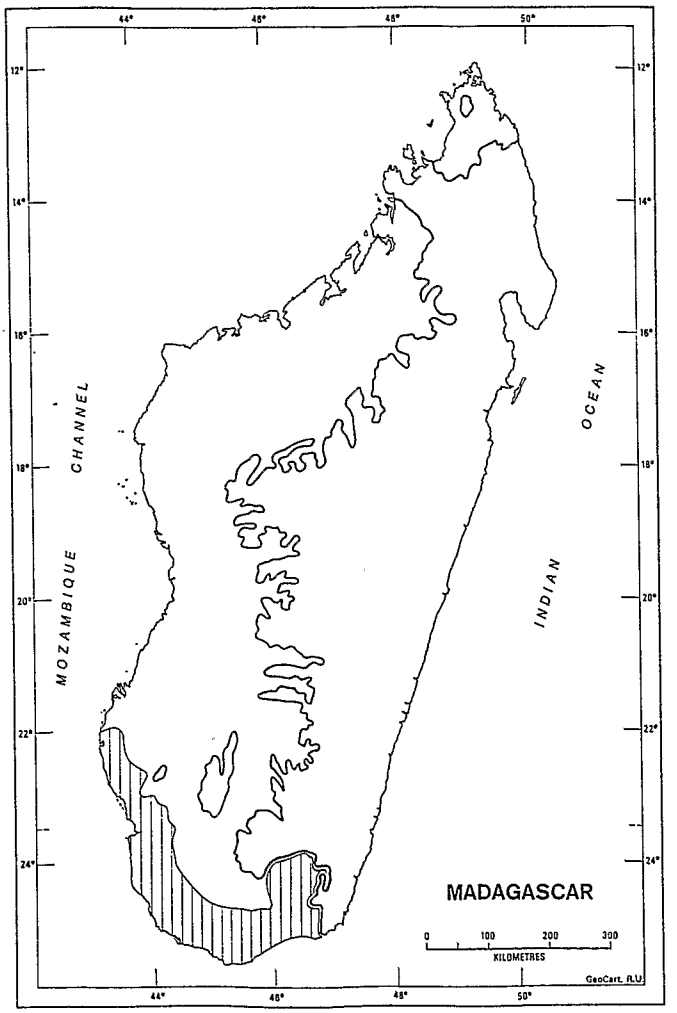


Fig. 1. Map of Madagascar showing the south-western region (shaded).

METHODS

While it would be desirable to undertake an analysis of all species in the region, this is impractical for several reasons. Firstly because the taxonomy of many groups is inadequate. Secondly because accurate up-to-date information on the distribution of many species is not available in the literature and would be extremely time consuming to compile from herbarium records. Therefore only a sample of the flora of south-west Madagascar has been included in the study. Thus certain Rubiaceae, Fabaceae, Euphorbiaceae and the genus *Grewia*, among others, have been excluded, and the study has been limited to tree and shrub species only. The sample consists of 448 species that are considered to be adequately known and for which reliable information is readily available. Data has been obtained from flora accounts and other literature, from the TROPICOS database, and from personal collection records, including detailed surveys in riverine forest in the Special Reserve of Beza-Mahafaly and in Berenty Private Nature Reserve. As such the sample represents over 50% of the entire tree and shrub flora of the region.

Each species was classified according to the following broad biogeographic categories.

1. Endemic to south-west Madagascar. A rather broad circumscription was taken, species that have their main distribution range within the south-west, but which extend along the coast to Morondava or Fort Dauphin, or which occur on rocky outcrops in the southern interior such as around Ihosy have included.

2. Endemic to Madagascar (including the Comoro islands), but not confined to the south-west. These have been subdivided into:

i) those that are widespread throughout Madagascar, occurring in both the Eastern and Western Regions;

ii) those that also occur elsewhere in the Western Region;

iii) those that also occur in the Eastern Region;

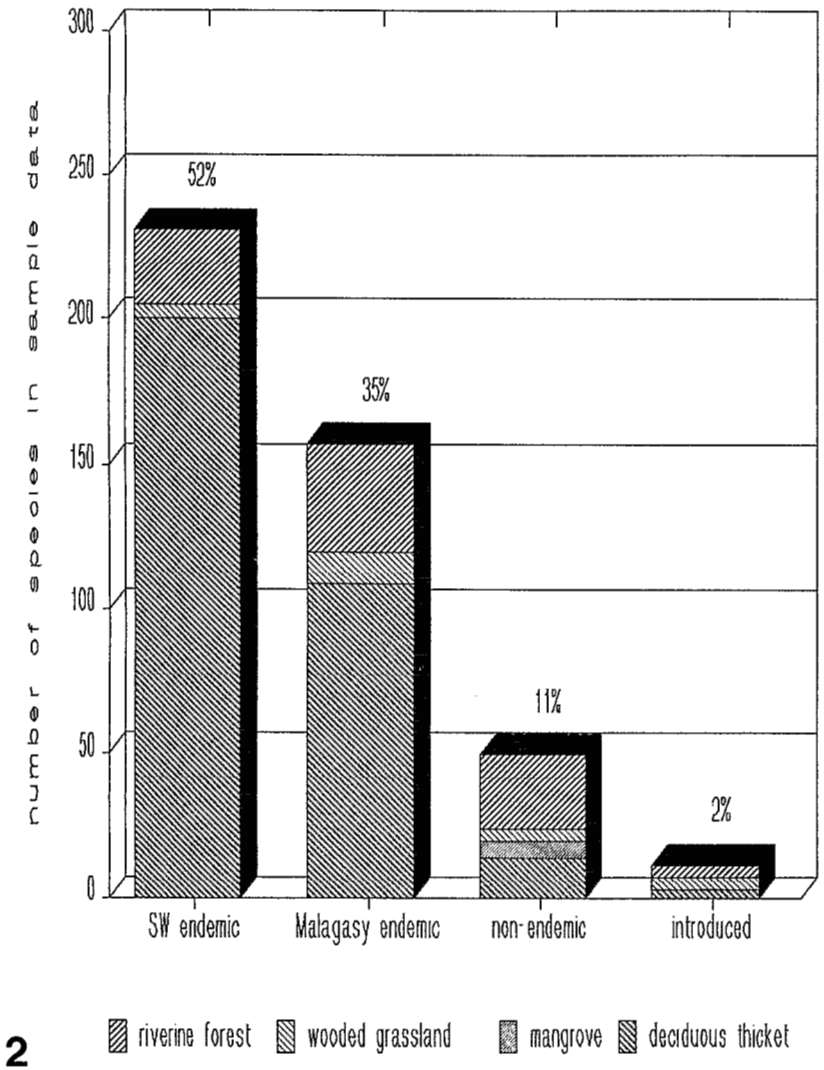
3. Not endemic to Madagascar.

Seed dispersal mechanisms for each species has been recorded based on whether the plant possesses fleshy fruits known to be or likely to be dispersed by migratory birds, and whether the plant is known to be dispersed by ocean currents. Species with neither adaptation are referred to as « short-distance dispersers ».

RESULTS

1. Overall Endemism and Relative Diversity

Of the sample of 448 species, 231 (51.56%) are endemic to south-west Madagascar, and a further 157 (35.04%) are endemic to Madagascar. Eliminating the 11 species that are known or believed to have been introduced by humans, we obtain a



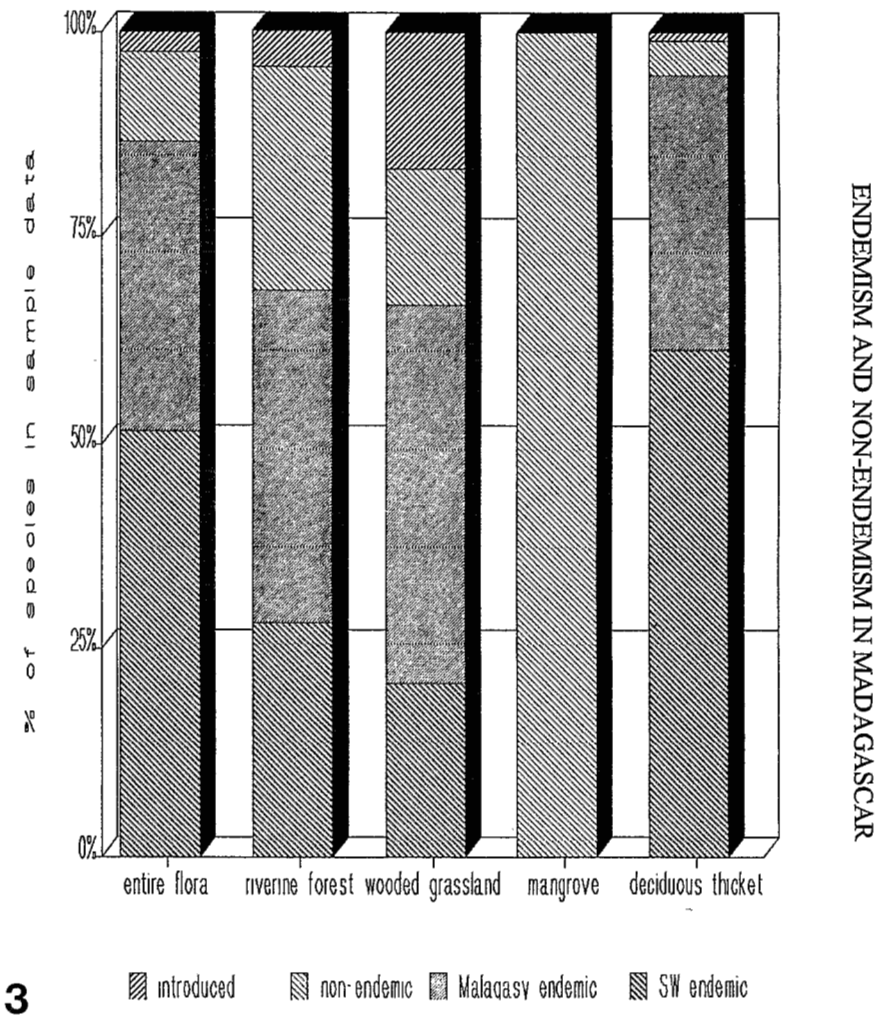


Fig. 2. Breakdown of species in each biogeographic category according to vegetation type.
Fig. 3. Percentage breakdown of species in each vegetation type according to biogeographic category.

figure of 52.86% for species endemism, and an additional 35.93% other Malagasy endemics not restricted to the south-west. Many more species occur in deciduous thicket (72.77%) than other vegetation types. The non-endemic and introduced components of the flora, comprise of 49 (10.94%) and 11 (2.46%) species respectively. More than half (51.02%) of the non-endemic, but (presumed) native species occur in riverine forest. A detailed breakdown of numbers of species in each biogeographic class according to vegetation type is given in figure 2.

2. ENDEMISM IN EACH VEGETATION TYPE

The deciduous thicket has by far the largest proportion of endemic species (61.35%). The riverine forest and wooded grassland floras consist of only 28.26% and 20.83% endemic species respectively. The wooded grassland contains the highest percentage of introduced species, although at 16.67% this is surprisingly low. The mangrove vegetation comprises entirely of non-endemic species. A detailed breakdown of the percentage of species in each vegetation type according to biogeographic class is given in figure 3.

On its own, the flora of the deciduous thicket consists of 61.35% endemic species and 33.44% other Malagasy endemics, or put another way a non-Malagasy endemic component of only 5.21% of its species.

3. SPECIES SHARED WITH OTHER AREAS OF MADAGASCAR

Of the 157 species that are shared between the south-west and other parts of Madagascar, 74.50% are shared with the west (25.36% of the entire flora), 8.05% with the east, and 17.45% occur in both. The distribution of these among the different vegetation types is similar to that of the entire flora.

4. DISTRIBUTION OF SEED DISPERSAL MECHANISMS

Of the entire sample, 171 (38.17%) have fleshy seeds, known or likely to be bird dispersed, 8 (1.79%) are known to be transported long-distances by ocean currents and the remaining 269 (60.04%) of the species are not adapted for dispersal either by migratory birds or ocean currents. This proportion is not equal across the different biogeographic classes or the different vegetation types. Only 70 (30.30%) of the endemic species are bird-dispersed, while considerably higher proportions of bird-dispersed species are found among the other biogeographic classes. This is particularly noticeable in the case of the non-endemic component of the flora, which includes 67.34% bird-dispersed species and 16.33% ocean-dispersed. A detailed breakdown of the numbers of species in each biogeographic class according to dispersal mechanism is given in figure 4.

Of particular interest are the eight species which are not Malagasy endemics but which have no obvious adaptations for bird or ocean current dispersal. Two of these are weedy species, which may have been introduced by humans although there is no direct evidence for this. One of the species, *Pisonia aculeata*, is of little consequence, being

relatively uncommon and confined to ruderal habitats, however the other, *Hyphaene coriacea*, is an important component of wooded grasslands. The distribution patterns of the remaining six species are more enigmatic, these are given in Table I, and are discussed in greater detail below.

5. Relation of Dispersal Mechanisms to Vegetation types

Riverine forest has a higher proportion of bird dispersed species, with 47.83%, rather than less than 40% in all the other categories. Details of the ocean-dispersed species are given in Table II, they include all six mangrove species, and two species of disturbed habitats which occur primarily in south-west Madagascar on riverine forest margins. A detailed breakdown of percentages of species in each vegetation type according to dispersal mechanisms is given in figure 5.

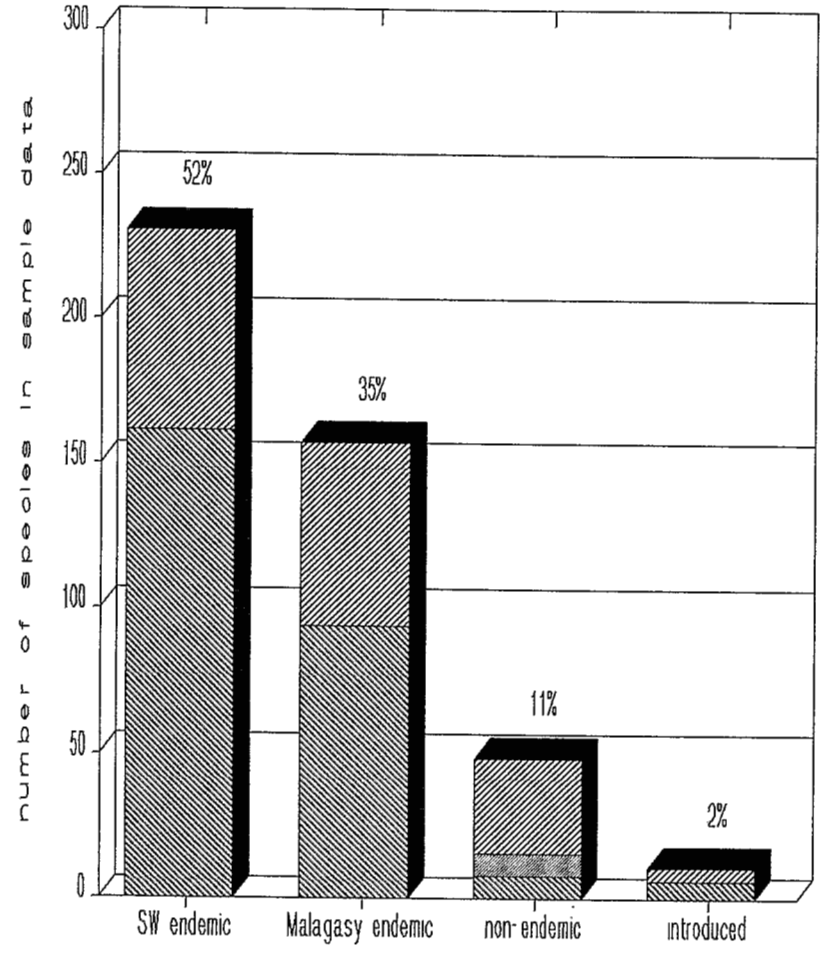
6. Synthesis of Dispersal Mechanism, Vegetation type and Biogeographic Class

In riverine forest more bird-dispersed taxa are non-Malagasy endemics (36.36%) than short-distance dispersers (15.22%). The difference is accounted for by a corresponding increase in south-west endemics (18.18% versus 39.13%). Wooded grassland has a very low level of non-Malagasy endemic short-distance dispersers (6.25%) and many bird-dispersers (37.50%), none of its bird-dispersers are south-west endemics. The deciduous thicket completely lacks non-Malagasy short-distance dispersers, its non-Malagasy component consists entirely of bird dispersers.

DISCUSSION

The results confirm the south-west of Madagascar as an area with extremely high species endemism.. Endemism is markedly higher in the deciduous thicket than the other vegetation types in the south-west. Endemism is low in the wooded grassland supporting the hypothesis that this is not a primary vegetation type in the region. The non-endemic components of the flora, consist predominantly of species that are at least endemic to Madagascar, especially, although not uniquely, the rest of the western region, with which is shares 25/23% of its species (excluding introduced species). The south-west does, however, contain some eastern elements.

The present analysis suggests that the flora of the south-west consists of an assemblage of species that is well differentiated from that of other parts of Madagascar. As such, and in contrast to the opinion of most earlier authors, the area may deserve phytochorological recognition at a higher level than as a domain within a widely circumscribed western region. With an estimated level of endemism of over 50%, and a total endemic flora exceeding 1000 species, south-west Madagascar qualifies as a regional centre of endemism according to WHITE's (1983) criteria



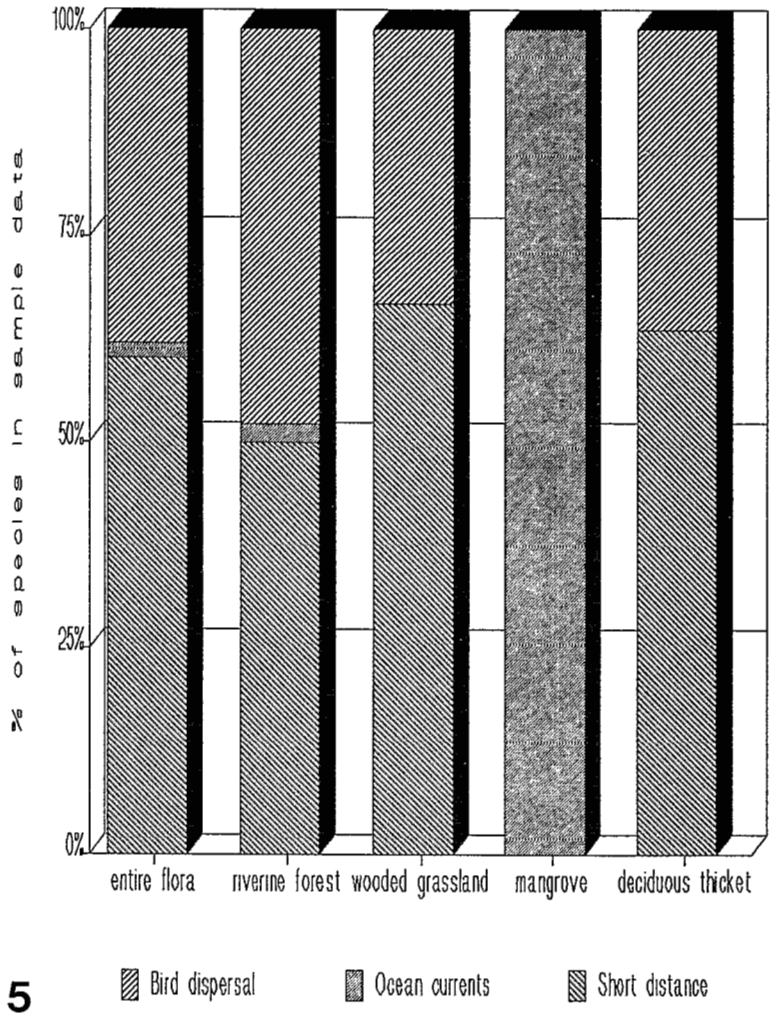


Fig. 4. Breakdown of species in each biogeographic category according to dispersal type.
Fig. 5. Percentage breakdown of species in each vegetation type according to dispersal type.

In general most bird-dispersed species belong to genera which are relatively poorly represented in both south-west Madagascar and the island as a whole, this applies to both endemic and non-endemic genera. Many of these genera are better represented outside Madagascar, and many of the species have their closest relatives in Africa, for example *Elaeodendron humbertii*. It seems likely that these represent taxa which have been introduced comparatively recently, and which have diversified relatively little or not at all. There are, however, some important exceptions, *e.g. Clerodendrum*.

On the other hand, the short-distance dispersed species mostly belong to genera that are well diversified in Madagascar, often throughout the island, and which are more diversified in Madagascar than elsewhere. For example, very diverse large genera such as *Croton* and *Dombeya*, and smaller genera such as *Adansonia* and *Delonix*. The short-distance dispersers that belong to small genera, are frequently taxonomically isolated, such as *Lemuropisum edule*, *Androya decaryi*, although their nearest relatives may also occur in Madagascar. It is suggested that these taxa are in general a more ancient component of the Malagasy flora which have been isolated from other land masses for a much longer period in comparison with the bird or ocean dispersed taxa.

The occurrence of six non-Malagasy endemic short-distance dispersers in south-west Madagascar within the sample of species studied deserves further comment. One of these *Gyrocarpus americanus* is widespread in both new and old world dry tropics including parts of eastern and southern Africa in apparently natural habitats. In Madagascar it is a common constituent of deciduous thicket. It possesses remarkable winged fruits which may be capable of being dispersed long-distances by wind currents, and this may account for its dispersal to Madagascar.

The remaining five species are all common constituents of riverine forest to which they are essentially confined in south-west Madagascar. The taxonomic status of one of these, *Euphorbia tirucalli*, is uncertain, the Malagasy plants have been regarded as distinct (*Euphorbia laro*) from those occurring elsewhere. *Tamarindus indica* is an extremely widespread tropical species, which has a modern distribution that has undoubtedly been influenced by humans, due to its diverse uses and traditional signification in many cultures. In contrast the other three species are African species, *Acacia rovumae* is confined to certain river valleys in coastal areas of eastern Africa, *Bivinia jalberti* also has a restricted distribution in eastern and southern Africa, while *Breonadia salicina* is a more widespread, extending to west Africa. All of these species are somewhat taxonomically isolated in Madagascar. It is suggested that they may have been dispersed to Madagascar from Africa by rafting of fallen trees bearing fruits. If this means of dispersal is a viable means of dispersal and colonisation, it is not surprising that species that have been able to exploit it are riverine species. Not only would they be more likely to fall into rivers which would transport them to the sea, but they would also be more likely to be deposited in a suitable habitat (*i.e.* the banks of an estuary) than non-riverine species.

Migration along land-bridges or short-distance island hopping may have been an important factor in the initial colonisation of Madagascar, and the dispersal of plant species from Madagascar. However there is no evidence from the present study that this is an explanation of the current distribution of individual plant species, since the non-endemic components of the flora can be explained more satisfactorily by other means.

A summary of the results and conclusions presented in this paper are given in Table III. The study takes into account only a sample of the trees and shrubs of the south-west of Madagascar. It would be interesting to extend the study to herbs, sub-shrubs and

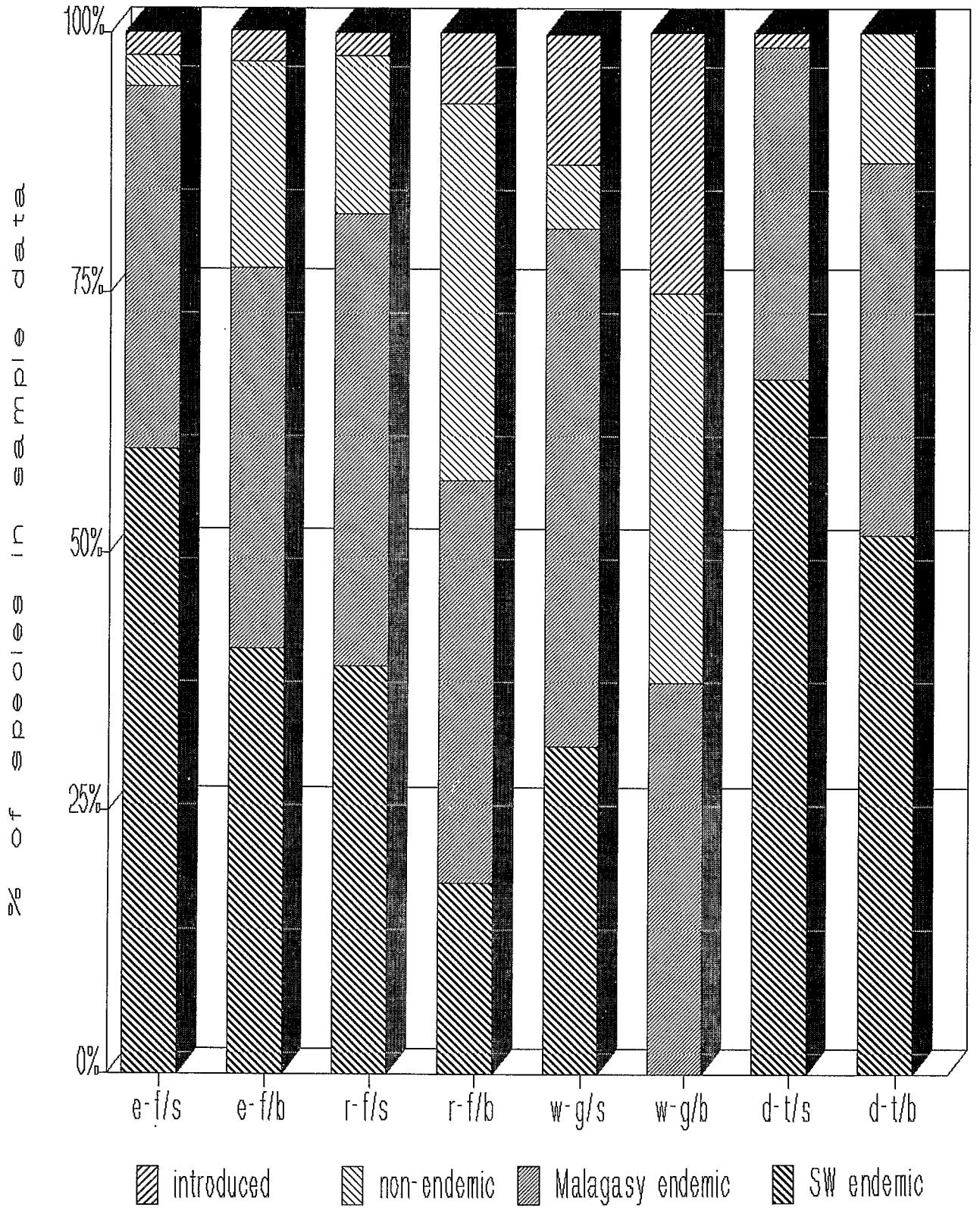


Fig. 6. Percentage breakdown of species in each vegetation type (excluding mangrove) with dispersal type according to biogeographic category (e-f = entire flora; r-f = riverine forest; w-g = wooded grassland; d-t = deciduous thicket; /s = short-distance dispersal; /b = bird dispersal).

lianas, however many of these are very poorly known taxonomically. Among these other life-forms bird dispersal is rare, and the possibility of other means of long-distance dispersal even more limited, except for human dispersed weeds. Among these plants one might therefore expect to find an even higher level of endemism than among the trees and shrubs.

ACKNOWLEDGEMENTS

The author wishes to thank the organisers of the Colloquium for the opportunity to present this paper, to Rhodes University for funding to attend the meeting, and to many colleagues for valuable discussions over the years and during the Colloquium, in particular Pete Lowry and George Schatz (Missouri Botanical Garden). Field work in Madagascar was conducted [through the Missouri Botanical Garden's programme] under collaborative agreements with the Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza (PBZT) and the Direction de la Recherche Forestière et Piscicole (D.R.F.P., FO.FI.FA.), and was funded by a grant from The National Geographic Society. The author gratefully acknowledges courtesies extended by the Government of Madagascar (Direction des Eaux et Forêts -- DEF) and by the Association Nationale pour la Gestion des Aires Protégées (ANGAP).

REFERENCES

HUMBERT, H., 1955. Les territoires phytogéographiques de Madagascar. *In*: Les divisions écologiques du monde: pp. 195-204.

HUMBERT, H., 1959. Origines présumées et affinitées de la flore de Madagascar. Mém. Inst. Sci. Mad., Sér. b (Bio. vég.), 9: 149-187.

KOECHLIN, J., J.-L. GUILLAUMET & P. MORAT, 1974. Flore et végétation de Madagascar. Cramer, Lichtenstein. 687 pp.

MORAT, P., 1973. Les savanes du sud-ouest de Madagascar. Mémoires ORSTOM, 68: 1-236.

PERRIER DE LA BATHIE, H., 1921. La végétation Malgache. Annales de l'Institut Botanico-géologique Colonial de Marseille, sér. 3, 9: 1-226.

PERRIER DE LA BATHIE, H., 1936. Biogéographie des plantes de Madagascar. Soc. Edit. Géogr. Marit. et Col., Paris. 156 pp.

RABESANDRATANA, R., 1984. Flora of the Malagasy Southwest. *In:* A. Jolly, P. Oberlé & R. Albignac (eds.) Madagascar - (Key environments). Pergamon Press, Oxford, pp. 55-74.

VIGUIER, R., 1914. Géographie botanique de Madagascar. Agriculture Pratique des Pays Chauds 14: 243-249, 309-315.

WHITE, F., 1983. The Vegetation of Africa. UNESCO, Paris, 356 pp.

Table I. Generalised distribution and usual habitats of species which are not Malagasy endemics but which occur in SW Madagascar and which are not weedy.
*Malagasy plants may not be conspecific.

Species	Distribution outside Madagascar	Usual habitat
Acacia rovumae Oliv.	Local in E Africa.	Riverine.
Bivinia jalberti Tul.	Local in SE Africa.	Riverine.
Breonadia salicina (Vahl)	Widespread in SE & E Africa.	Riverine.
Euphorbia tirucalli L.*	Widespread Old-world.	Riverine.
Gyrocarpus americanus Jacq.	Widely dispersed Old/New world dry tropics.	Not riverine
Tamarindus indica L.	Widespread Old/New-world.	Essentially riverine.

Table II. Habitats of non-endemic species dispersed long distances by ocean currents.

Species	Habitat
Avicennia marina (Forsk.) Vierh.	Mangrove
Bruguiera gymnorhiza (L.) Lam.	Mangrove
Caesalpinia bonduc (L.) Roxb.	Disturbed, especially river margins
Ceriops tagal (Perrottet) C. Robinson	Mangrove
Entada africana Guillaumet	Disturbed
Lumnitzera racemosa Willd.	Mangrove
Rhizophora mucronata Lam.	Mangrove
Sonneratia alba Sm.	Mangrove

Table III. Summary of main results and conclusions.

The flora of the SW of Madagascar comprises:		
1.	endemic species (231 species)	52%
2.	Malagasy endemics, not confined to SW (157 species)	35%
3.	non-endemics dispersed by ocean currents (8 species)	2%
4.	non-endemics dispersed by wind (1 species: *Gyrocarpus americanus*)	<1%
5.	non-endemics dispersed by birds (33 species)	7%
6.	species with no apparent means of long-distance dispersal, occurring in riverine forest (5 species)	1%
7.	species introduced intentionally or accidentally by humans (11 species)	2%

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 137-145

MADAGASCAR CENTRE DE SPECIATION ET D'ORIGINE DU GENRE *KALANCHOE* (CRASSULACEAE)

Lucile ALLORGE-BOITEAU

INCS-CNRS, Avenue de la Terrasse, 91190 Gif sur Yvette et Laboratoire de Phanérogamie, 16 rue Buffon, 75005 Paris, FRANCE

ABSTRACT.- As a large and nearly pantropical genus, *Kalanchoe* (Crassulaceae) is represented by one species in America, 56 in southern and eastern Africa, and 60 in Madagascar. The genus extends to south-eastern Asia and as far as China, and in all comprises about 125 species. Madagascar contains the largest number of species, suggesting that it is an ancient centre of speciation, and perhaps the centre of origin for the genus; the range of morphological diversity is also greater here than anywhere else. Madagascar is the only region with *Kalanchoe* species that are epiphytic, arborescent, herbaceous or climbing; elsewhere they are always perennial herbs. Distribution maps are presented for the 60 Malagasy species and an analysis is made of evolutionary trends within this diverse group.

KEY-WORDS.- Madagascar, Crassulaceae, Kalanchoe, Geographic distribution

RESUME.- Grand genre pseudopantropical, le genre *Kalanchoe* existe en Amérique avec une espèce, en Afrique du Sud et de l'Est avec 56 espèces, à Madagascar avec 60 espèces et dans le Sud-Est asiatique jusqu'en Chine. Il comporte en tout, environ 125 espèces. Madagascar comprend le plus grand nombre d'espèces du genre *Kalanchoe* (Crassulaceae), ce qui laisse supposer un centre de spéciation ancien, sinon le centre d'origine; on y constate une plus grande diversité morphologique que partout ailleurs. C'est le seul pays comportant des espèces du genre *Kalanchoe* qui soient épiphytes, arborescentes, herbacées ou lianescentes; ailleurs, ce sont des plantes herbacées perennes. Nous présentons les cartes géographiques des 60 espèces malgaches et tenterons d'analyser les tendances évolutives de ces diverses espèces.

MOTS-CLE.- Madagascar, *Crassulaceae, Kalanchoe*, Distribution géographique

INTRODUCTION

La famille des *Crassulaceae* comprend 33 genres et environ 1500 espèces, de répartition géographique mondiale, à l'exception de l'Australie et des îles du Pacifique. Comme le nom l'indique (*crassus* = épais) ce sont des plantes plus ou moins succulentes, vivaces ou annuelles, à feuilles alternes, opposées ou verticillées.

Les *Kalanchoe* sont très différentes des autres genres de la famille des *Crassulaceae*, en ce que leurs fleurs sont gamopétales et que tous les verticilles ne comportent que quatre pièce. (4S- 4P- 8(2x4) E- 4C) La gamopétalie et la réduction des pièces florales sont considérées comme plus évoluées, assurant une meilleur protection des organes de la reproduction.

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de L'ORSTOM, Paris

Dans la famille des *Crassulaceae*, le genre le plus voisin semble être celui des Cotylédons africains; leur port et leur aspect sont semblables avec des fleurs gamopétales, diplostémones, mais pentamères, c'est-à-dire divisées en verticilles de cinq pièces (5S- 5P- 10(2x5) E- 5C), et des espèces qui ne forment en aucune façon, des bulbilles ou des stolons.

Ces modes de propagation existent aussi chez les Saxifrages (*Saxifragaceae,* ordre des Rosales), par stolons, chez *Saxifaga stolonifera* Mierb., originaire de Chine et du Japon, par des bulbilles chez *Saxifraga bulbifera* L., qui naissent à l'aisselle des feuilles.

Comme les *Saxifragaceae*, elles sont extrèmement résistantes aux conditions climatiques, mais, si ces dernières vont de l'Artique jusqu'aux Andes (*Saxifraga magellanica*), jusqu'à 6000m en Himalaya et survivent jusqu'au Pôle Nord, là où aucune autre plante ne peut le faire, les *Kalanchoe* , au contraire, supportent des températures très chaudes, des alternances très grandes entre le jour et la nuit, des natures de terrains très pauvres, calcaires et ces espèces survivent aussi, là où aucune autre espèce ne peut le faire, dans les régions les plus chaudes et les plus sèches du globe. Dans ces conditions extrèmes, elles sont souvent dominantes, sinon exclusives.

Les graines demandent de 14 à 28 jours de germination. Des graines de *K. blossfeldiana* semées en mars ou en avril, en Europe et maintenues à une température de 15 à 20° donneront des plantes fleuries entre février et mai de l'année suivante.

Mais la capacité de reproduction par voie végétative, est tout-à-fait remarquable chez le genre *Kalanchoe*. Il peut apparaître des méristèmes, c'est-à-dire des groupes de cellules indifférenciées, succeptibles de redonner une plante entière, dans toutes les parties de la plante: marge des feuilles, inflorescences, aisselles de feuilles, base du pétiole, base du limbe, etc. Ces deux mécanismes de reproduction leur infèrent une supériorité sur tous les supports.

DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE

Grand genre pseudopantropical, (THOMASSON, 1994) le genre *Kalanchoe* existe en Amérique avec une espèce, (*K. integra* (Medic.) O. Kuntze, syn. *K. brasiliensis* Saint Hilaire (Fl. Bras. Mer. 2: 196, 1829)), en Afrique du Sud et de l'Est avec 56 espèces, à Madagascar avec 60 espèces et dans le Sud-Est asiatique jusqu'en Chine (*K. floribunda* Wright). Il comporte en tout, environ 125 espèces.

Le genre *Kalanchoe* est très diversifié, il comprend aussi bien des arbres lignifiés, des lianes, que des petites plantes épiphytes. La majeur partie sont des plantes de taille moyenne, généralement perennes, mais certaines sont annuelles ou biannuelles. Pratiquement toutes les espèces sont à feuilles crassulescentes, même celles qui poussent dans des zones périodiquement inondées. Son adaptation aux milieux les plus variés, sa capacité de résistance aux conditions défavorables lui permettent de vivre là où il n'y a pas de compétition avec d'autres plantes, telles que les graminées, dans les fourrés xérophiles submontagnards ou subdésertiques en association avec les *Aloes*, *Helichrysum* et *Senecio*. Il n'y a pas de *Kalanchoe* dans les végétations herbeuses.

En Afrique, il existe 56 espèces. Un certain nombre de ces espèces atteignent des altitudes élevées, jusqu' à 2725 m au Kenya, pour *K.. densiflora.* Si le nombre d'espèces est presque semblable à celui des espèces malgaches, les espèces africaines sont loin d'être aussi diversifiées qu'à Madagascar, il n'y existe que des espèces herbacées,

perennes. Une seule espèce, *K. lanceolata* (Fosk.) Pers. est commune à l'Afrique et Madagascar, son aire est disjointe et s'étend d'Est en Ouest, (carte de distribution publiée par MORTON, 1962, reprise par SCHNELL, 1977) (Carte 1).

Outre que Madagascar comprend le plus grand nombre d'espèces du genre, ce qui laisse supposer un centre de spéciation ancien, sinon le centre d'origine (DEJARDIN *et* al., 1973; THOMASSON, 1994), on constate une plus grande diversité morphologique que partout ailleurs. C'est le seul pays qui comporte des espèces du genre *Kalanchoe* qui soient épiphytes, arborescentes ou lianescentes. Nous présentons les cartes géographiques des 60 espèces et tenterons d'analyser les tendances évolutives de ces diverses espèces.

Les *Kalanchoe* sont réparties dans tout Madagascar et présentent une dispersion aussi bien en forêt sempervirente humide qu'en forêt caducifoliée que dans le bush du Sud, fourré xérophile. Mais en forêt humide ou en altitude elles deviennent épiphytes ou lianescentes. Quelques espèces ont une aire géographique très restreinte qui est souvent liée à l'altitude, par exemple, *K. porphyrocalyx* occupe toutes les parties humides de l'île du Nord au Sud , mais *K. uniflora*, assez proche ne se trouve que dans le mont Tsaratanana, en altitude élevée presqu'au sommet, à plus de 2000m (Carte 8). Lorsque l'aire de répartition géographique est vaste, avec une variation climatique graduelle, on constate également une variation importante de l'espèce, par ex., *K. gracilipes* qui occupe les massifs des hauts plateaux, montre une diminution très importante de la taille des feuilles au niveau de Fort-Dauphin dans les chaînes Anosyennes, diminution de dix fois plus petites qui a motivé la création d'une variété *microphylla*. (Carte 2)

On trouve 7 espèces dans la région occidentale, 6, dans le nord, 22, dans la région centrale, 4, dans la région orientale, 15, dans le sud et 2 espèces répandues dans toute l'île. Le transport par l'homme comme plante médicinale et comme porte-bonheur, n'est pas négligeable. A la Martinique, *K. pinnata* est appelé « chance ». Quatre espèces ont une origine incertaine, *K. blossfeldiana, dinklagei, peltata et pinnata.*; les deux premières ne sont connues qu'en culture, les deux dernières sont devenues pantropicales.

CONCLUSIONS

La pollinisation se fait en fonction de la morphologie de la fleur. Lorsque la fleur est petite, ca. 1 cm et dressée, comme celle de *K. synsepala*, nous avons pu observer un Lepidoptère Hesperidae, *Parnara poutieri* Boisduval, déterminé par Evariste Randrianasolo du P.B.Z.T. Lorsque la fleur est en forme de clochette pendante et supérieure à 2 cm, elle est fécondée par des abeilles, dont *Apis mellifica* L. var. *unicolor*, observées tant à Tananarive qu'à Fort-Dauphin, qui pénètrent complètement dans la corolle, avant de ressortir en marche arrière. Un exemplaire a été déposé en Entomologie à Paris.

Deux groupes en résultent, dont le premier est moins spécialisé et plus primitif. Les espèces les plus primitives étant *K. tetraphylla* et *K. synsepala*, d'où sont issues à la fois les espèces africaines et malgaches.

La reconstruction phylogénique s'est basée sur ces caractéristiques morphologiques, les données de l'étude palynologique,. de l'architecture et de la chimiotaxonomie. Le métabolisme acide des Crassulacées (CAM) a donné des résultats

qui confirment ces tendances, ainsi que la phytochimie. Ces derniers travaux seront présentés par ailleurs.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BOITEAU P. & L. ALLORGE-BOITEAU, 1995. *Kalanchoe* (Crassulacées) de Madagascar, Systématique, écophysiologie & phytochimie: 1-252, 47 pl.

CORNET A. & J.-L. GUILLAUMET, 1976. Divisions floristiques et étages de végétation à Madagascar, Cah. ORSTOM, sér. Biol., vol. XI (1): 35-40.

DEJARDIN J., J.-L.GUILLAUMET & G. MANGENOT, 1973. Contribution à la connaissance de l'élément non endémique de la flore malgache (végétaux vasculaires).Candollea, 28: 325-391.

PAULIAN R., Ch. BLANC, J.-L.GUILLAUMET, J.-M. BETSCH, P. GRIVEAU & A. PEYRIERAS, 1973. Etude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. II. Les chaînes Anosyennes. Géomorphologie, climatologie et groupements végétaux. Bull. Mus. natl. Hist. Nat., 3) sér. 118 (1): 1-40.

SCHNELL R., 1977. La flore et la végétation de l'Afrique tropicale. 4: 95.

THOMASSON M., 1994. Essai sur l'Histoire de la flore du Sud de Madagascar. Mém. Soc. Biogéogr., 3° sér. IV: 169-179.

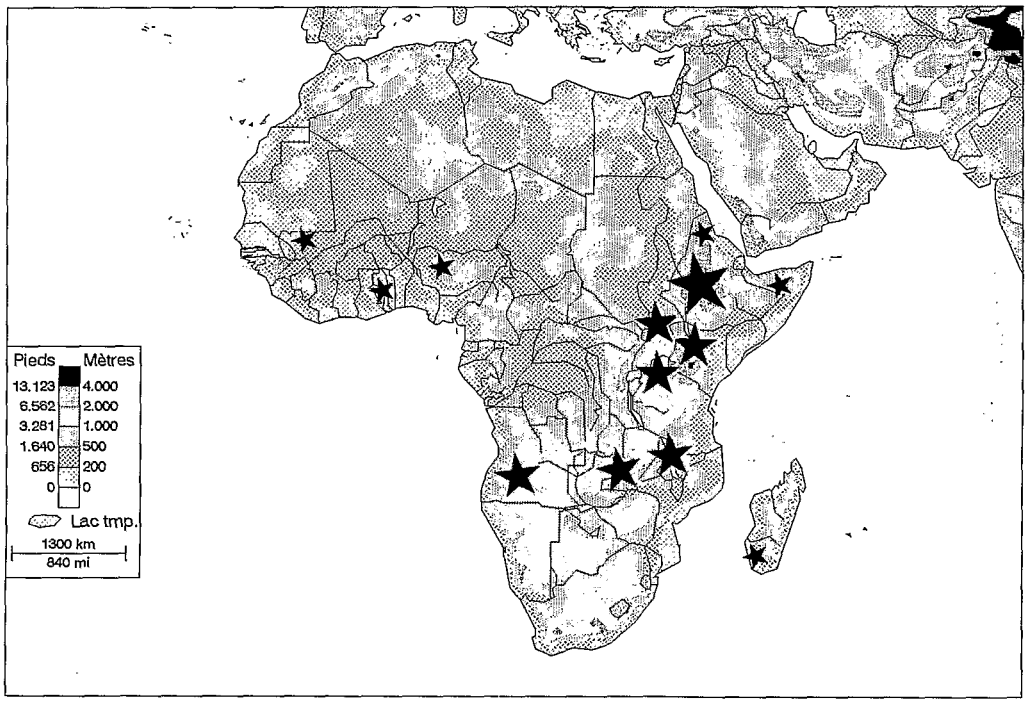
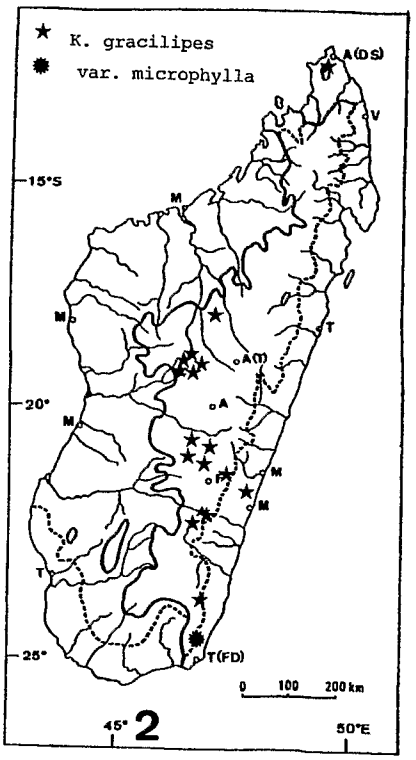
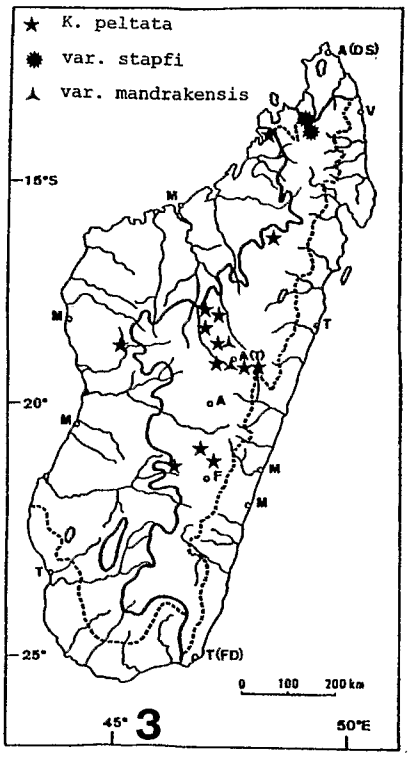
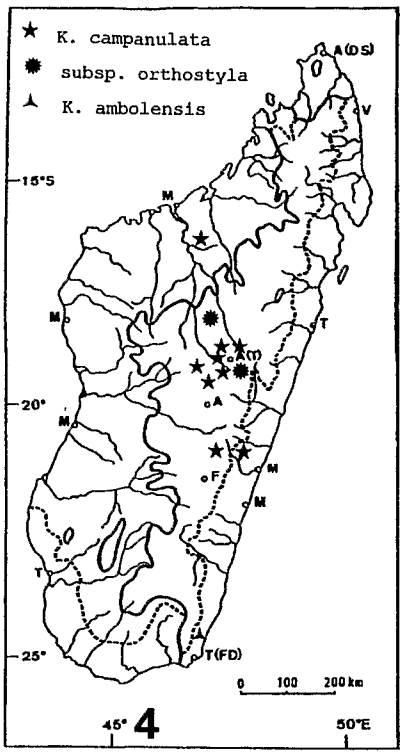


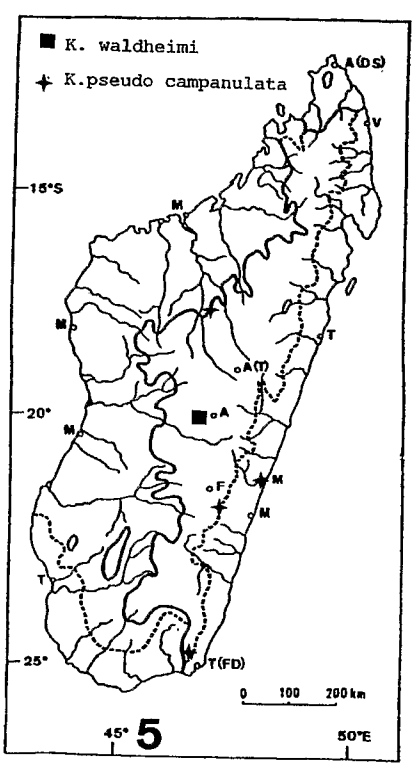
Fig. 1. Aire de *Kalanchoe lanceolata* (Forsk.) Pers., d'après J.K. MORTON, 1962, p. 395. Exemple d'espèce des hauteurs de l'Ouest africain, ayant une aire disjointe et se retrouvant sur les montagnes d'Afrique orientale.

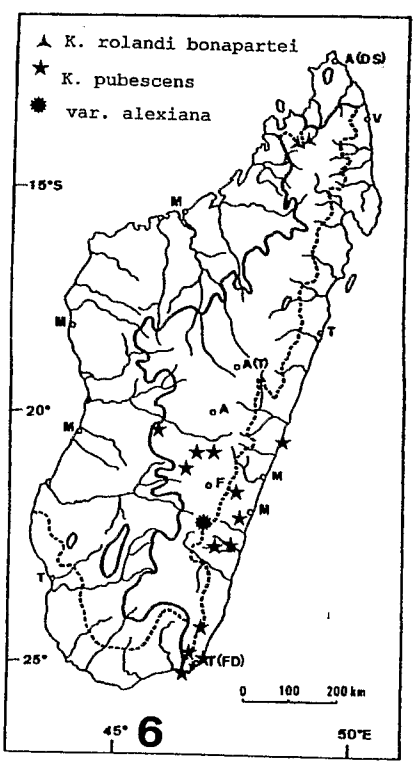
Groupe I, Sylvaticae	1	*K. gracilipes, I 1*
	2	*K. peltata, I 2*
Groupe II, Campanulatae	3	*K. ambolensis, II 1*
	4	*K. campanulata, II 2*
Groupe III, Centrales	5	*K. pseudo-campanulata, III 1*
	6	*K. rolandi bonapartei, III 2*
	7	*K. pubescens, III 3*
	8	*K. miniata, III 4*
	9	*K. bergeri, III 5*
	10	*K. jongmansi, III 6*
	11	*K. mangini, III 7*
Groupe IV, Epidendreae	12	*K. porphyrocalyx, IV 1*
	13	*K. uniflora, IV 2*
Groupe V, Scandentes	14	*K. schizophylla, V 1*
	15	*K. beauverdi, V 2*
Groupe VI, Bulbilliferae	16	*K. tubiflora, VI 1*
	17	*K. daigremontiana, VI 2*
Groupe VII, Suffrutescentes	18	*K. rosei, VII 1*
	19	*K. marnieriana, VII 2*
	20	*K. fedtschenkoi, VII 3*
	21	*K. serrata, VII 4*
	22	*K. waldheimi, VII 5*
	23	*K. laxiflora, VII 6*
Groupe VIII, Streptanthae	24	*K. streptantha, VIII 1*
Groupe IX, Proliferae	25	*K. gastonis bonnieri, IX 1*
	26	*K. poincarei, IX 2*
	27	*K. bogneri, IX 3*
	28	*K. prolifera, IX 4*
	29	*K. rubella, IX 5*
	30	*K. pinnata, IX 6*
	31	*K. calcicola, IX 7*
	32	*K. brevicalyx, IX 8*
	33	*K. macrochlamys, IX 9*
Groupe X, Lanigerae	34	*K. orgyalis, X 1*
	35	*K. bracteata, X 2*
	36	*K. hildebrandtii, X 3*
	37	*K. linearifolia, X 4*
	38	*K. grandidieri, X 5*
	39	*K. arborescens, X 6*
	40	*K. beharensis, X 7*
	41	*K. brevisepala, X 8*
	42	*K. milloti, X 9*
	43	*K. mandrarensis, X 10*
	44	*K. viguieri, X 11*
	45	*K. tomentosa, X 12*
	46	*K. eriophylla, X 13*
	47	*K. rhombopilosa, X 14*
Groupe XI, Alpestres	48	*K. pumila, XI 1*
	49	*K. tuberosa, XI 2*
Groupe XII, Trichantae	50	*K. tetraphylla XII 1*
	51	*K. synsepala, XII 2*
Groupe XIII, Integrifolia	52	*K. integrifolia, XIII 1*
Groupe XIV, Globuliferae	53	*K. bouveti, XIV 1*
	54	*K. chapototi, XIV 2*
	55	*K. boisi, XIV 3*
	56	*K. globulifera, XIV 4*
Groupe XV, Occidentales	57	*K. coccinea, XV 1*
	58	*K. aromatica, XV 2*
	59	*K. briqueti, XV 3*
	60	*K. lanceolata, XV 4*

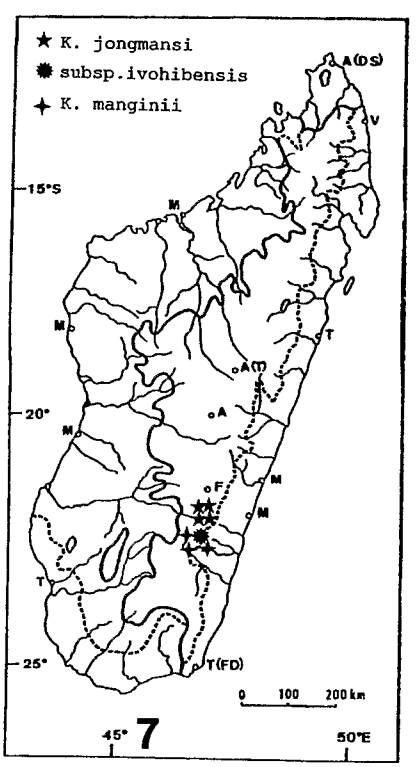

K. gracilipes
var. microphylla
15°S
20°
25°
45°
50°E
0 100 200 km
2

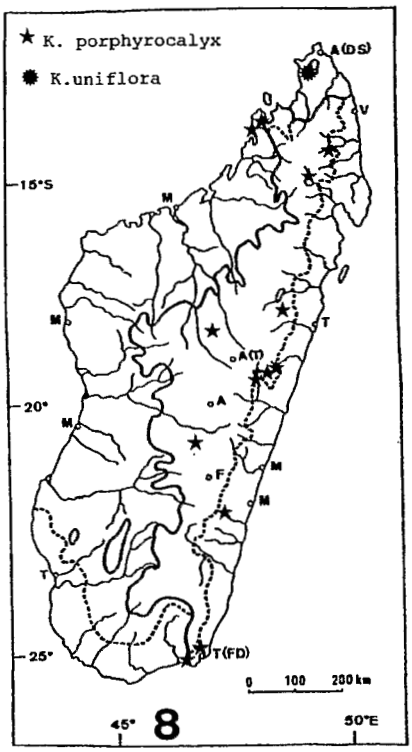

K. peltata
var. stapfi
var. mandrakensis
15°S
20°
25°
45°
50°E
0 100 200 km
3

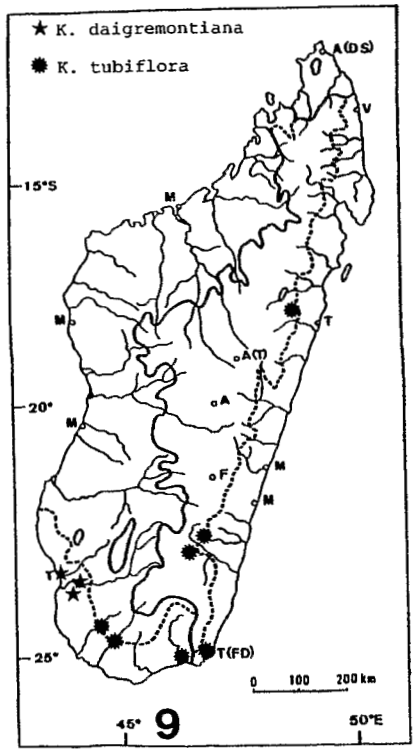

K. campanulata
subsp. orthostyla
K. ambolensis
15°S
20°
25°
45°
50°E
0 100 200 km
4

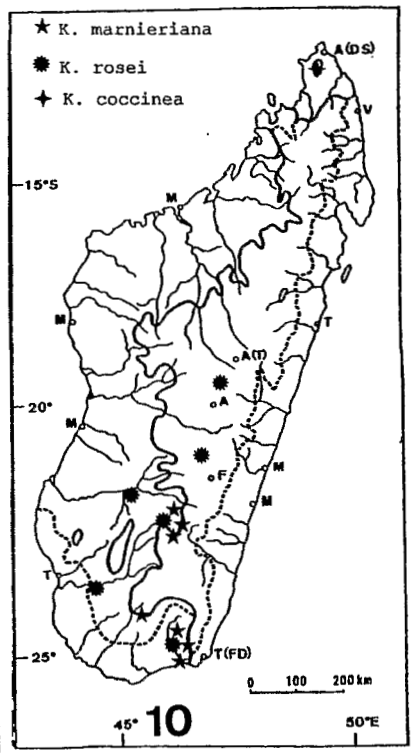

K. waldheimi
K.pseudo campanulata
15°S
20°
25°
45°
50°E
0 100 200 km
5

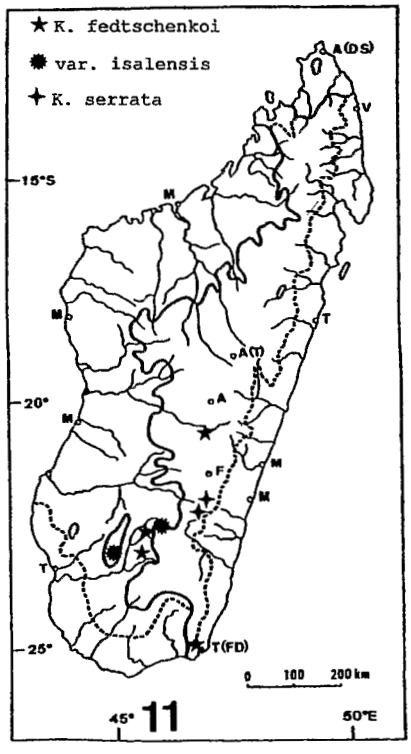

K. rolandi bonapartei
K. pubescens
var. alexiana
15°S
20°
25°
45°
50°E
0 100 200 km
6

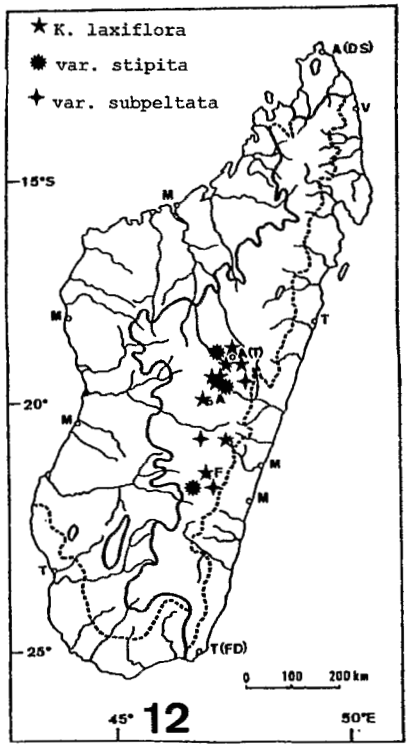

K. jongmansi
subsp.ivohibensis
K. manginii
15°S
20°
25°
45°
50°E
0 100 200 km
7

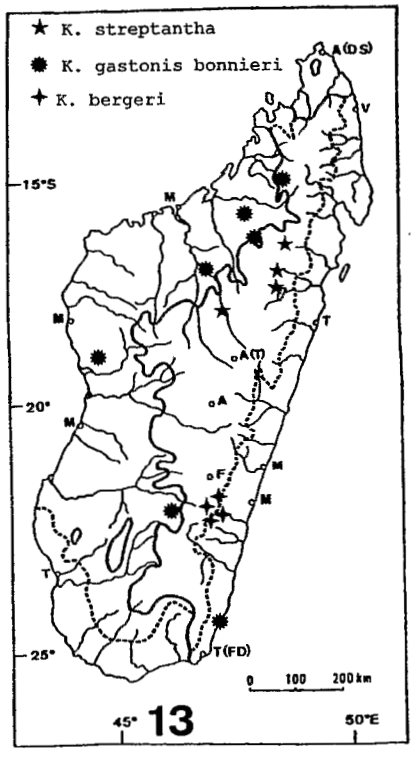

★ K. porphyrocalyx
✹ K.uniflora
15°S
20°
25°
45°
50°E
A(DS)
V
T
M
A(T)
A
F
T(FD)
0 100 200 km
8

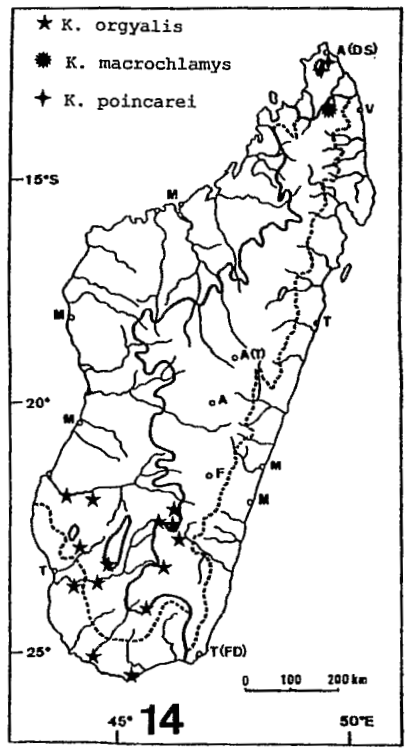

★ K. daigremontiana
✹ K. tubiflora
15°S
20°
25°
45°
50°E
A(DS)
V
T
M
A(T)
A
F
T(FD)
0 100 200 km
9

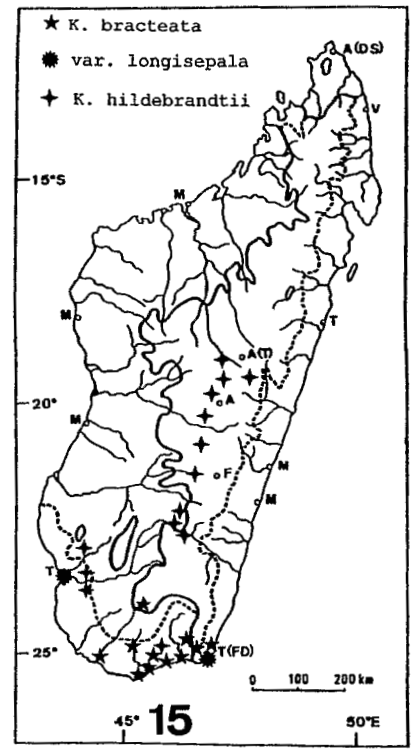

★ K. marnieriana
✹ K. rosei
✦ K. coccinea
15°S
20°
25°
45°
50°E
A(DS)
V
T
M
A(T)
A
F
T(FD)
0 100 200 km
10

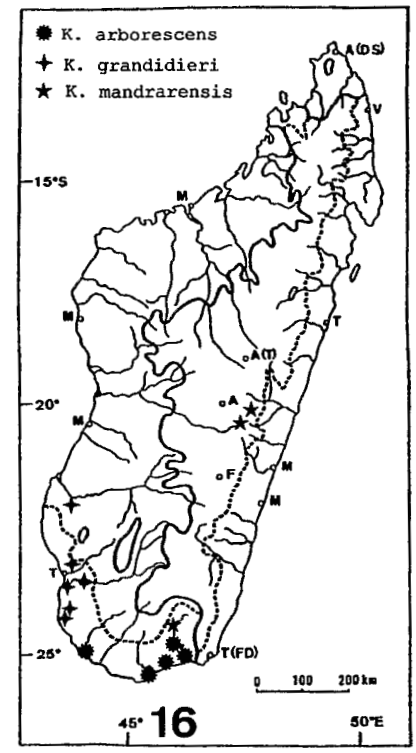

★ K. fedtschenkoi
✹ var. isalensis
✦ K. serrata
15°S
20°
25°
45°
50°E
A(DS)
V
T
M
A(T)
A
F
T(FD)
0 100 200 km
11

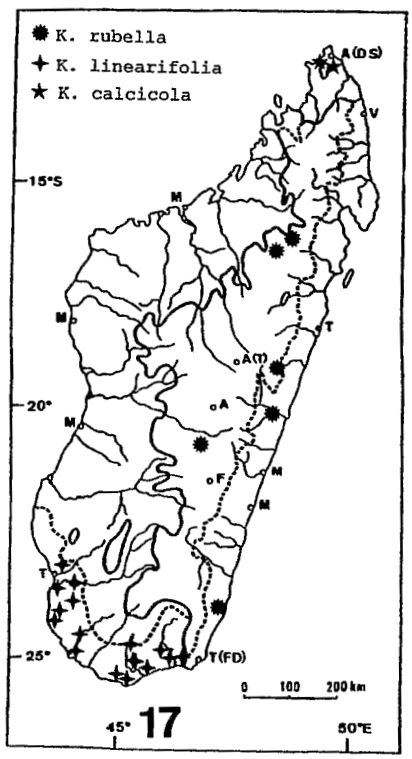

★ K. laxiflora
✹ var. stipita
✦ var. subpeltata
15°S
20°
25°
45°
50°E
A(DS)
V
T
M
A(T)
A
F
T(FD)
0 100 200 km
12

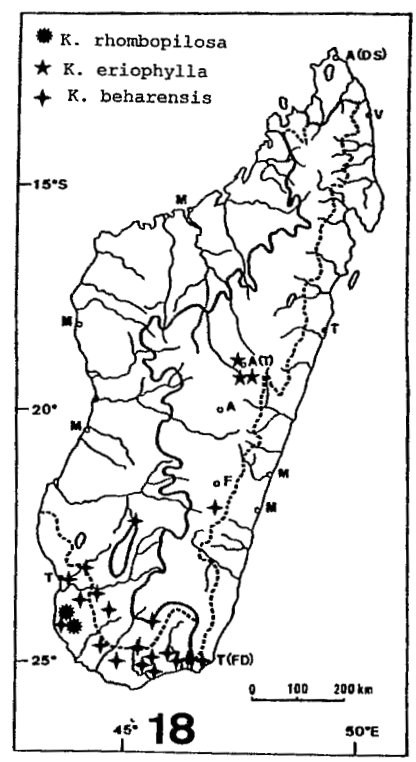

★ K. streptantha
✹ K. gastonis bonnieri
✦ K. bergeri
15°S
20°
25°
45°
50°E
A(DS)
V
T
M
A(T)
A
F
T(FD)
0 100 200 km
13

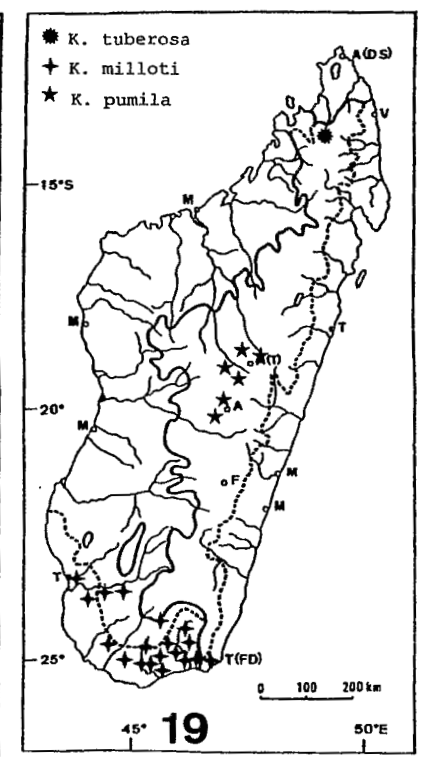

K. orgyalis
K. macrochlamys
K. poincarei
15°S
20°
25°
45°
50°E
0 100 200 km
14

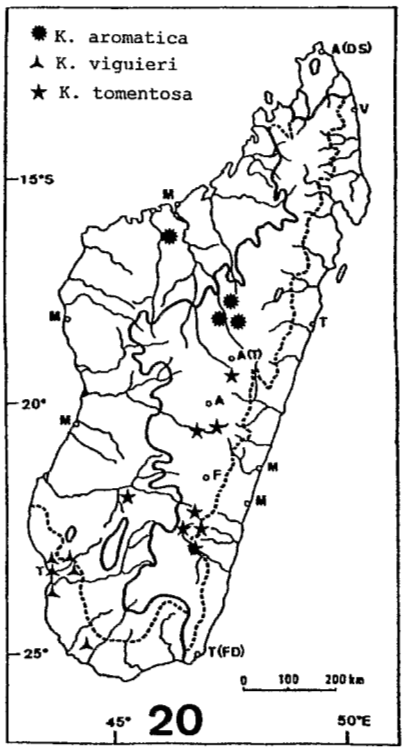

K. bracteata
var. longisepala
K. hildebrandtii
15°S
20°
25°
45°
50°E
0 100 200 km
15

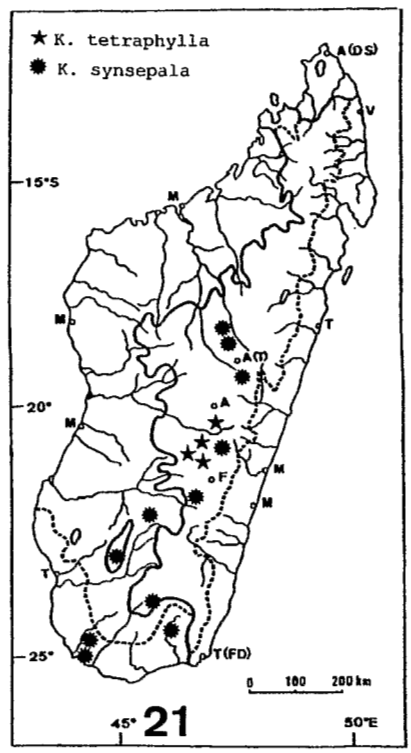

K. arborescens
K. grandidieri
K. mandrarensis
15°S
20°
25°
45°
50°E
0 100 200 km
16

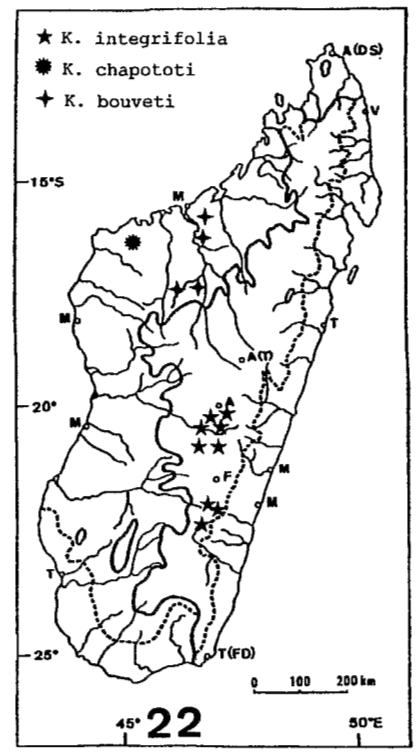

K. rubella
K. linearifolia
K. calcicola
15°S
20°
25°
45°
50°E
0 100 200 km
17

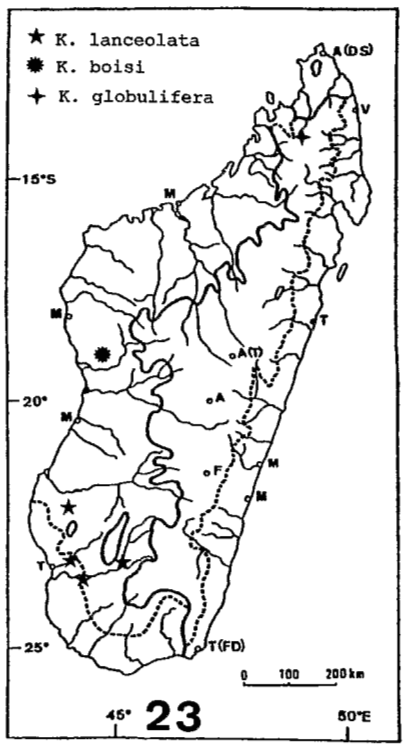

K. rhombopilosa
K. eriophylla
K. beharensis
15°S
20°
25°
45°
50°E
0 100 200 km
18

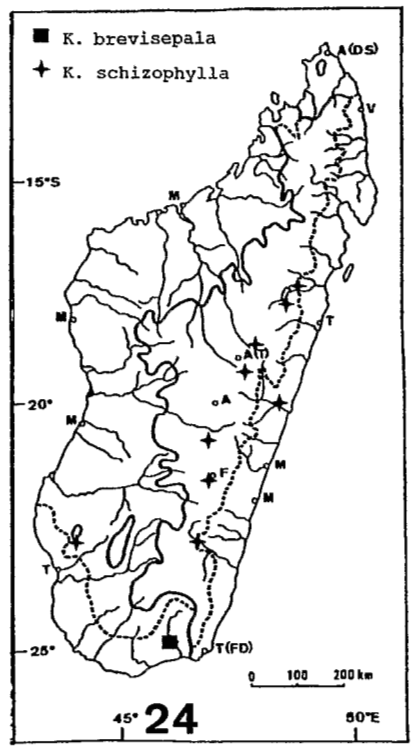

K. tuberosa
K. milloti
K. pumila
15°S
20°
25°
45°
50°E
0 100 200 km
19

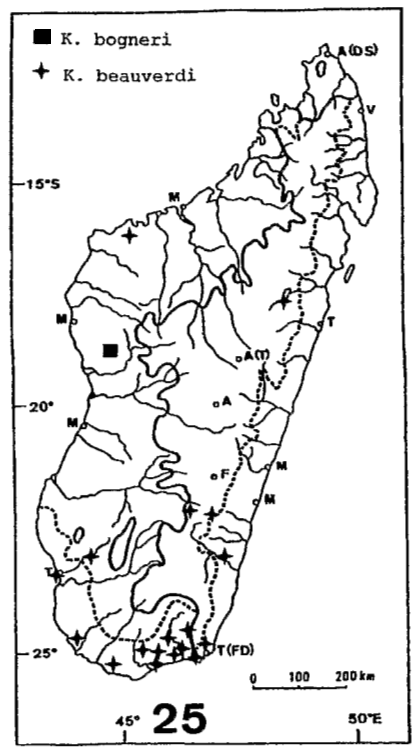

K. aromatica
K. viguieri
K. tomentosa
15°S
20°
25°
45°
50°E
0 100 200 km
20


K. tetraphylla
K. synsepala
15°S
20°
25°
45°
50°E
0 100 200 km
21


K. integrifolia
K. chapototi
K. bouveti
15°S
20°
25°
45°
50°E
0 100 200 km
22


K. lanceolata
K. boisi
K. globulifera
15°S
20°
25°
45°
50°E
0 100 200 km
23


K. brevisepala
K. schizophylla
15°S
20°
25°
45°
50°E
0 100 200 km
24


K. bogneri
K. beauverdi
15°S
20°
25°
45°
50°E
0 100 200 km
25

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 147-156

SIGNIFICATION BIOGEOGRAPHIQUE DES PROCESSUS D'ADAPTATION PHOTOSYNTHETIQUE. I : L'EXEMPLE DES *KALANCHOE* MALGACHES

Jeanne BRULFERT [1], Didier RAVELOMANANA [2], Hans GEHRIG [3], & Manfred KLUGE [3]

[1] *CNRS / URA 1128, Institut de Biotechnologie des Plantes, Université de Paris-Sud, 91405 Orsay,* FRANCE

[2] *Département de Physiologie végétale, Université de Madagascar, Antananarivo,* MADAGASCAR

[3] *Institut für Botanik der Technischen Hochschule, D-64287 Darmstadt,* ALLEMAGNE

ABSTRACT.- Crassulacean Acid Metabolism (CAM) represents a mode of photosynthesis performed by plants facing climatic water stress. CAM is characterized by the ability to fix external CO_2 (via the enzyme phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPC) mainly during the night, but also during the day (via the enzyme ribulose bisphosphate carboxylase/oxygenase, Rubisco). These properties are associated with a specific behaviour of the stomata which open mainly at night (favouring PEPC activity) and can close during the day when high temperatures could endanger the water status of the leaf tissues. Thus CAM can be considered as an adaptative metabolic pathway, whose distribution among species should mirror their biogeographical repartition. Depending on the climatic environment of the plants, the relative activities of PEPC (night CO_2 fixation) and of Rubisco (day fixation) are different. Because the 2 carboxylative enzymes discriminate between the carbon stable isotopes (^{12}C and ^{13}C), the carbon isotope composition of the biomass ($\delta^{13}C$ value) reflects the relative contribution of the 2 enzymes to the diel carbon gain of a plant. This powerfull technique was used to screen the photosynthetic mode of the Malagasy species of *Kalanchoe*. Results showed that, in the genus *Kalanchoe*, 1) all species were able to perform CAM, 2) the CAM pattern was generally very flexible, suggesting a close correlation with the climatic environment and/or the habitat of the analyzed sample, 3) CAM flexibility among the species clearly reflected the taxonomic classification inside the genus, 4) the centre of adaptive radiation of the genus was situated in Madagascar. Recent screening of multiple *Kalanchoe* species using DNA finger-printing confirmed these findings.

KEY-WORDS.- Crassulaceae, Crassulacean Acid Metabolism (CAM), *Kalanchoe*, Photosynthesis, Stable carbon isotope composition

RESUME.- Le Métabolisme Acide des Crassulacées (CAM) est un type de photosynthèse présenté par les plantes qui ont dans les conditions naturelles à faire face à une contrainte hydrique. Il est caractérisé par la capacité de fixer le CO_2 externe pendant la nuit (via la phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPC) mais aussi pendant le jour (via la ribulose bisphosphate carboxylase oxygénase, Rubisco). Ces propriétés sont associées à un comportement particulier des stomates qui sont ouverts la nuit (favorisant l'absorption de CO_2) mais peuvent se fermer le jour quand les températures élevées sont susceptibles de déséquilibrer l'état hydrique des cellules. Ainsi, le CAM constitue une voie métabolique adaptative dont la distribution parmi les espèces pourrait refléter leur répartition géographique. Selon l'environnement climatique des plantes, les activités relatives de la PEPC (fixation nocturne) et de la Rubisco (fixation diurne) sont en proportion différente. A cause des propriétés de discrimination des 2 enzymes en ce qui concerne les 2 isotopes stables du carbone, (^{12}C et ^{13}C), la composition isotopique de la biomasse foliaire pour cet élément (^{13}C) reflète la contribution relative des 2 enzymes au gain journalier de

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

carbone de la plante considérée. Cette technique a été utilisée pour examiner le mode de photosynthèse utilisé par les *Kalanchoe* malgaches. Les résultats ont montré 1) la capacité par toutes les espèces de *Kalanchoe* de fonctionner selon le mode CAM, 2) une grande flexibilité photosynthétique pour certaines espèces en relation étroite avec l'environnement climatique et/ou le mode de vie de l'espèce analysée, 3) une corrélation entre la flexibilité du CAM et la classification taxonomique des espèces selon P.Boiteau, d'où l'on peut déduire que le centre de spéciation du genre *Kalanchoe* s'est situé à Madagascar. Ces résultats ont été confirmés par une récente analyse comparative des ADN de nombreuses espèces de *Kalanchoe*.

MOTS-CLES.- Composition isotopique pour le carbone, Crassulacées, *Kalanchoe*, Métabolisme Acide des Crassulacées (CAM), Photosynthèse

INTRODUCTION

L'importance de la place occupée par le genre *Kalanchoe* dans la flore malgache n'est plus à démontrer (ALLORGE-BOITEAU, ce volume) et la récente publication des observations, jusqu'ici inexploitées, de P.Boiteau (BOITEAU & ALLORGE-BOITEAU, 1995) matérialise les arguments en faveur de l'exceptionnel intérêt de ces plantes, non seulement pour la connaissance de la flore malgache, mais aussi pour des recherches fondamentales sur les processus photosynthétiques adaptatifs et le rôle qu'ils jouent dans la répartition géographique des espèces. Au plan écophysiologique, cet intérêt repose tout d'abord sur le fait que les espèces de *Kalanchoe* montrent des formes de vie très variées: presque toutes succulentes, elles présentent des formes herbacées, buissonnantes ou même lianescentes, terrestres, épiphytiques ou épilithiques. De plus, toutes les observations ont montré qu'elles sont réparties sur l'ensemble du territoire malgache, ce qui signifie une grande faculté d'adaptation à un large éventail de climats et de situations contraignantes dans lesquels leur cycle de développement doit s'effectuer. Ce sont ces caractéristiques qui ont motivé nos recherches.

LA PHOTOSYNTHESE DE TYPE CAM (METABOLISME ACIDE DES CRASSULACEES)

Un problème majeur, pour une espèce végétale vivant dans des conditions de climat aride ou semi-aride, est la régulation des ses échanges gazeux (CO_2 et vapeur d'eau). L'importance de ces derniers est règlée par le degré d'ouverture des stomates, cellules par lesquelles s'effectuent les échanges gazeux plante-atmosphère. Il est évident que les stomates doivent être ouverts pour permettre l'entrée de CO_2 photosynthétique dans la plante, mais que l'ouveture des stomates signifie également perte d'eau par efflux transpiratoire, ce qui peut pour la plante poser un problème de survie, particulièrement en cas de température de jour élevée.

Un type de photosynthèse existe qui permet aux plantes de résoudre ce problème. Il a été découvert sur une espèce de *Kalanchoe*, le *K.pinnata*, dès le 19ème siècle et porte pour cette raison le nom de Métabolisme Acide des Crassulacées ou CAM (KLUGE & TING, 1978; WINTER, 1985). Peu à peu décrite pendant la première moitié du 20ème siècle, cette voie métabolique, remarquable exemple d'adaptation écologique de la photosynthèse, est depuis devenue un centre d'intÉrêt à tous les niveaux de recherche en biologie végétale. La figure 1 permet une comparaison sommaire des photosynthèses de

type « C_3 » (processus le plus fréquent sous les latitudes tempérées) et de type CAM. Signalons tout de suite qu'un 3ème type de photosynthèse, dit « en C_4 » ne sera pas considéré ici, car il n'est pas opérationnel, ni chez les *Kalanchoe*, ni chez les orchidées (KLUGE *et al,* ce volume). La photosynthèse est dite « en C_3 » lorsque chaque molécule de CO_2 externe, après fixation sur une molécule à 5 atomes de carbone est dirigée vers la production de sucres via la formation d'un **premier produit à 3 atomes de carbone**. L'absorption de CO_2 est uniquement diurne, lorsque les stomates sont ouverts, et s'effectue grâce à l'activité de l'enzyme de fixation ribulose-bisphosphate carboxylase/oxygénase (Rubisco). L'assimilation photosynthétique du CO_2, telle qu'elle vient d'être décrite, existe aussi dans la voie CAM et en constitue l'ultime bloc métabolique (Fig.1). Mais une différence essentielle réside dans **l'origine du CO_2 assimilé qui est interne** et non plus atmosphérique (externe). En effet, pour les plantes CAM, c'est **la nuit** que les stomates sont ouverts (Fig.1), que le CO_2 externe est absorbé et stocké sous forme d'une **molécule à 4 atomes de carbone**, l'acide malique (Fig.1). L'enzyme de fixation est dans ce cas la phosphoÉnolpyruvate carboxylase (PEPC). L'acide malique est, dès sa formation, compartimenté dans la vacuole, évitant ainsi une acidification du milieu cytoplasmique, et s'accumule pendant toute la période nocturne, constituant une réserve interne de carbone. Le jour suivant, c'est aux dépens de cette réserve que le CO_2 interne est produit puis assimilé selon la voie de la Rubisco, dépendante de la lumière (Fig.1). L'assimilation du CO_2, le jour, peut se dérouler derrière des stomates fermés: la plante CAM est donc capable de lutter contre les pertes d'eau par transpiration. La figure 1 schématise les rythmes stomatiques des plantes à photosynthèse de type C_3 ou CAM.

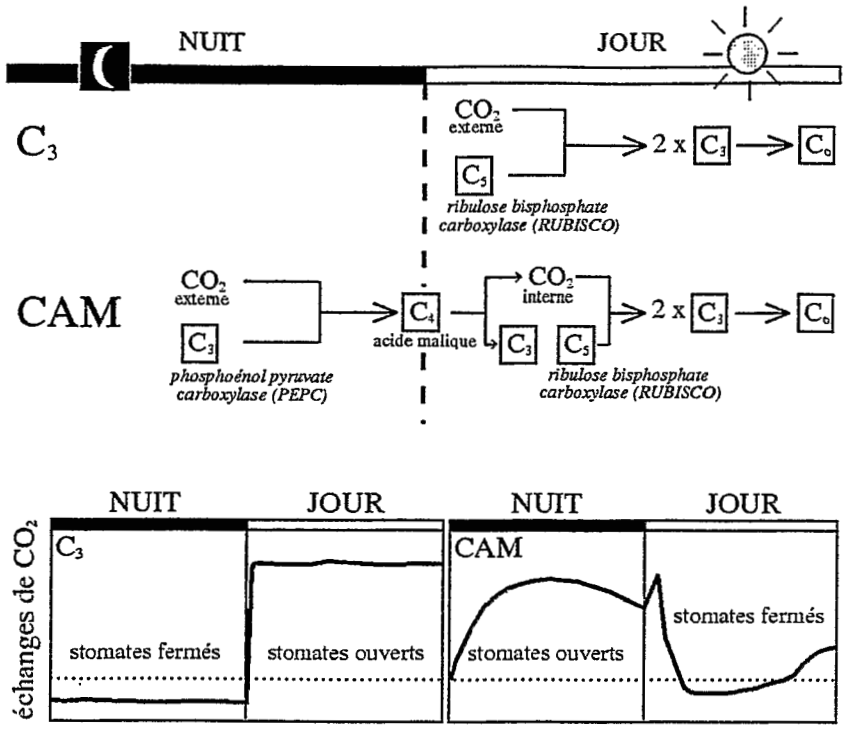


Fig. 1. Schémas des voies d'assimilation photosynhétique du carbone par les végétaux, dites "en C_3" et CAM (Métabolisme Acide des Crassulacées), respectivement (voir texte). Schémas des échanges de CO_2 entre la plante et l'atmosphère et rythmes d'ouverture des stomates, dans les 2 types de photosynthèse.

Tous les intermédiaires entre le comportement « C_3 » (stomates ouverts le jour) et le CAM extrême (stomates ouverts la nuit) existent (Fig.2, échanges de CO_2) (KLUGE & TING, 1978) et se différencient par les rapports des quantités de CO_2 fixées la nuit et le jour, avec comme conséquence immédiate des flux transpiratoires très différents (Fig.2). Il en résulte que l'économie d'eau, réalisée par les plantes concernées est d'autant plus grande (Fig. 2) que le type de photosynthèse est proche du CAM extrême, c'est-à-dire que la fixation de CO_2 externe est uniquement nocturne. C'est la capacité qu'ont certaines espèces de moduler le « timing » de la fixation de CO_2 qui constitue leur **flexibilité photosynthétique** et leur possibilité d'adaptation à des environnements particuliers.

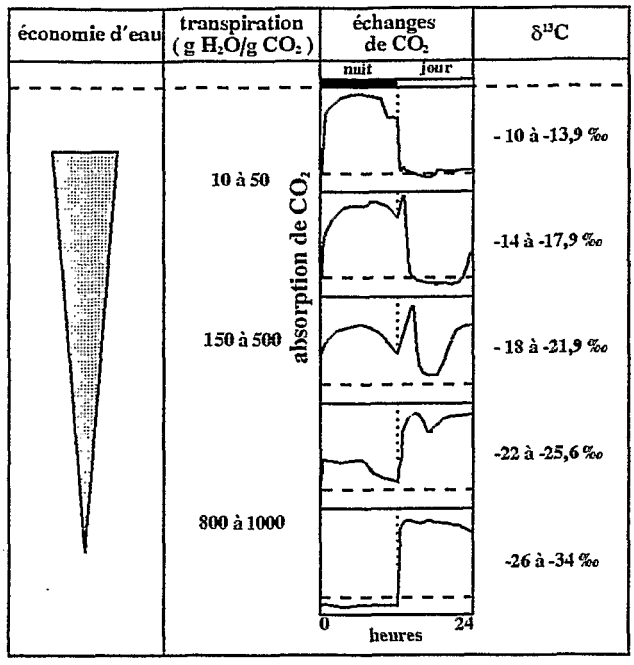


Fig. 2. Schémas des différents comportements photosynthétiques des espèces à haute flexibilité C_3-CAM. Echanges de CO_2 entre la plante et l'atmosphère: de bas en haut, comportement C_3 typique (voir Fig. 1), intermédiaires C_3-CAM avec des rapports jour-nuit d'absorption de CO_2 externe décroissant, enfin CAM extrême. Les pertes d'eau subies par les plantes, en relation avec leur type de photosynthèse sont matérialisées par la quantité d'eau transpirée (g H_2O) par g de CO_2 absorbé. De l'importance de cette transpiration et en liaison avec l'établissement du CAM, dépend l'économie d'eau réalisée par les plantes. A cause des propriétés des carboxylases primaires (Rubisco et PEPC) de "discriminer" les isotopes stables du carbone de l'air, les compositions isotopiques pour le carbone de la biomasse sont différentes et dépendent du type de photosynthèse présenté par la plante. L'écart à un standard ($\partial^{13}C$) indique donc le mode photosynthétique d' absorption du CO_2 externe. Les valeurs de $\partial^{13}C$ les plus négatives sont indicatrices d'un comportement C_3, les valeurs les moins négatives sont celles du CAM.

La connaissance du type d'échanges gazeux d'une plante, dans des conditions de laboratoire, demande un équipement spécialisé, basé sur l'enregistrement continu de la composition atmosphérique de l'air d'une chambre respiratoire dans laquelle est placée la plante étudiée. Sur le terrain, ce type d'appareillage est difficile à manipuler; l'expérimentateur a recours à une autre technique, utilisable sur des échantillons

dessèchés et qui est basée sur des propriétés différentes des 2 enzymes de carboxylation primaire, la Rubisco et la PEPC (OSMOND *et al*, 1975). En effet, les 2 carboxylases n'acceptent pas de la même façon les molécules de $^{12}CO_2$ et de $^{13}CO_2$ contenues dans l'air et correspondant à l'existence de 2 isotopes stables du carbone (l'isotope le plus lourd, le ^{13}C, représente 1,1% du carbone total de l'air). La **Rubisco** « discrimine » entre les 2 molécules de CO_2 et **accepte moins le $^{13}CO_2$ que la PEPC**. Le résultat de ce comportement enzymatique se répercute sur la composition isotopique des éléments carbonés de la biomasse végétale. L'analyse de la composition isotopique pour le carbone des tissus végétaux renseigne donc sur la voie de fixation du CO_2 externe, soit par la Rubisco (type C_3) soit par la PEPC (type CAM), soit mixte (intermédaires C_3/CAM, voir Fig.2). La flexibilité photosynthétique observée au niveau des échanges gazeux peut être évaluée par des valeurs de composition isotopique pour le carbone ($\delta^{13}C$) des tissus foliaires. La figure 2 indique une correspondance entre les types d'échanges gazeux obtenus par l'analyse de composition atmosphérique et les valeurs de $\delta^{13}C$. Les détails techniques n'ont pas à être exposés ici. Il convient de remarquer seulement que aux valeurs les moins négatives correspond un type de photosynthèse CAM extrême, pour lequel la fixation de CO_2 externe (via la PEPC) est uniquement nocturne. Inversement les valeurs de $\delta^{13}C$ les plus négatives sont indicatives d'une photosynthèse de type C_3. Les compositions isotopiques intermédiaires reflètent des rapports différents de fixation diurne et nocturne de CO_2 par les plantes. A l'intérêt de cette technique, s'ajoute la possibilité d'utiliser des échantillons d'herbier (KLUGE *et al.*, 1993).

LE CAM CHEZ LES *KALANCHOE* MALGACHES

Les tehniques décrites ont été utilisées pour analyser du point de vue de leur flexibilité photosynthétique, près de 80 espèces de *Kalanchoe* malgaches (KLUGE *et al.*, 1991). Soit la composition isotopique pour le carbone a été déterminée sur des échantillons prélevés *in situ* ou provenant de l'Herbier du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, soit le type de photosynthèse a été directement analysé en laboratoire, par analyse de CO_2, (KLUGE & BRULFERT, 1996; BRULFERT *et al.*, 1996) cette méthodologie permettant en outre de moduler les paramètres de l'environnement et d'en mesurer l'impact sur le comportement des plantes.

L'ensemble des valeurs de $\delta^{13}C$ a été réparti en 6 classes numériques (Fig.3), les moins négatives représentant un fonctionnement CAM et les plus négatives un fonctionnement en C_3. L'origine des échantillons a été placée sur une carte bioclimatique de Madagascar (Fig.3). Il est aisé de constater la corrélation existant entre le type de photosynthèse présenté par la plante et son origine bioclimatique: la figure 3 montre en effet que toutes les plantes provenant de la zone du bush du sud sont réparties dans les 3 classes de $\delta^{13}C$ caractérisant une photosynthèse de type CAM, ou CAM extrême, avec une forte capacité d'économie d'eau. Par contre, dans les autres zones climatiques, particulièrement dans les forêts de pluie du centre et de l'est, apparaît une flexibilité photosynthétique des espèces de *Kalanchoe*, les $\delta^{13}C$ des échantillons analysés recouvrant toutes les classes de valeurs. La composition isotopique pour le carbone des tissus foliaires constitue donc bien un marqueur de l'origine biogéographique des espèces et de leur capacité d'adaptation photosynthétique à leur environnement naturel (KLUGE *et al.*, 1991).

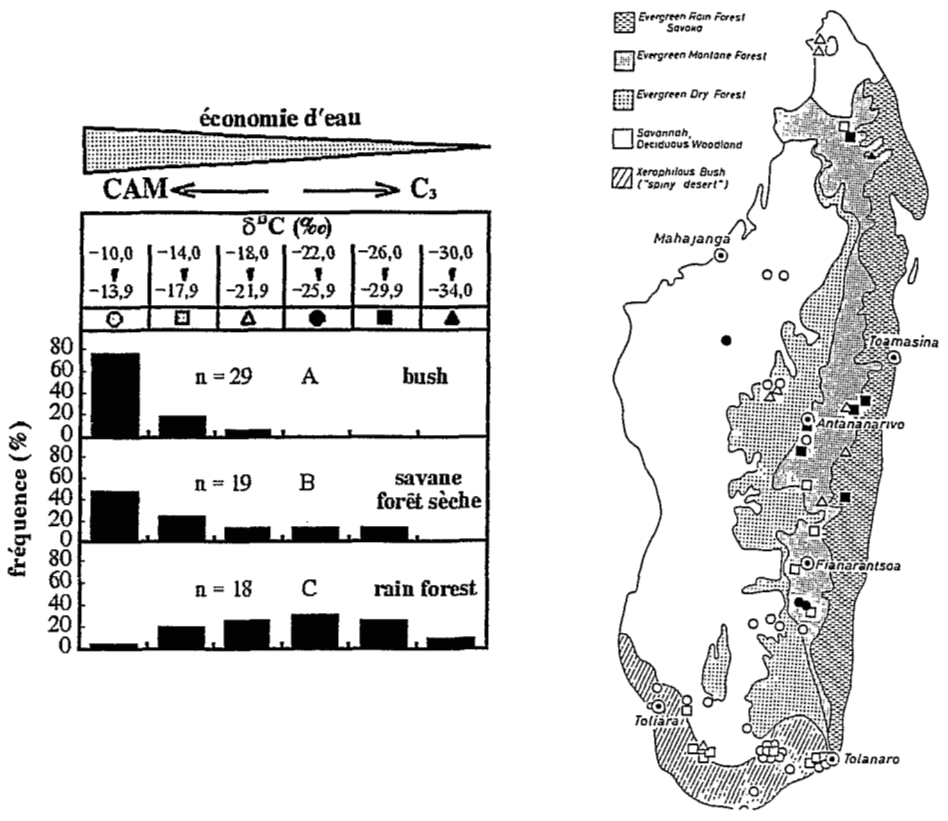


Fig. 3. Mesures de $\partial^{13}C$ de tissus foliaires de différentes espèces de *Kalanchoe* dont l'origine a été portée sur une carte bioclimatique de Madagascar. Pour une clarification des résultats, les valeurs de $\partial^{13}C$ ont été divisées en 6 classes indicatrices d'un comportement CAM ou C_3 avec les intermédiaires décrits précédemment, en corrélation avec l'économie d'eau réalisée par les plantes concernées. Les zones bioclimatiques de Madagascar ont été réunies en 3 catégories. Le mode photosynthétique des espèces constitue un marqueur de leur origine biogéographique; les espèces originaires des zones humides montrent le plus de flexibilité photosynthétique.

Cette flexibilité photosynthétique est non seulement inter- mais aussi intra-spécifique. A titre d'exemple, des travaux effectués en environnement contrôlé ont montré (KLUGE & BRULFERT, 1996; BRULFERT *et al.*, 1996) que le *Kalanchoe miniata* était capable de moduler très rapidement son type de photosynthèse sous l'effet d'une contrainte hydrique (Fig.4). De type C_3 en conditions d'humidité atmosphérique élevée (70%) et d'arrosage optimal, les plantes montrent, après seulement 2 jours de sécheresse (suppression des arrosages, humidité relative 50%) un fonctionnement CAM avec fixation mixte de CO_2 externe jour/nuit; puis lorsque la contrainte hydrique se poursuit, la fixation diurne de CO_2 s'annule (jour 9 du traitement), la fixation nocturne elle-même diminue (jour 21) annonçant le passage au « CAM-idling » (SZAREK *et al.*, 1973) pour lequel il n'y a plus aucun échange entre la plante et l'atmosphère bien que la fixation nocturne de CO_2 soit cependant maintenue aux dépens du CO_2 respiratoire.

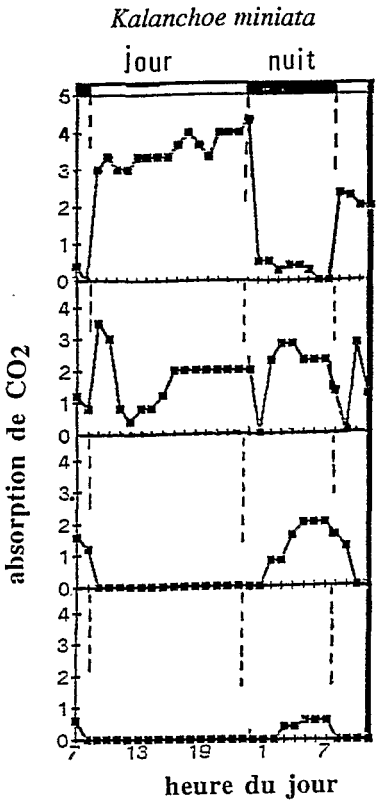


Fig. 4. Flexibilité photosynthétique de *Kalanchoe miniata*: en conditions de laboratoire; rôle de la contrainte hydrique dans la modification des échanges de CO_2 plante-atmosphère. De haut en bas, plantes cultivées en conditions d'arrosage optimal, 70% d'humidité atmosphérique, 16h d'éclairement journalier (300 $\mu mol.m^2.s^{-1}$), thermopériode 27°/17° jour/nuit, puis soumises à contrainte hydrique (arrêt des arrosages, 50% d'humidité atmosphérique) pendant 2, 9 et 21 jours. Le mode photosynthétique évolue du type C_3 au CAM extrême.

La sécheresse est donc de première importance en tant que candidat pour induire un changement de mode de photosynthèse. Ceci se confirme si l'on considère les différentes formes de vie présentées par les espèces de *Kalanchoe*, en particulier l'épiphytisme. Cet habitat est caractérisé par une alternance fréquente de (courtes) périodes de sécheresse et d'humidité exacerbées, au plan de la contrainte que subit la plante, par l'absence de sol. On s'attend donc à ce que les espèces épiphytes soient les plus capables de flexibilité métabolique (GRIFFITHS, 1989). Les résultats acquis sur le *K.porphyrocalyx* confirment cette hypothèse (BRULFERT *et al.*, 1995, 1996). Les valeurs de $\delta^{13}C$ trouvées pour des individus récoltés dans différents sites climatiques se répartissent de -15,68 à -30,06‰, ce qui signifie un balayage de tous les intermédiaires entre le CAM et la photosynthèse de type C_3; les plantes montrant un comportement CAM typique étaient celles récoltées dans une forêt sèche, donc ayant probablement subi une contrainte hydrique, alors que les individus provenant des forêts de pluie dont l'humidité autorisait une ouverture stomatique diurne, montraient un fonctionnement de type C_3. Les plantes conservées en jardin botanique et que l'on supposait de ce fait convenablement arrosées étaient également proches du fonctionnement C_3.

GROUPES TAXONOMIQUES ET FLEXIBILITE PHOTOSYNTHETIQUE

C'est sur la base de critères taxonomiques que P.Boiteau a tenté une classification des espèces de *Kalanchoe* (BOITEAU & ALLORGE-BOITEAU, 1995.). Si l'on attribue aux 15 groupes botaniques les valeurs de $\delta^{13}C$ résultant de toutes nos analyses (Fig.5) (KLUGE *et al.*, 1993), il apparaît que les espèces comportant une dominance du mode C_3 en même temps que les plus susceptibles de flexibilité dans leur comportement photosynthétique sont situées dans les premiers groupes (section *Kitchingia* et premiers groupes de la section *Bryophyllum*). Dans ces groupes se trouvent les espèces épiphytes et celles vivant dans les régions humides montagneuses centrales et les régions est. Pour les espèces des groupes suivant, rassemblant les plantes des zones sèches et du « bush » xérophytique du sud, à part quelques exceptions insuffisamment pourvues d'ailleurs en nombre d'échantillons, le comportement CAM strict devient évident et la flexibilité photosynthétique diminue. L'hypothèse pourrait alors être faite (KLUGE *et al.*, 1993) que le centre de rayonnement adaptatif pour les espèces de *Kalanchoe* est situé dans les zones humides de Madagascar, d'où le genre a évolué et envahi les régions sèches et du sud, en même temps qu'apparaissait le CAM, comme système photosynthétique adaptatif et de survie (KLUGE *et al.*, 1992).

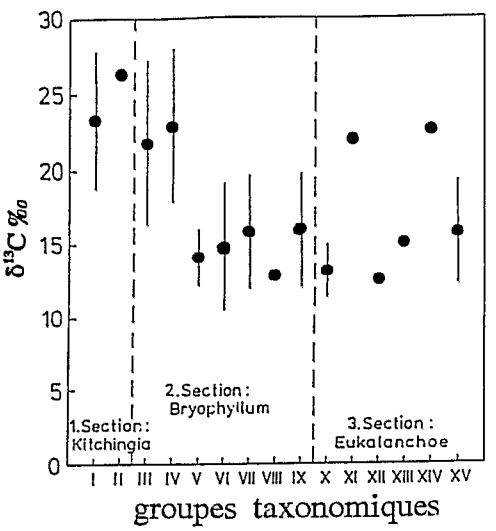


Fig. 5. Corrélation entre les valeurs de $\partial^{13}C$ de la biomasse des espèces de *Kalanchoe* et les goupes taxonomiques de P.Boiteau (Boiteau et Allorge-Boiteau, 1995). La plus haute flexibilité photosynthétique inter- et intra-spécifique est observée dans les espèces des premiers groupes qui sont principalement originaires des zones climatiques humides (voir Fig.3). Il est plausible que ces zones puissent constituer le centre de dispersion des espèces, dont le comportement photosynthétique pourrait alors rendre compte.

Pour terminer, ajoutons qu'une étude est en cours visant à comparer les ADN d'un maximum d'espèces de *Kalanchoe* et que les résultats (non publiés) semblent pouvoir être corrélés avec la classification taxonomique de Boiteau et permettre une interprétation phyllogénétique du genre.

CONCLUSION

Les résultats présentés ici, contribuent en premier lieu à une meilleure connaissance du genre *Kalanchoe* et de son évolution. Ils confirment, par des études écophysiologiques, les données des taxonomistes, mais ont également montré que la répartition des espèces sur le territoire malgache était basée sur l'existence d'un mode photosynthétique adaptatif qui a de plus permis la colonisation d'habitats arides ou soumis à contrainte hydrique. Il semble en outre que ce soit la première fois qu'un genre entier est étudié à tous les niveaux, depuis la taxonomie, écophysiologie, biochimie, jusqu'aux ADN. Mais cette étude constitue également un exemple, et pourrait s'appliquer à tout autre genre botanique: notre message concerne aussi le fait que nous possèdons maintenant des techniques permettant de dépasser le simple stade de description des espèces et autorisant une interprétation des distribution et évolution en termes d'adaptation physiologique.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLORGE-BOITEAU, L., 1996. Madagascar centre de spéciation et d'origine du genre *Kalanchoe* (Crassulaceae). *In*: W.R. Lourenço (éd.). Biogéographie de Madagascar, pp. 137-145. Editions de l'ORSTOM, Paris.

BOITEAU, P. & L. ALLORGE-BOITEAU, 1995. *Kalanchoe* (Crassulacées) de Madagascar. Systématique, écophysiologie et phytochimie. Karthala, Paris, 252 p, 47pl.

BRULFERT, J., D. RAVELOMANANA & M. KLUGE, 1995. Ecophysiologie des *Kalanchoe*. Le Métabolisme Acide des Crassulacées (CAM), une voie photosynthétique adaptative. *In: Kalanchoe* (Crassulaceae) de Madagascar. Systématique, écophysiologie et phytochimie. Karthala, Paris, 207-218.

BRULFERT, J., D. RAVELOMANANA, S. GUÇLU & M. KLUGE, 1996. Ecophysiological studies in *Kalanchoë porphyrocalyx* (Baker) and *K.miniata* (Hils et Bojer), two species performing highly flexible CAM. Photosynthesis Research (sous presse).

GRIFFITHS, H., 1989. Carbon dioxide concentrating mechanisms and the evolution of CAM in vascular epiphytes. *In*: Vascular plants as epiphytes. Evolution and ecophysiology. Ecological studies, 76, Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 42-86.

KLUGE, M. & J. BRULFERT, 1996. Crassulacean acid metabolism in the genus *Kalanchoe*: ecological, physiological and biochemical aspects. *In*: Crassulacean Acid Metabolism: Biochemistry, Ecophysiology and Evolution, Ecological studies, Springer, Berlin, Heidelberg , New York. sous presse.

KLUGE , M. & I.P. TING, 1978. Crassulacean Acid Metabolism. Analysis of an ecological adaptation. Ecological studies, 30, Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp 209.

KLUGE, M., J. BRULFERT, J. LIPP, D. RAVELOMANANA & H. ZIEGLER, H., 1993. A comparative study by $\delta^{13}C$-analysis of Crassulacean Acid Metabolism (CAM) in *Kalanchoe* (Crassulaceae) species of Africa and Madagascar. Bot. Acta, 106:320-324.

KLUGE, M., J. BRULFERT, D. RAVELOMANANA, J. LIPP & H. ZIEGLER, 1991. Crassulacean acid metabolism in *Kalanchoe* species collected in various climatic zone of Madagascar: a survey by $\delta^{13}C$ analysis. Oecologia, 88:407-414.

KLUGE, M., B. RAZANOELISOA, D. RAVELOMANANA & J. BRULFERT, 1992. *In situ* studies of Crassulacean Acid Metabolism in *Kalanchoe beharensis* Drake del Castillo, a plant of the semi-arid southern region of Madagascar. New Phytol., 12:323-334.

OSMOND, C.B., B.G. ALLAWAY, B.G. SUTTON, J.H. TROUGHTON, O. QUEIROZ & U. LÜTTGE, 1975. Carbon isotope discrimination in photosynthesis: environmental control of photosynthetic options in plants capable of crassulacean acid metabolism. Nature, 246:41-42.

SZAREK, S.R., H.B. JOHNSON & I.P. TING, I.P., 1973. Drought adaptation in *Opuntia basilaris*. Plant Physiol., 52:539-541.

WINTER, K., 1985. Crassulacean Acid Metabolism. *In*: photosynthetic mechanisms and the environment, 8, Elsevier Sc Publ., New York, 329-387.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 157-163

SIGNIFICATION BIOGEOGRAPHIQUE DES PROCESSUS D'ADAPTATION PHOTOSYNTHETIQUE. II : L'EXEMPLE DES ORCHIDEES MALGACHES

Manfred KLUGE [1], Jeanne BRULFERT [2], & Bettina VINSON [1]

[1] *Institut für Botanik der Technischen Hochschule, D-64287, Darmstadt,* ALLEMAGNE

[2] *CNRS / URA 1128, Institut de Biotechnologie des Plantes, Université de Paris-Sud, 91405 Orsay,* FRANCE

ABSTRACT.- The abundance of Crassulacean Acid Metabolism (CAM), a water-saving mode of photosynthesis, was screened among orchids of Madagascar by estimation of stable carbon isotope ratios ($\delta^{13}C$ values). Both in the higher cool and lower warm montane forests, about 50% of the epiphytic orchids were found to represent CAM plants, whereas all terrestrial species of these habitats are C_3-plants. This finding supports the view that CAM provides ecophysiological advantage under the conditions of epiphytic life. Among the epiphytic CAM orchids are the well-known *Angraecum sesquipedale* and all the leaf less orchids tested. CAM was found also in orchids growing in shallow soils on the dry inselbergs, for instance in *Angraecum sororium* and *A. eburneum*. *Bulbophyllum* species growing at the same sites perform C_3 photosynthesis, because these plants can store water in their pseudo-bulbs thus do not depend on water-saving modes of photosynthesis.

KEY-WORDS.- Crassulacean Acid Metabolism (CAM), Orchids, Photosynthesis

RESUME.- La fréquence du fonctionnement photosynthétique de type CAM (Métabolisme Acide des Crassulacées) parmi les Orchidées malgaches a été étudiée par analyse de composition isotopique pour le carbone ($\delta^{13}C$) des tissus. Dans les forêts chaudes de basse altitude aussi bien que dans les forêts de montagnes plus fraîches, environ 50% des orchidées épiphytes fonctionnent comme des plantes CAM. Par contre, toutes les espèces terrestres dans ces habitats montrent une photosynthèse de type C_3. Ces résultats sont en faveur de l'hypothèse selon laquelle le CAM, mode photosynthétique assurant aux plantes une économie d'eau, procure un avantage écologique aux espèces vivant en situation épiphytique. Parmi les orchidées épiphytes CAM se trouvent l'espèce très connue *Angraecum sesquipedale* et toutes les orchidées dites « aphylles ». Le fonctionnement CAM a aussi été détecté chez les orchidées poussant sur les sols superficiels des inselbergs secs, par exemple *Angraecum sororium* et *A. eburneum*. Les espèces de *Bulbophyllum* poussant sur les mêmes sites fonctionnent « en C_3 », probablement parce qu'elles sont capables de stocker de l'eau dans leurs pseudo-bulbes et ainsi ne dépendent pas d'une adaptation de leur type de photosynthèse.

MOTS-CLES.- Métabolisme Acide des Crassulacées, Orchidées, Photosynthèse

INTRODUCTION

La répartition géographique des espèces végétales dépend de leurs potentialités de production primaire, c'est-à-dire de leur capacité de photosynthèse dans les conditions

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

d'environnement de leur micro- ou macro-habitat. Ceci est évident lorsque l'on observe la distribution des espèces d'orchidées. Ces plantes ont conquis des sites terrestres arides ou humides, dans des conditions d'ombre ou d'ensoleillement maximal, aussi bien que des habitats épilithiques ou épiphytiques. C'est dire qu'elles sont capables de répondre à des demandes écophysiologiques très différentes. Devant l'extrême diversité des conditions d'environnement naturel auxquelles les orchidées doivent faire face, on devrait donc s'attendre à ce que l'ensemble de la famille soit caractérisé par une grande diversité de comportement photosynthétique, tant au plan génotypique que phénotypique. Cependant, en dépit de quelques travaux précis, les connaissances actuelles sur l'écophysiologie de la photosynthèse chez les orchidées sont peu fournies (voir les revues par ARDITTI, 1979, GOH & KLUGE, 1989). L'étude des orchidées malgaches paraît particulièrement intéressante pour combler cette lacune. Madagascar montre en effet non seulement une grande diversification des formes de vie des espèces appartenant à cette famille (espèces dont beaucoup sont en outre endémiques) (RAUH, 1973), mais possède également une extrême diversité de climats et de gradients climatiques (GUILLAUMET, 1984), forçant les plantes à développer des processus adaptatifs à des niveaux structurels ou physiologiques. Ainsi, les orchidées malgaches constituent un terrain expérimental très riche pour des études d'écophysiologie comparative. Nous décrivons ci-après des travaux entrepris sur certaines de ces orchidées, dans le but d'une meilleure compréhension du rôle joué par les mécanismes d'adaptation photosynthétique, pour la répartition géographique des espèces considérées.

TYPES DE PHOTOSYNTHESE PRESENTES PAR LES ORCHIDEES

Comme précédemment décrit (BRULFERT *et al.*, ce volume), il existe 3 types de photosynthèse, spécifiquement dits, en « C_3 », en « C_4 » et « Métabolisme Acide des Crassulacées » (CAM). La photosynthèse en C_4 et le CAM sont considérés comme « adaptatifs » car permettant aux cormophytes terrestres de diminuer les pertes transpiratoires, fréquentes chez la plupart des plantes supérieures au moment où s'effectue l'absorption de CO_2 externe (substrat photosynthétique) par les stomates ouverts. On sait que les orchidées ne montrent jamais le type photosynthétique C_4 (EARNSHAW *et al.*, 1987; WINTER *et al.*, 1983; GOH & KLUGE, 1989); les modes C_3 et CAM sont donc les seules options adaptatives à considérer pour ces plantes. L'article précédent, dans ce volume, décrit les voies métaboliques concernées ainsi que l'interêt des mesures de composition isotopique des tissus (valeurs de $\delta^{13}C$) comme critère de distinction entre les différentes options photosynthétiques par lesquelles le CO_2 externe est absorbé par les plantes au cours de leur croissance.

LE METABOLISME ACIDE DES CRASSULACEES (CAM), CHEZ LES ORCHIDEES EPIPHYTES

Les orchidées épiphytes, comme tous les végétaux épiphytes, lorsque qu'elles ne prennent pas racine dans des micro-habitats à réserves d'eau (par exemple, en cas d'humus accumulé dans les bifurcations de la tige du phorophyte), ont peu de disponibilité en eau (GOH & KLUGE, 1989). La pluie et la rosée nocturne sont les seules sources d'eau dont elles disposent. Ces espèces sont donc les plus abondantes et les plus diversifiées dans les zones tropicales humides, où l'évaporation est faible et où les pluies

fréquentes permettent aux plantes de remplacer très rapidement l'eau perdue par transpiration. Cependant, même en climat humide, les chutes de pluie sont plus ou moins fréquemment interrompues et ces interruptions peuvent mettre en danger l'équilibre hydrique des tissus, principalement pour les plantes directement enracinées sur l'écorce du phorophyte. Les orchidées épiphytes surmontent cette contrainte de l'environnement, non seulement par le développement de caractéristiques xéromorphes (succulence, présence d'organes de réserve, pseudo-bulbes, réduction des surfaces foliaires) (ARDITTI, 1979; DRESSLER, 1981), mais aussi par leur option photosynthétique, c'est-à-dire un comportement de type CAM (GOH & KLUGE, 1989). Basés sur des valeurs de ^{13}C, (BRULFERT *et al.*, ce volume), nos résultats ont montré que dans les forêts sempervirentes de montagne (près de Manankazo), et dans les forêts de pluies de l'est de Madagascar, environ 30% des espèces étudiées ont un fonctionnement CAM extrême, avec une absorption de CO_2 externe uniquement nocturne; 20% des espèces montrent un CAM modéré avec fixation de CO_2 mixte, nuit et jour, tandis que 50% peuvent être considérées comme des plantes « en C_3 ». Cette proportion de comportement CAM parmi les orchidées épiphytes est très proche de ce qui a été trouvé dans les forêts tropicales de Papouasie (EARNSHAW *et al.*, 1987) et d'Australie (WINTER *et al.*, 1983). Ces résultats sont en faveur de l'importance du CAM en tant que mécanisme aidant à la stabilisation de l'équilibre hydrique des orchidées épiphytes (GOH & KLUGE, 1989; KLUGE *et al.*, 1995; KLUGE & VINSON, 1995).

EXTREME SPECIALISATION CHEZ LES EPIPHYTES: LES ORCHIDEES DITES « APHYLLES »

De nombreuses orchidées épiphytes présentent une tige et des feuilles extrêmement réduites, à tel point que les plantes semblent ne comporter que des racines aériennes et des inflorescences. La photosynthèse, dans ce cas, s'effectue dans les cellules du cortex racinaire qui contiennent des chloroplastes (DRESSLER, 1981). Ce type de spécialisation est fréquent chez les orchidées épiphytes malgaches en particulier pour les espèces des forêts de pluie de l'est du pays. Des analyses ont été effectuées sur des échantillons récoltés *in situ* de 8 espèces des genres *Microcoelia* et *Solenangis.* Toutes les valeurs de $\delta^{13}C$ indiquent que ces plantes fonctionnent selon un type CAM extrême, caractérisé par une fixation de CO_2 externe uniquement nocturne (KLUGE *et al.*, 1995). Ces résultats ont été en outre confirmés par des analyses d'échanges de CO_2 entre la plante et l'atmosphère effectuées en laboratoire sur *Solenangis aphylla* , espèce des forêts côtières près de Fort-Dauphin. Les profils journaliers d'échanges gazeux obtenus ont montré que, même arrosées de façon optimale, les plantes fixaient le CO_2 externe uniquement la nuit. Du fait de l'absence de stomates sur le velamen cortical recouvrant les organes aériens, on ne peut considérer que c'est par régulation du flux transpiratoire que le CAM contrôle l'état hydrique des tissus. L'avantage écologique semble plutôt provenir, dans ce cas, de l'accumulation nocturne du malate dans les cellules (processus lié au CAM) qui créerait temporairement un « puits » permettant une résorption de la rosée ou de l'eau de pluie dont les cellules mortes superficielles du velamen sont imbibées.

OPTIONS PHOTOSYNTHETIQUES DES ESPECES D'*ANGRAECUM*

Parmi les 10 espèces d'*Angraecum* récoltées dans les forêts proches de Manankazo et d'Andasibe, 4 ont montré des valeurs de $\delta^{13}C$ indiquant un comportement CAM, les autres pouvant être considérées comme des plantes « en C_3 ». La plus spectaculaire (et la plus connue) des espèces d'*Angraecum* malgaches est certainement *A. sesquipedale,* « l'Orchidée Etoile », qui croit aussi bien en épiphyte dans les forêts de basse altitude, que en épilithe sur les « inselbergs » que ces forêts entourent, par exemple, dans la région côtière nord de Fort-Dauphin. Des échantillons prélevés sur cette espèce et provenant de 16 sites différents sur le territoire malgache ont tous montré des valeurs de $\delta^{13}C$ caractéristiques du CAM avec une fixation de CO_2 importante pendant la nuit (KLUGE & VINSON, 1995). Aucune différence significative n'a été détectée dans le comportement des plantes en situation épiphytique ou épilithique en ce qui concerne le mode de fixation photosynthétique du CO_2 externe. Cependant les travaux en laboratoire ont établi que *A.sesquipedale*, lorsqu'il est arrosé de manière optimale montre un CAM comportant une forte fixation de CO_2 aussi pendant le jour. Sur ces mêmes plantes, un seul jour d'arrêt dans l'arrosage suffit à supprimer la partie diurne de la fixation de CO_2. La contrainte hydrique semble donc pouvoir moduler l'option photosynthétique de cette plante, aussi activement (sinon plus) que pour certaines espèces du genre *Kalanchoe* (BRULFERT *et al.*, ce volume). Cette hypothèse est largement assurée par la comparaison de tous les résultats obtenus sur *A.sesquipedale*, à la fois *in situ* et en conditions de laboratoire. Il semble bien que, dans les conditions naturelles, les plantes doivent faire face, pendant une grande partie de leur développement, à une contrainte hydrique qui est responsable du déclenchement d'un comportement de type CAM extrême.

Des informations complémentaires sur les réactions photosynthétiques d'*A.sesquipedale in situ* ont pu être obtenues en utilisant la technique de mesure de fluorescence chlorophyllienne sous différentes densités de flux quantique (KLUGE & VINSON, 1995). Il est remarquable que les *A.sesquipedale* en situation épiphytique, (en fait ombragée), présentent, lorsque la densité de flux quantique augmente, un flux d'électrons à travers le photosystème II, et un niveau final de rendement quantique significativement plus faibles que les plantes se développant dans des habitats plus « ouverts » ou en situation épilithique pour lesquels l'éclairement est proche du niveau de saturation. De plus, les plantes épiphytes montrent une chute considérablement plus prononcée de rendement quantique en réponse à une augmentation de l'intensité lumineuse. En d'autres termes, la capacité par *A.sesquipedale* de conquérir des sites ombragés ou à fort ensoleillement semble être **moins liée à une capacité de moduler qualitativement le type de photosynthèse (C_3 à CAM) qu'à une adaptabilité de l'appareil photosynthétique proprement dit** responsable des réactions lumineuses. Ceci suggère que pour tous les sites naturels où cette espèce effectue son développement, le degré de contrainte hydrique pourrait être similaire mais que **la pression de sélection viendrait du paramètre intensité lumineuse**. Une question intéressante reste cependant actuellement sans réponse, celle de savoir si la capacité montrée par *A.sesquipedale* de coloniser des sites soumis à des niveaux si différents d'éclairement est le résultat d'une flexibilité phénotypique ou bien provient d'une adaptation génotypique c'est-à-dire de l'existence d'écotypes occupant des niches écologiques adéquates.

Des études de comportement photosynthétique ont également été effectuées sur *Angraecum sororium,* espèce occupant un habitat très ouvert, sur des inselbergs du Plateau Central malgache (Angavokely) (KLUGE & VINSON, 1995). Les valeurs de $\delta^{13}C$

des échantillons prélevés sur ces plantes, ont été trouvées significativement plus négatives que celles trouvées pour *A.sesquipedale,* rendant compte d'un fonctionnement photosynthétique de type CAM modéré, avec une contribution importante de la fixation diurne de CO_2 au gain total journalier de carbone. Considérant le microclimat chaud et sec des inselbergs, ceci apparait à première vue comme un paradoxe. Cependant, une investigation plus approfondie révèle que au contraire des *A.sesquipedale* épilithes, *A.sororium* ne pousse pas directement sur la surface des rochers mais plutôt là où ces derniers sont recouverts d'une couche d'humus d'au moins 15 cm d'épaisseur. Cela signifie que contrairement aux racines d' *A.sesquipedale,* celles d' *A.sororium* sont entourées par un substrat spongieux capable de stocker suffisamment d'eau pour que les plantes subissent moins de contrainte hydrique sévère. L'absorption de CO_2 est donc possible par des stomates restant ouverts le jour. Une étude plus approfondie en laboratoire est maintenant nécessaire pour juger de la flexibilité photosynthétique de cette espèce. Il est concevable que la capacité de moduler le mode de photosynthèse vers le type CAM extrême soit, dans cette espèce, génotypiquement limité. Ainsi, la plante ne peut survivre que dans des habitats où la disponibilité en eau est meilleure ou plus longue.

OPTIONS PHOTOSYNTHETIQUES DES ORCHIDEES TERRESTRES

Il a été également expérimentalement mis en évidence que le mode de photosynthèse était pour les orchidées terrestres malgaches, un mécanisme adaptatif important par lequel les plantes pouvaient pénétrer dans des habitats arides et y survivre. Ainsi, dans la forêt humide entourant Andasibe, des analyses ont été effectuées sur des orchidées poussant sur les sols humides forestiers à l'ombre. Ces orchidées appartenaient aux genres *Cynorchis, Habenaria, Jumellea, Lissochilus* et *Liparis*. Les valeurs de $\delta^{13}C$ trouvées indiquaient un fonctionnement photosynthétique de type C_3 (KLUGE *et al.*, 1995). Par contre, les mêmes analyses effectuées sur *Lissochilus decaryi* dans la zone du bush semi-aride du sud de Madagascar où cette espèce est abondante, ont montré une photosynthèse de type CAM. Ce résultat s'applique également à d'autres espèces de *Lissochilus* provenant d'autres régions de Madagascar. Enfin, plus récemment, nous avons pu démontrer, par des mesures d'échanges gazeux en conditions de laboratoire, l'existence d'un fonctionnement CAM chez *Lissochilus decaryi.*

L'observation d'un comportement CAM dans le genre *Lissochilus* est intéressante; elle constitue une première constatation que ce processus photosynthétique est opérationnel chez une orchidée sympodiale terrestre. L'opinion plus ancienne de la non-existence d'orchidées sympodiales terrestres CAM avait en effet donné naissance à l'hypothèse que le CAM chez les orchidées était apparu par évolution à partir des formes sympodiales épiphytes (GOH & KLUGE, 1989). Les résultats présents permettent maintenant d'affirmer que les orchidées sympodiales terrestres de type CAM ont évolué directement à partir des sympodes terrestres CAM et non pas secondairement à partir des formes épiphytiques.

CONCLUSION

Nos résultats sont en faveur de l'idée que, également pour les orchidées, un des avantages écophysiologiques majeurs du CAM est d'offrir aux plantes la possibilité d'économiser de l'eau pendant la période d'absorption photosynthétique du CO_2 externe. Ainsi, le CAM facilite pour ces plantes la conquête d'habitats arides terrestres, épilithiques ou épiphytiques. D'autre part, on ne doit cependant pas oublier que les processus photosynthétiques adaptatifs ne sont pas, pour les orchidées, les seuls facteurs de distribution biogéographique. Des particularités dans l'écologie de la pollinisation, de la dispersion des graines, des symbioses mycorrhiziennes, sont autant d'exemples d'autres mécanismes d'adaptation; les orchidées malgaches offrent certainement pour cela un terrain d'études de première importance. Par contre, si l'on considère la rapidité avec laquelle la flore et la faune natives malgaches sont dévastées (principalement sous la pression de l'homme) nous devons prendre conscience de l'interêt, de l'ampleur mais aussi de l'urgence de l'étude, dans tous ses détails, de la fascinante diversité des mécanismes d'adaptation écologique de tous les organismes malgaches. Plus que jamais, les recherches en écologie fondamentale sont nécessaires à Madagascar.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARDITTI, J., 1979. Aspects of the physiology of orchids. Adv. Bot. Res., 7:421-655.

BRULFERT, J., D. RAVELOMANANA, H. GEHRIG & M. KLUGE, 1996. Signification biogéographique des processus d'adaptation photosynthétique I: l'exemple des *Kalanchoe* malgaches. *In*: W.R. Lourenço (éd.). Biogéographie de Madagascar, pp. 147-156. Editions de l'ORSTOM, Paris.

GUILLAUMET, J-L., 1984. The vegetation: an extraordinary diversity. *In*: A. Jolly, P. Oberlé & R. Albignac (éds.). Key environments: Madagascar. Pergamon Press. Oxford, New York, 1-26.

KLUGE, M. & B. VINSON, 1995. Der Crassulaceen- Säurestoffwechsel bei Orchideen Madagaskars: Analyse einer ökologischen Anpassung der Photosynthese. Rundgespräche der Kommission für ökologie, 10 « Tropenforschung », Verlag Dr. Dietrich Pfeil, München, 163-157.

DRESSLER, R.L., 1981. The orchids. Natural history and classification. Harvard University Press, Cambridge, Masschusetts, pp 332.

EARNSHAW, J., K. WINTER, H. ZIEGLER, W. STICHLER, E.G. CRUTTWELL, K. KERENGA, P.J. CRIBB, J. WOOD, J.R. CROFT, K.A. CARVER & T.C. GUNN, 1987. Altitudinal changes in the incidence of crassulacean acid metabolism in vascular epiphytes and related life forms in Papua New Guinea. Oecologia, 73:566-572.

GOH, C.J. & M. KLUGE, 1989. Gas exchange and water relations in epiphytic orchids. *In*: U.Lüttge (ed.) Vascular plants as epiphytes. Ecological Studies, 76, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 139-166.

KLUGE, M., J. BRULFERT, W. RAUH, D. RAVELOMANANA & H. ZIEGLER, 1995. Ecophysiological studies on the vegetation of Madagascar: a $\delta^{13}C$ and δD survey for incidence of crassulacean acid metabolism (CAM) among orchids from montane forests and succulents from the xerophytic thornbush. Isotopes, Environ. Health Stud., 31:1-20.

KLUGE, M. & I.P. TING, 1978. Crassulacean Acid Metabolism. Analysis of an ecological adaptation. Ecological Studies, 30, Springer Verlag; Berlin, Heidelberg, New York, pp 207.

RAUH, W., 1973. Ober die Zonierung und Differenzierung der Vegetation Madagaskars (Tropische und Subtropische Pflanzenwelt 1). Akad.d.Wiss.u.Lit.Mainz (publ.). Steiner Verlag.Wiesbaden, 7-146.

WINTER, K., B.C. WALLACE, G.C. STOCKER & Z. ROKSANDIC, 1983. Crassulacean acid metabolism in australian vascular epiphytes and some related species. Oecologia, 57: 129-141.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 165-170

BIOGEOGRAPHIE DES *SENECIO* (ASTERACEAE) DE MADAGASCAR

RAMAVOVOLOLONA

Faculté des Sciences, B.P. 906, Antananarivo, MADAGASCAR

ABSTRACT.- The genus *Senecio* (Asteraceae) is represented in Madagascar by 85 species classified in 17 groups, of which 78 are endemic (HUMBERT, 1963). The tremendous morphological variation in the different groups of species is considered to be related to variations in the milieu in which they occur. The genus *Senecio* is present in different formations of the Central domain of Madagascar, where its members mostly occupy open areas, natural clearings, and forest margins. Mountainous areas with rocky soil are particularly favorable for the development of *Senecio*, where the level of microendemism is remarkable. Latitude and altitude are factors that impact the distribution of the individual species.

KEY-WORDS.- *Senecio*, Asteraceae, Microendemism, Ecological factors

RESUME.- Le genre *Senecio* appartenant à la famille des *Asteraceae* est représenté à Madagascar par 85 espèces, dont 78 endémiques, qui sont regroupées en 17 groupes (HUMBERT, 1963). L'extrême variation des caractères morphologiques rencontrée chez les différents groupes d'espèces est considérée comme liée aux variations des facteurs du milieu. Présents dans différentes formations du domaine du Centre de Madagascar, les *Senecio* occupent surtout les milieux découverts, les clairières naturelles et les lisières des forêts. Le milieu montagnard à sol rocheux est particulièrement favorable à son développement avec un microendémisme assez remarquable. La latitude et l'altitude entrent en jeu dans la distribution des espèces.

MOT-CLES.- *Senecio,* Asteraceae, Microendémisme, Facteurs écologiques

INTRODUCTION

Le genre *Senecio,* cosmopolite, est représenté à Madagascar par 85 espèces dont 78 endémiques de l'île, réparties en 17 groupes (HUMBERT, 1963). Il présente une extrême variation morphologique avec une proportion importante de plantes succulentes. La distribution du genre a déjà fait l'objet d'études par HUMBERT (1923, 1963), KOECHLIN (1974), RAMAVOVOLOLONA (1981). Il occupe essentiellement les milieux découverts du domaine phytogéographique du Centre (HUMBERT, 1955). Le microendémisme est très remarquable au niveau spécifique.

Nous nous proposons d'étudier l'influence des différents facteurs écologiques, sol, latitude, altitude, dans la distribution du genre et essayer de donner une interprétation sur l'importance du microendémisme spécifique.

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

METHODOLOGIE

1. Une carte de répartition du genre a été réalisée à partir de la superposition de plusieurs cartes de localisation des espèces qui ont été relevées dans la Flore de HUMBERT (1963). Les hachures sont plus ou moins serrées suivant la fréquence des espèces.

2. A partir de cette répartition, 3 secteurs latitudinaux ont été choisis dans le domaine du Centre. Le 17° latitude sud sépare le Secteur Centre Nord et le Secteur Centre Moyen, tandis que le 22° sépare le Secteur Centre Moyen de celui du Centre Sud.

3. Pour mieux apprécier l'influence du facteur altitude, les relevés altitudinaux indiqués dans la Flore ont été classés dans quatre intervalles d'altitude successifs dans le domaine du Centre : 0-800 m : basse altitude ; 800-1600 m : moyenne altitude ; 1600-2000 m : étage montagnard ; plus de 2000 m : haute montagne.

Les différentes espèces citées dans la Flore ont été placées dans leur secteur et intervalle d'altitude respectifs. La nature du sol a été également notée pour chaque espèce (sol rocailleux, argile, basalte, ...). Les pourcentages d'espèces représentés dans chaque type de milieu ont été calculés (domaine, secteur, altitude, sols).

RESULTATS ET DISCUSSIONS

CARTE DE REPARTITION DU GENRE *SENECIO* (FIG. 1)

La carte de répartition du genre *Senecio* à Madagascar montre que la quasi-totalité des espèces se trouve dans le domaine du Centre de l'île, soit 74 espèces sur 78 endémiques (94,87 %). Seules 2 espèces sont propres au domaine de l'Ouest et 2 espèces à celui du Sud (Fig.1a).

INFLUENCE DU FACTEUR EDAPHIQUE

Les données indiquées par HUMBERT (1963) ont permis d'établir les pourcentages d'espèces caractéristiques de chaque type de sol (Tableau I et Fig. 2b).

D'après le tableau I, 85,8 % des espèces occupent les rocailles siliceuses (gneissiques ou granitiques) qui se trouvent essentiellement dans le domaine du Centre dont la roche-mère est constituée par un socle cristallin. L'appartenance de la majorité des espèces au domaine du Centre paraît ainsi liée à la nature du sol.

INFLUENCE DE LA LATITUDE

Les trois secteurs du domaine du Centre possèdent leurs espèces propres et des espèces communes à deux ou trois secteurs (Tableau II, Fig. 2c).

Tableau I. Pourcentage des espèces propres à chaque type de sol

Type de sol	**Nombre d'espèces**	**%**
Rocailleux siliceux	67	85,8
Basaltes	2	2,56
Argiles	4	5,12
Sables ou calcaires	2	2,56
« Epiphytes »	1	1,28
Milieu aquatique	2	2,56

Tableau II : Pourcentage des espèces propres à chaque secteur et des espèces communes à 2 ou 3 secteurs

Secteur	**Nombre d'espèces**	**%**
Nord	12	16,0
Moyen	24	32,0
Centre Sud	23	31,8
Espèces communes à 2 ou 3 secteurs	2 + 7 + 6	20,2

Le tableau II, montre que les espèces communes aux différents secteurs sont de moindre importance (20,2 %) par rapport aux espèces propres à chacun des secteurs (79,8 %). La latitude influe donc sur la distribution des espèces, en fonction de la variation des facteurs climatiques tels que la pluviosité qui présente un gradient Nord-Sud (KOECHLIN *et al.*, 1974) et la température croissante dans le Centre Sud par effet de continentalité.

Le Centre Moyen et le Centre Sud possèdent beaucoup plus d'espèces que le Centre Nord. Nous pouvons par ailleurs noter sur le plan morphologique que le nombre d'espèces succulentes propres à chaque secteur est respectivement de 1 pour le Secteur Nord, 12 pour le Secteur Moyen, 10 pour le Centre Sud.

La succulence étant considérée comme une forme d'adaptation au milieu pendant des périodes sèches de l'année, l'accroissement de l'aridité est également un facteur favorable au développement des espèces succulentes de *Senecio*.

INFLUENCE DE L'ALTITUDE

D'après les données de HUMBERT (1963), nous avons pu noter qu'à chaque intervalle d'altitude correspondent des espèces caractéristiques pour les différents

secteurs (Fig. 2d): 12 espèces caractéristiques, entre 800-1600 m; 22 espèces caractéristiques entre 1600-2000 m et 9 espèces aux altitudes supérieures à 2000 m.

Parmi les 78 espèces endémiques, 57 espèces se retrouvent à plus de 1600 m d'altitude. Le milieu montagnard est donc particulièrement favorable à l'adaptation des espèces du genre *Senecio*. Les rares espèces qui se trouvent en basse altitude à Madagascar sont celles qui sont propres aux autres domaines : domaine de l'Ouest: 2; espèces et domaine du Sud : 2 espèces.

CONCLUSION

La répartition du genre *Senecio*, pratiquement restreint au Domaine du Centre, s'explique par l'action conjuguée de différents facteurs écologiques : la nature du sol, les variations climatiques latitudinales et altitudinales. Ces facteurs semblent responsables du microendémisme observé au niveau spécifique, et de l'apparition de formes morphologiques particulières, telles que les espèces succulentes.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

HUMBERT, H., 1923. Les Composées de Madagascar. Thèse de la Soc. Lin. de Normandie, Lanier, Caen, 936 p.

HUMBERT, H., 1955. Les Territoires Phytogéographiques de Madagascar. *In* : Colloques Internationaux du CNRS LIX. Les divisions écologiques du monde, Paris.

HUMBERT, H., 1963. Composées, 189e famille, tome 3, pp. 623-911. *In*: Flore de Madagascar et des Comores. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris.

KOECHLIN, J., J.-L. GUILLAUMET & Ph. MORAT, 1974. Flore et Végétation de Madagascar. Ed. Cramer, Vaduz, 687 p.

RAMAVOVOLOLONA, 1981. Contribution à l'étude des *Senecio* malgaches (Biogéographie, Morphologie, Palynologie). Mémoire de DEA. Université de Madagascar.

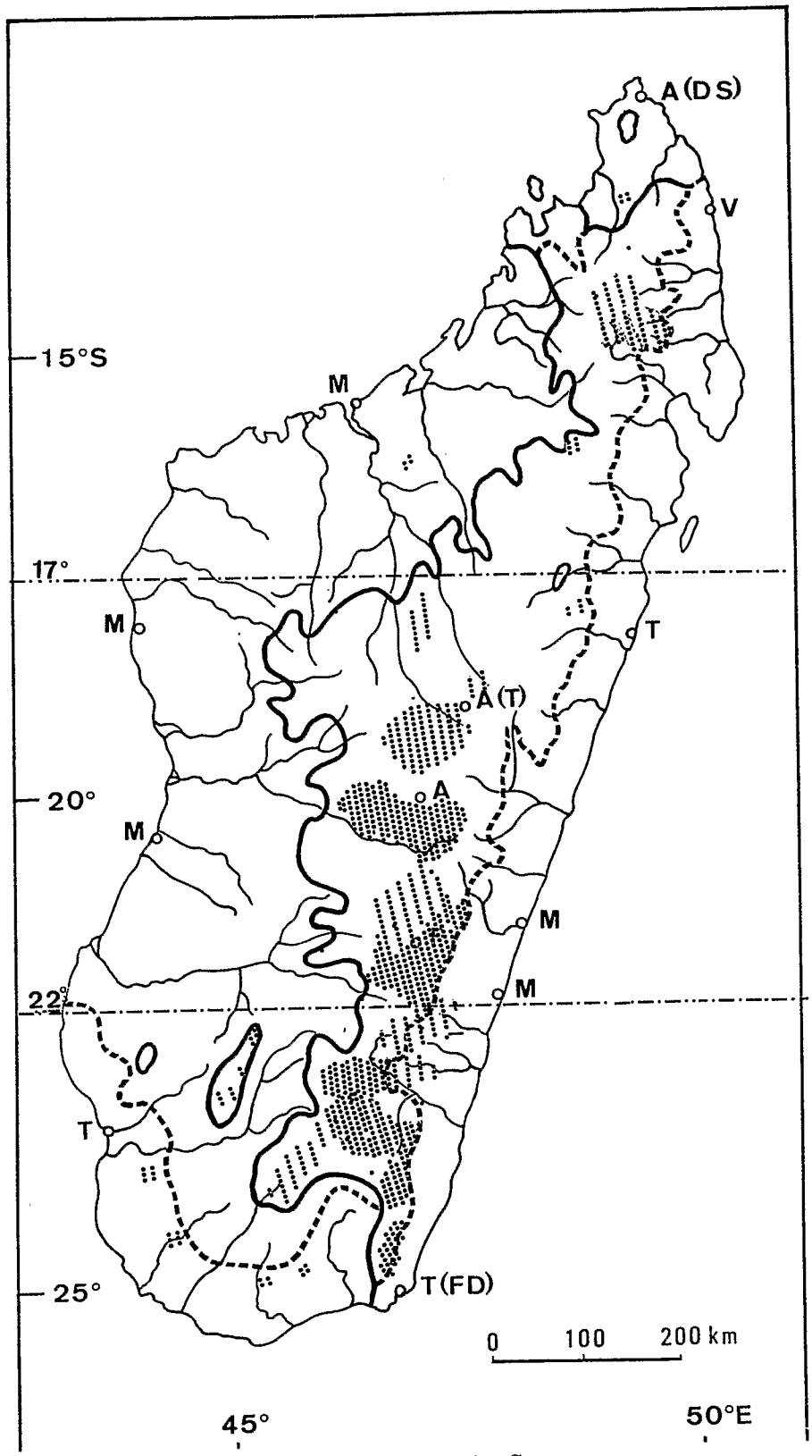


Fig. 1. Carte de répartition des *Senecio*

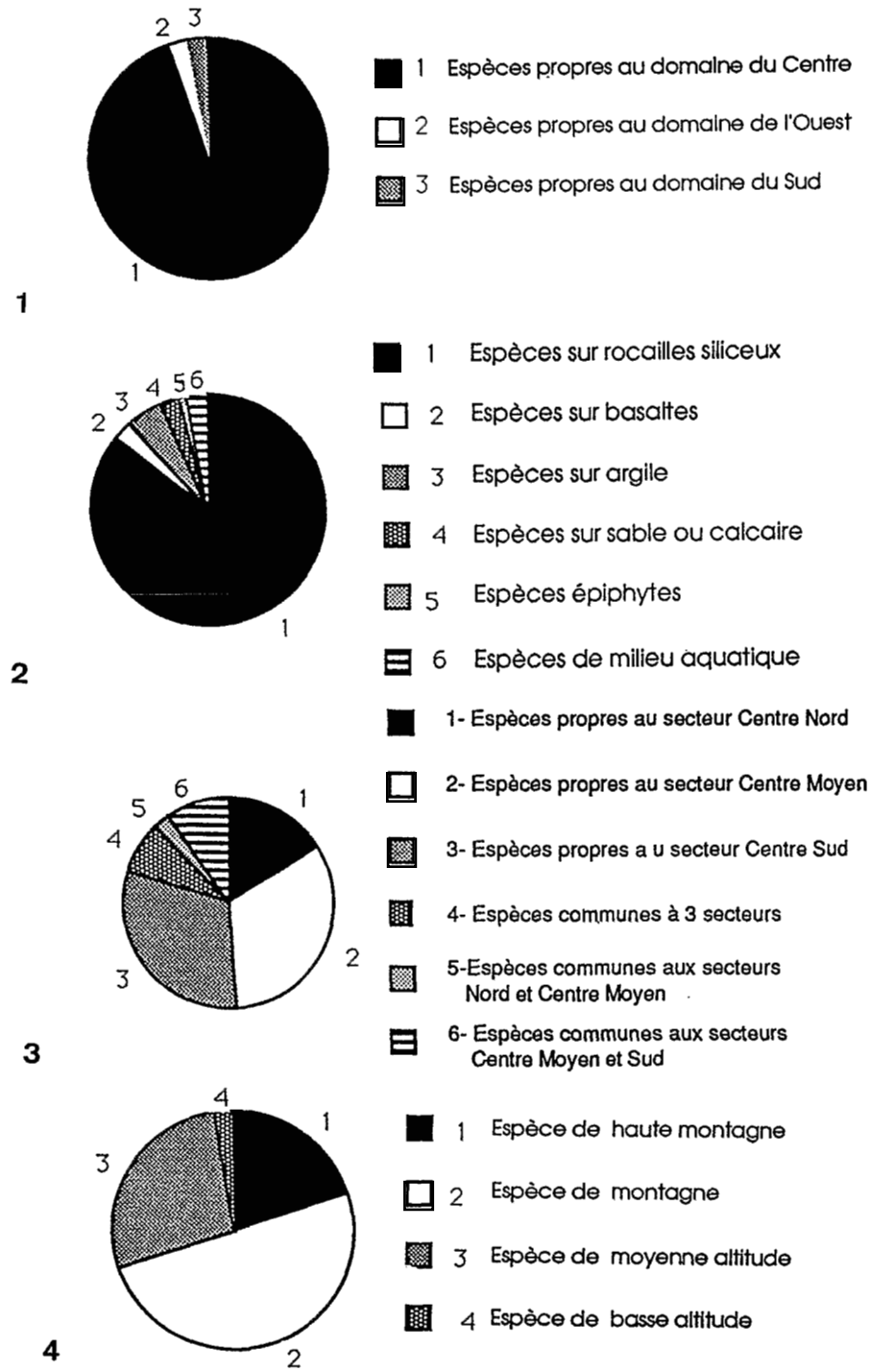


Fig. 2. Regroupements statistiques des résultats a. Pourcentage des espèces propres à chaque domaine phytogéographique. b. Pourcentage des espèces présentes en fonction de la nature du sol. c. Pourcentage des espèces propres à chaque secteur ou communes à deux ou trois secteurs du domaine du Centre. d. Espèces propres à chaque intervalle d'altitude dans le domaine du Centre.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 171-176

REPARTITION DES ESPECES XEROPHILES DANS LE SUD-OUEST DE MADAGASCAR

Samuël J. RAZANAKA

Centre National de Recherche sur l'Environnement, CNRE B.P. 1739 Fiadanana Antananarivo, MADAGASCAR

ABSTRACT.- The family of Didideraceae and the genus of *Euphorbia* are characteristic taxa of the South-West of Madagascar. But other genera and species occur with them, and have distributions that correspond perfectly to the extent of the xerophilous thicket, and impact the structure of this vegetation type.

KEY-WORDS.- Plant formation, Characteristic species, Distribution area, Xerophilous thicket

RESUME.- La famille des Didiereaceae et le genre *Euphorbia* sont certes des taxons caractéristiques du Sud-Ouest de Madagascar. Mais à leur côté il existe d'autres genres et espèces qui suivent parfaitement l'aire de répartition du fourré xérophile et marquent la composition de cette formation végétale.

MOTS-CLES.- Groupement végétal, espèce caractéristique, aire de répartition, fourré xérophile

INTRODUCTION

La définition du fourré xérophile de Yangambi (1956) (AUBREVILLE, 1975), basée sur des caractéristiques physionomiques, reste globale et peu précise, celle de GUILLAUMET et KOECHLIN (1971), apporte plus de précision en spécifiant le caractère climacique de cette formation. Cette précision permet de séparer le fourré xérophile proprement dit des fourrés secondaires (« Savoka » à *Philippia*) et des formations d'altitude, les brousses éricoïdes de PERRIER DE LA BATHIE (1921).

Le fourré xérophile est une forme d'adaptation de la forêt dense sèche décidue aux conditions sévères de sècheresse, liées au climat subaride de la région du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar (MORAT, 1969). Il se caractérise par :

- une hauteur variable des espèces ligneuses, 1-2 m pour les buissons; 3-4 m pour les petits arbres atteignant rarement 8-10m,

- l' absence de stratification associée à une forte densité de la végétation,

- la dominance de forme biologique extrêmement spécialisée.

Le fourré xérophile, ainsi défini, manifeste une répartition bien précise de ses différents groupements dans le Sud-Ouest de Madagascar (KOECHLIN *et al.*, 1974). Une étude à moyenne échelle réalisée dans cette région (RAZANAKA, 1995) a nettement dégagé l'existence d'une succession dans le sens est-ouest de groupements de fourré

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

xérophile au sein desquels des espèces caractéristiques se relayent avec une répartition bien précise.

METHODES

L'existence d'un gradient d'est en ouest des conditions climatiques et pédologiques dans le Sud-Ouest est bien dégagée dans les travaux antérieurs (HERVIEU, 1967; MORAT, 1969; DONQUE, 1971; CORNET, 1973; THOMASSON, 1972, 1974, 1982). Une étude phytogéographique, basée sur la délimitation des zones de contact entre la forêt dense sèche décidue et le fourré xérophile répondant en partie à la caractérisation de leur déterminisme respectif, a été réalisée le long des transects suivant ce gradient est-ouest (RAZANAKA, 1995).

Les variations des paramètres écologiques mentionnées ci-dessus y sont très graduelles dans la forêt de Mikea .Un transect est fait dans cette région suivant l'axe Salary-Analabo pour dégager cette évolution. Des placettes de 30m x 30m, au sein desquels des relevés pédologiques et botaniques sont réalisés dans chaque grande unité paysagique le long de ce transect.

Les analyses statistiques (analyse factorielle et c de correspondance) effectuées en vue d'établir une typologie du fourré xérophile ont permis de déterminer les principaux groupements de fourré avec leurs espèces caractéristiques et les discriminantes respectives.

RESULTATS

De la zone littorale vers l'intérieur des terres, quatre groupements de fourré xérophile ont été déterminés. Ils se succèdent et évoluent de la forme la plus xérique jusqu'à une forme de transition ou de contact avec le forêt dense décidue qui le borde à l'est au niveau de la zone sub-littorale.

- **Le bas fourré xérophile arbustif à *Euphorbia stenoclada*** représente le groupement le plus xérique ; sa hauteur dépasse rarement 4 m. Il occupe des stations exceptionnellement sèches, situées sur des sols très filtrants ou des lithosols de dalles calcaires marneuses ou gréseuses. Ce groupement est très dense du fait de l'intrication des rameaux des différentes plantes qui le composent. Cependant il ne couvre pas totalement son substrat et se présente sous forme de mosaïque de sols nus et de touffes de végétation très denses.

- **Le haut fourré xérophile arbustif dense à *Didierea madagascariensis-Adansonia fony-Commiphora lamii*** est lié aux séries dunaires constituées de sables roux (7,5 YR 6/6) fins à légèrement grossiers, très pauvres en particules fines. Ce groupement présente une hauteur moyenne de 4-6 m avec des émergents atteignant 8-10 m. Il reste très dense et impénétrable dans l'ensemble; des tâches de sols nus n'excédant 5% de la surface totale se rencontrent par endroit.

- **Le haut fourré xérophile arbustif ouvert à *Didierea madagascariensis-Commiphora monstruosa*** est lié aux séries dunaires constituées de sables roux-beige (7,5 YR 7/4). Ce substrat se distingue par son caractère filtrant lié à une texture très

particulaire, une teneur en particules fines très faible, et un pH acide (5,0 à 5,1). Le haut fourré xérophile arbustif ouvert à *Didierea madagascariensis-Commiphora monstruosa* présente dans l'ensemble la même structure verticale que le groupement précédent, il s'en distingue par sa structure horizontale plus ouverte. Il forme des mosaïques de touffes de végétation difficilement pénétrable et de sols pratiquement nus dont la superficie peut atteindre 35-45%.

- **Le haut fourré xérophile arboré à *Didierea madagascariensis-Euphorbia laro-Commiphora arafy*** occupe les séries dunaires sub-littorales constituées de sables roux à roux-rouge (7,5 YR 6/6 à 7,5 YR7/8). Ce groupement manifeste déjà une structure forestière , c'est-à-dire qu'il présente trois strates assez distinctes, une strate herbacée très discontinue, une strate arbustive assez continue et une strate arborée lâche. Il est connu sous le nom de « forêt à *Didierea madagascariensis* » (KOECHLIN *et al.*, 1974). La futaie atteint 6-8 m, des émergents dont *Adansonia za, Poupartia sylvatica, Streospermum sp., Dalbergia sp.* peuvent atteindre 12-15 m. Mais ce groupement reste bas comparé à la forêt dense sèche décidue typique qui le remplace progessivement vers l'Est.

En effet, la forêt dense sèche à *Commiphora mafaidoha-Adansonia za* qui occupe la plaine de Bevary, la partie orientale de la « forêt de Mikea », est incluse dans la « série à *Commiphora-Hildegardia-Dalbergia* » (HUMBERT, 1965) ; elle présente une voute continue de 8-12 m de haut avec des émergents atteignant 20-25m.

Un profil schématique de cette succession de groupements de fourrés xérophiles dans la « forêt de Mikea » dégage l'existence d'une répartition très précise des espèces xérophiles suivant les types de groupement dans cette région du Sud-Ouest de Madagascar.

DISCUSSION

Trois faits floristiques marquants se dégagent de l'analyse de l'évolution de la forêt dense sèche en fourré xérophile.

1. Les deux taxons classiquement admis commme caractéristiques du fourré xérophile se retrouvent tout le long du transect suivant une répartition bien ordonnée.

Le genre *Euphorbia* s'y rencontre sous forme de plusieurs espèces qui définissent bien chacun des groupements de fourré xérophile.

- *Euphorbia antso* H. Bn, arbuste caractéristique du sous bois du haut fourré xérophile arboré et de la forêt dense sèche décidue, disparaît dans les zones côtières.

- *Euphorbia laro* Drake, espèce commune du fourré xérophile et de la forêt dense sèche décidue, est très abondante dans la strate arbustive des hauts fourrés arboré et arbustif. Elle se raréfie dans le groupement des zones littorales.

- *Euphorbia enterophora* Drake, arbre d'une dizaine de mètres de haut, présente la même répartition que celle du taxon précédent ; cependant elle reste présente dans certaines stations de la zone littorale sur sable beige.

- *Euphorbia stenoclada* Baill., arbuste ne dépassant pas 6-7m de haut, caractérise le faciès le plus xérique des groupements de fourré xérophile et occupe les zones littorales sur substrat calcaire ou sableux. Sur le premier type de substrat, *Euphorbia*

stenoclada ne dépasse pas 3-4 m de haut, sur sols sableux elle peut atteindre 6-7 m. Bien que définie comme une espèce maritime elle ne reste pas confinée dans les zones littorales du Sud-Ouest, et son aire de répartition pénètre très loin à l'intérieur des terres. Elle se rencontre dans la région d'Ihosy sur sol calcaire (CHOUX, 1934; KOECHLIN *et al.*, 1974).

Le genre *Didierea* est représenté par trois espèces:

- *Didierea madagascariensis* Baill. occupe l'ensemble de l'aire de répartition des séries dunaires allant des sables beiges aux sables roux-rouge en passant par les sables roux. Cette espèce disparaît sur les substrats calcaires. Elle peut constituer une formation monospécifique dans certaines stations comme la zone envahie par les dunes quaternaires, ancien lit de fleuve, où elle représente une espèce pionnière. L'aire de répartition septentrionale de *Didierea madagascariensis* se situe au sud de Morondava dans la région de Betaolampia.

- *Alluaudia comosa* Drake reste confiné dans les zones littorales sur sols calcaires marneux. Il constitue avec *Euphorbia stenoclada* la physionomie du bas fourré xérophile arbustif. Son aire de répartition septentrionale s'arrête à la hauteur de Manombo Sud au nord de Toliara.

- *Alluaudiopsis marnieriana* Rauh, arbuste qui occupe des stations particulières de sols calcaires, est plus discret, son aire de répartition septentrionale ne dépasse pas le Fiherenana.

2. En dehors de ces deux genres définis comme caractéristiques du fourré xérophile, « série à *Euphorbia* et Didiéréacées » (HUMBERT, 1965), d'autres taxons caractérisent bien ce type de formation. Certains mêmes sont spécifiques des groupements observés le long du transect et montrent une répartition très précise.

Le genre *Commiphora* constitue une illustration assez significative de cette répartition.

- *Commiphora arafy*, arbre d'une dizaine de mètre, caractérise le haut fourré xérophile arboré à *Didierea madagascariensis*. Il semble relayer *Commiphora mafaidoha* Engl. qui est très dominant dans la forêt dense sèche décidue adjacente, mais disparaît petit à petit vers l'ouest dans la forêt de Mikea.

- *Commiphora humbertii* , arbuste de 1 à 1,5m largement étalé à la base avec un recouvrement dépassant facilement $4m^2$, marque le sous-bois de tous les groupements de fourré xérophile. Son expansion est maximale dans le haut fourré xérophile arbustif ouvert.

- *Commiphora lamii*, arbuste de 1-2 m, est spécifique du haut fourré xérophile arbustif. Il accompagne *Commiphora humbertii* ; son aire de répartition s'étend jusqu'aux zones côtières.

- *Commiphora monstruosa* (H.Perr.) R. Cap., arbuste de taille assez variable entre 1 et 3m, caractérise des stations soumises à une sècheresse très accentuée. Il se rencontre dans le bas fourré xérophile sur sols calcaires et arénacés ainsi que dans le haut fourré arbustif ouvert.

- *Commiphora orbicularis* Engl. et *C. mahafalensis*, arbustes de 2 à 3 m, sont spécifiques des bas/haut fourrés xérophiles arbustifs sur calcaire marneux. Ils disparaissent dans les stations situées sur substrat sableux.

Le genre *Commiphora* est donc particulièrement important dans la constitution de la composition du fourré xérophile. De ce fait, il peut être défini comme un taxon caractéristique de cette formation au même titre que le genre *Euphorbia* et la famille des Didiéréacées.

A côté de ces trois taxons très marquants, il en existe d'autres non moins importants dont l'aire de répartition épouse celle du fourré xérophile.

- *Adansonia fony* H. Bn. constitue un des émergents très caractéristiques de l'ensemble des groupements de fourré xérophile sur sols arénacés, mais s'estompe sur les sols calcaires.

- *Megistostegium nodulosum* (Drake), Hochr. arbuste très caractéristique du bas/haut fourré xérophile arbustif, accompagne *Euphorbia stenoclada* sur les sols calcaires et sableux des zones littorales. Par contre, il disparaît en dehors de ces stations au même titre que *Opercularia decaryi* H. Perr.

3. Il découle de cette étude que la répartition des différents taxons caractéristiques du fourré xérophile dans le sens Est-Ouest est assez précise ; elle épouse globalement les aires de répartition des différents groupements dont la limite coïncide avec un gradient de sècheresse climatique combiné à une variation marquée des types de sols.

La limite septentrionale de l'aire de répartition de ces taxons est beaucoup moins nette et ne correspond pas à un déterminisme précis. Le mode de répartition de chaque espèce semble prioritaire dans la répartition dans le sens subméridien. Ainsi, l'aire de répartition de *Didierea madagascariensis, Euphorbia stenoclada, Commiphora humbertii, C. monstruosa* .s'étend jusque dans la région de Belo-sur-Mer, bien au-delà de l'aire subaride.

Le fourré xérophile forme un rideau de quelques centaines de mètres, lié aux dunes flandriennes bordant des tannes vives (RAZANAKA, 1995). La même succession de groupements de fourré xérophile dans le sens est-ouest observée dans la forêt de Mikea s'y rencontre sur une très faible distance.

CONCLUSION

L'aire de répartition des espèces xérophiles nous renseigne sur la valeur de la forêt dense sèche décidue, en tant qu'indicateur écologique et sur son probable mécanisme évolutif. Cette forêt connaît des expansions dès que les conditions stationnelles sont favorables. Le fourré xérophile ne constitue qu'une forme d'adaptation à des conditions de sècheresse très sévères. Le genre *Commiphora* constitue au même titre que le genre *Euphorbia* et la famille des Didiereacées un taxon très caractéristique de ce type de fourré.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AUBREVILLE, A., 1975. Accord à Yangambi sur la nomenclature des types africains de végétation, Revue Bois des Tropiques, n° 51, Janv-Fév 1957.

CHOUX, P., 1934. Répartition géographique des Didiéréacées, Mémoires de l'Académie Malgache, 17: 49-64.

CORNET, A., 1973. Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar, La Terre Malagasy Tany Malagasy, Tananarive, n° 15: 179-190.

DONQUE, G., 1975. Contribution géographique à l'étude du climat de Madagascar, Nouvelle Imprimerie des Arts graphiques, Tananarive, 478 p.

GUILLAUMET, J.L. & J. KOECHLIN, 1971. Contribution à la définition des types de végétation dans les régions tropicales (exemple de Madagascar), Candollea, 26 (2): 262-277.

HUMBERT, H., 1955. Les territoires phytogéographiques de Madagascar. Colloques Internationaux du C.N.R.S. LTX : Les divisions écologiques du monde, moyen d'expression, nomenclature, cartographie. Paris, juin - juil. 1954. Année écologique, 3è sér., 31(5- 6): 439-48.

HUMBERT, H., 1965. Description des types de végétation. *In*: H. Humbert & Cours Darne, 1964/65. Carte Internationale du tapis végétal et des conditions écologiques. 3 coupures au 1/1.000.000. Trav. sect. sc. et tech., Inst. Fr. Pondichery, h.s. n°6.

KOECHLIN, J. J.L. GUILLAUMET & P. MORAT, 1974. Flore et végétation de Madagascar. Cramer/Ganther, Vaduz, 624 p.

MORAT, Ph., 1969. Note sur l'application à Madagascar du quotient pluviomètre d'Emberger. Cah., ORSTOM, sér.biol. 10: 117-132.

MORAT, Ph., 1973. Les savanes de l'Ouest de Madagascar. Mémoires ORSTOM, n° 68, 235 p.

PERRIER DE LA BATHIE, H., 1921. La végétation malgache. Ann. Colon. Marseille, 3e sér. 9, 268 p.

SOURDAT, M., 1977. Le Sud-Ouest de Madagascar, Morphogenèse et pédogenèse. Travaux et documents de l'ORSTOM.

THOMASSON, M., 1972. Remarques sur la végétation des environs de Tuléar III. Modes de ramification des végétaux ligneux. Bull. Soc. Bot. fr., 119: 207-214.

THOMASSON, M., 1974. Remarques sur la végétation des environs de Tuléar (Sud-Ouest Malagache). V. La forêt dense sèche. Adansonia, sér, 2, 14 (2): 293-297.

THOMASSON, M., 1982. Groupements végétaux de la plaine de Tuléar : les groupements sur sables jaunes. *In*: Mad. Rev., 40: 65-73.

RAZANAKA, S J.,1995. Délimitation des zones de contact des aires semi-aride et subaride de la végétation du Sud-Ouest de Madagascar. Thèse de 3° cycle Faculté des Sciences Université d'Antananrivo; 266 p., 4 cartes.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 177-182

LE GENRE ENDEMIQUE MALGACHE *DICORYPHE* DUPETIT-THOUARS (HAMAMELIDACEES) : REPARTITION ET PHYTOGEOGRAPHIE

Etienne A. RAKOTOBE

Département Ethnobotanique et Botanique, CNARP, B.P.702, Antananarivo 101, MADAGASCAR

ABSTRACT.- The global distribution of the plant family Hamamelidaceae and the distribution of the genus *Dicoryphe* in Madagascar confirm the principal routes of plant migration and supports the validity of the phytogeographic sectors in the island.

KEY-WORDS.- *Dicoryphe*, Hamamelidaceae, Phytogeography, Madagascar

RESUME.- La répartition des Hamamélidacées dans le monde et la distribution du genre *Dicoryphe* à Madagascar permettent de confirmer les principales voies de migration végétale et la réalité des secteurs phytogéographiques de l'île.

MOTS-CLES.- *Dicoryphe*, Hamamelidaceae, Phytogéographie, Madagascar

INTRODUCTION

La plupart des 22 genres appartenant à la sous-famille des *Hamamelidoideae* (*Hamamelidaceae*) sont monotypiques ou ont seulement deux à trois espèces. Parmi les quelques genres qui ont un nombre plus élevé d'espèces, on trouve le genre endémique malgache *Dicoryphe* dont nous avons fait l'étude systématique (RAKOTOBE, 1987) et dont nous examinerons ici les aspects phytogéographiques.

MATERIEL ET METHODES

Le matériel d'herbier utilisé provient essentiellement du Laboratoire de Phanérogamie du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris. D'autres spécimens ont été également reçus d'autres herbiers européens: Royal Botanical Garden de Kew (K) et Conservatoire du Jardin Botanique de Genève (G). Les données furent complétées à Madagascar par des observations faites dans les Herbier d'Antananarivo (TAN) et *in situ*. Les échantillons de bois ont été fournis par le Département Forêt du CIRAD de Nogent-sur-Marne (France).

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

APERÇU SYSTEMATIQUE ET PHYLOGENIQUE

Le genre *Dicoryphe,* dans lequel 27 taxons appartenant à 22 espèces ont été retenus (RAKOTOBE, 1987), fait partie de la sous-famille des *Hamamelidoideae,* la plus vaste et la plus diversifiée de la famille des *Hamamelidaceae*, avec 22 genres et environ une centaine d'espèces. Il appartient, avec *Ostrearia, Neotrearia, Noahdendron* et *Trichocladus* au groupe des cinq genres de l'hémisphère Sud, qui ont été rattachés à divers groupes à l'intérieur des *Hamamelideae* (HARMS, 1930). Comparés aux autres genres de la famille, ils ont en effet des caractères particuliers, tels que la soudure congénitale des filaments staminaux et le style syncarpe chez *Dicoryphe,* les feuilles opposées et les marges des pétales révolutées chez quelques espèces de *Trichocladus* et des pétales légèrement circinés chez *Noahdendron.*

Cependant, ENDRESS (1989 a, b) a souligné l'unité phylogénétique de ces cinq genres, réunis dans la tribu des *Dicoryphinae* chez laquelle le type d'anthères est très particulier et inhabituel dans la famille. En effet, chaque thecum possède deux sacs polliniques, mais avec une seule valve commune aux deux.

Sur le plan biologique, AUBERT DU PETIT-THOUARS (1804) fait déjà état de l'ouverture élastique du sommet du fruit de *Dicoryphe,* mais ne mentionne pas d'autochorie par éjection de graines. Cependant, ce mécanisme d'éjection explosive est constant dans l'ensemble des *Hamamelidoideae* (ENDRESS, 1874, 1989a). Le nom vernaculaire malgache « pitsikala » qui signifie littéralement: « quelque chose qui s'échappe en sautant (« pitsika ») dans la forêt (« ala »), est d'ailleurs très significatif.

AIRES DE REPARTITION (FIG. 1)

Dans la flore actuelle

La famille des Hamamélidacées, avec une trentaine de genre et une centaine d'espèces, s'étend de l'Amérique du Nord à l'Australie, mais est particulièrement bien représentée en Asie du Sud-Est. Malgré sa très grande diversification dans l'hémisphère Nord, elle est caractérisée par une vaste répartition, très discontinue, incluant l'Afrique et l'Australie. Son centre de diversification se situe en Asie orientale dans la région de la Chine méridionale qui abrite encore d'une manière vestigiale des taxons anciens comme *Gingko* et *Metasequoia.* Ceci permet de supposer que les centres de diversification et d'origine pourraient être confondus dans ce cas.

La particularité de la tribu des *Dicoryphinae* à laquelle appartient le genre *Dicoryphe* est qu'elle est exclusivement gondwanienne tandis que les autres genres de la famille sont Laurasiens. En outre, elle est probablement constituée de deux sous-unités naturelles : un premier groupe ouest-gondwanien comprenant les genres *Dicoryphe* (Madagascar) et *Trichocladus* (endémique des régions montagneuses d'Afrique orientale et d'Afrique du Sud) ; un second groupe est-gondwanien avec *Ostrearia, Neostrearia* et *Noahdendron* présents en Australie dans le Queensland du Nord (ENDRESS, 1989a).

Le genre *Dicoryphe,* endémique de Madagascar, pousse dans la région phytogéographique orientale. (0 à 2300 m d'altitude; HUMBERT, 1955), incluant le

domaine du Sambirano, une partie de l'Archipel des Comores (Mayotte et Anjouan) et le Domaine du Centre mais excluant l'extrême nord qui appartient au Domaine de l'Ouest.

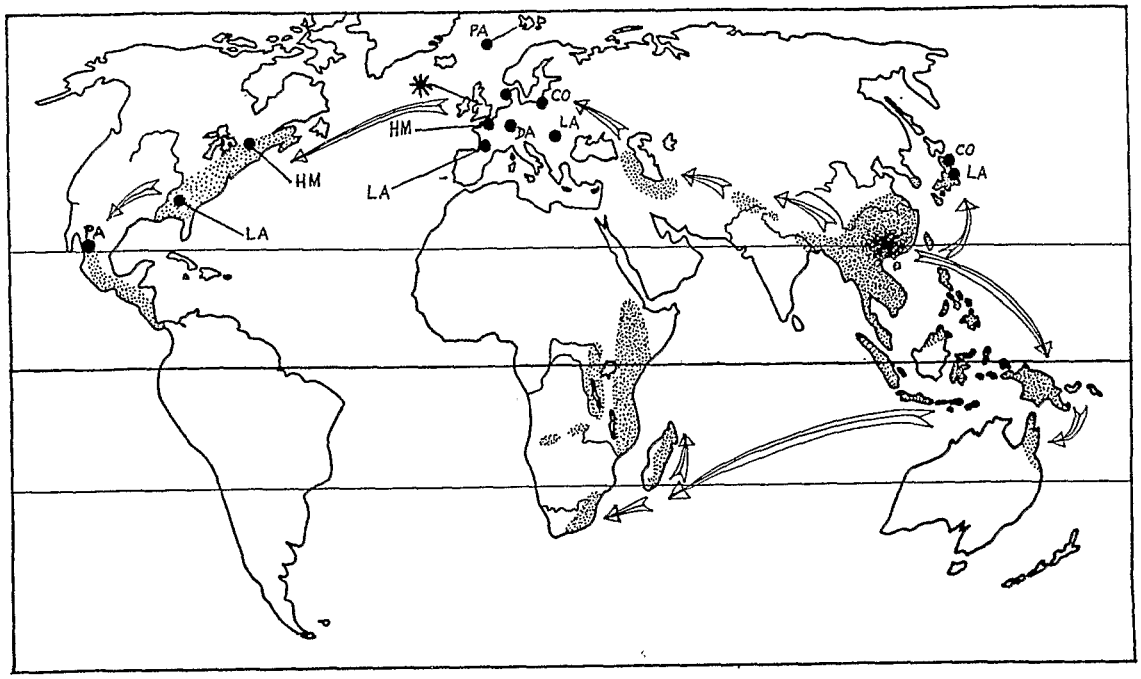


Fig. 1. Carte de répartition des Hamamélidacées

La distribution du genre à Madagascar rend compte de la réalité des grands secteurs phytogéographiques qui ont été délimités par HUMBERT (1955). En effet, les territoires concernés par le genre *Dicoryphe* possèdent des taxons caractéristiques (Fig. 2). D'autre part, les distances géographiques sont souvent traduites par des variations notables de la coloration de la fleur (jaune, blanche puis rouge violacé), de la morphologie du pollen (équiaxe et grosses mailles à bréviaxe et petites mailles) et de la phyllotaxie (alterne distique, subopposée puis opposée).

Les fossiles

Alors que les données fossiles du début du Tertiaire sont très riches pour les *Hamamelidaceae*, et de nature extrêmement variée: feuilles, inflorescences, fruits, graines et pollen, les fossiles du Crétacé sont pauvres. Les premiers pollens indiscutables datent du Paléocène (MULLER, 1991). ENDRESS et FRIIS (1991) ont découvert récemment des fleurs bien préservées du Sud de la Suède (*Archemamelis*) rapprochées du genre actuel *Hamamelis* de la sous-famille des *Hamamelidoideae*. Ces témoins fossiles prouvent, d'une part, l'existence de la famille au Crétacé supérieur, mais

suggèrent également qu'elle a probablement eu une longue histoire crétacéenne. Ils indiquent aussi l'extension passée d'une aire aujourd'hui plus restreinte.

LES HYPOTHESES PHYTOGEOGRAPHIQUES

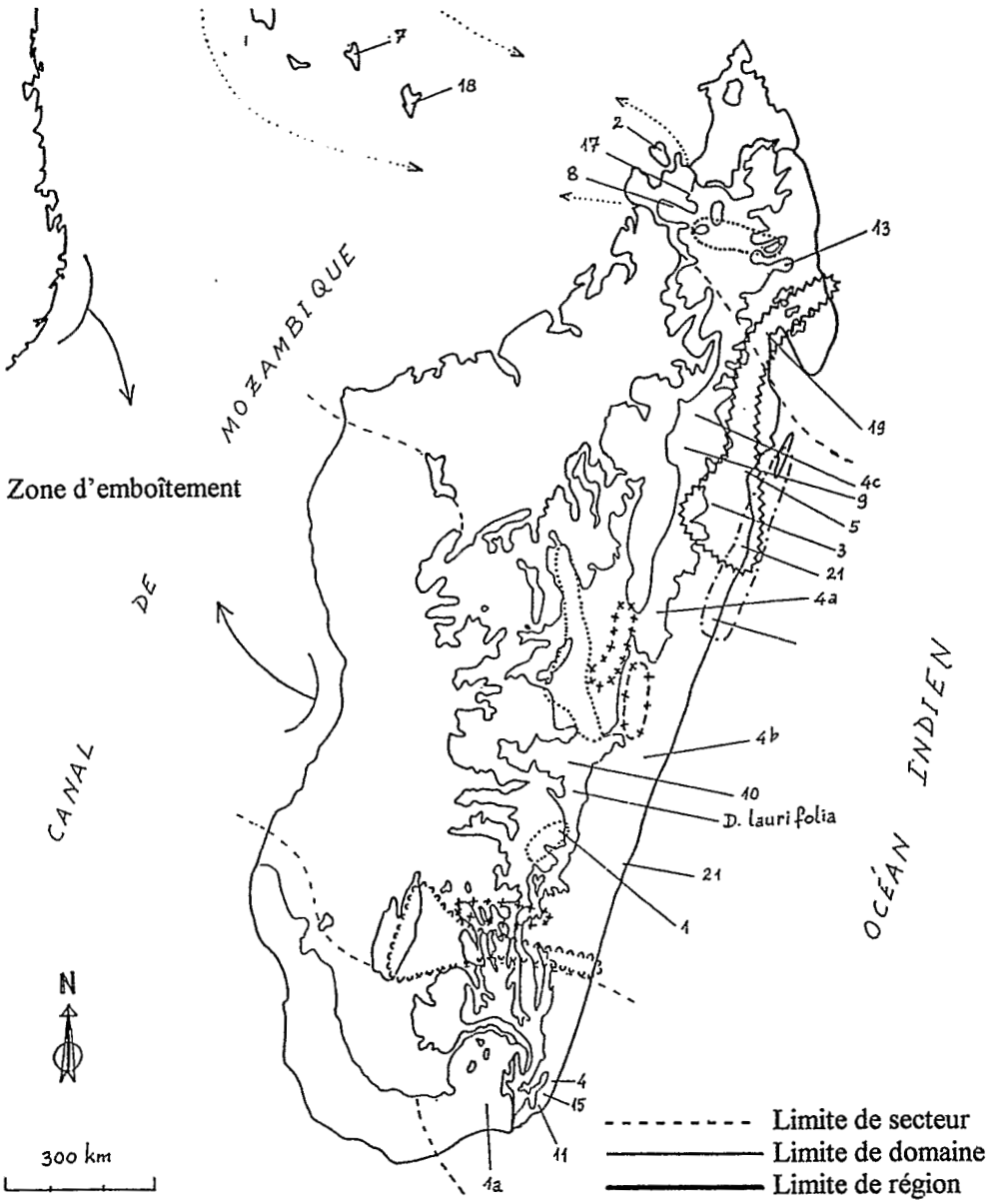
Les disjonctions à l'intérieur de la famille des Hamamélidacées pourraient s'expliquer par une dispersion, à partir du centre de diversité asiatique, et postérieure au démembrement de la Pangée et du Gondwana.

D'une part, les Hamamélidacées auraient suivi une voie de migration australe pour parvenir à Madagascar et en Afrique (jusqu'en Angola) mais au moment où l'Amérique du Sud, déjà éloignée de l'Afrique, ne serait plus accessible. Leur progression vers l'Ouest aurait été aussi freinée par les obstacles orographiques ; d'où leur irradiation le long des montagnes situées au Sud et le long de la côte orientale, d'une part, et leur absence dans les formations occidentales, d'autre part. Cela est valable pour les deux genres *Dicoryphe* (Madagascar) et *Trichocladus* (Afrique). Nos études morphologiques et xylologiques nous conduisent à considérer le genre africain plus évolué que le genre malgache, ce qui ne semble pas soutenir l'origine africaine pour le genre *Dicoryphe*, hypothèse émise, au moins pour l'ensemble de la famille, par RAVEN et AXELROD (1974) et LEROY (1978).

D'autre part, une voie de migration septentrionale ou laurasienne aurait permis à la famille de n'atteindre que la partie atlantique de l'Amérique du Nord comme peuvent en témoigner les fossiles (Europe, Spitzberg). Leur migration vers l'Ouest aurait été également empêchée par les obstacles d'ordre surtout orographique ; tandis que vers le Sud, elle se serait heurtée à la présence de la Tethys, puis de la Mésogée et à l'absence de l'isthme de Panama.

En ce qui concerne la colonisation de l'île par le genre *Dicoryphe*, on peut évoquer la dispersion des graines par les eaux courantes (ruissellement et cours d'eau). Le caractère ripicole des principales stations du genre, ainsi que la résistance de ses graines constituent un ensemble d'arguments en cette faveur. Les résultats tirés à la fois de la xylologie, de la phytodermologie et de l'analyse des flavonoïdes (RAKOTOBE, 1987) suggèrent une dispersion de *Dicoryphe* vers le Nord-Ouest et les Comores à partir du Sud-Est. L'installation ou la réinstallation du genre sur les sommets de l'Ankaratra ne pouvait se faire qu'après le volcanisme au Pléistocène.

Enfin, le facteur humain reste aussi à envisager plus tardivement si l'on considère l'attrait ornemental des Hamamélidacées et leurs utilisations.



1. *D. buddleoides* **1a**. . . . . *D. buddleoides fa. viticoides* **2**. *D. lanceolata* **3**. *D. sp.* Tsilaitraboriravina **4**. - - - - - -*D. stipulacea* **4a**. *D. stipulacea var. alba* **4b**. *D. stipulacea var. gracilis* **4c**. *D. stipulacea fa. alticola* **4d**. + + + + *D. stipulacea fa. transiens* **5**. *D. sp.*Longotrafotsy **6**. *D. retusa* **7**. *D. sp.* Anjouan **8**. *D.s p.*Manongarivo **9**. *D. laurina* **10**. *D. guatteriæfolia* **11**. *D. subgen.* Bemangidy **12**. ∪ ∪ ∪ ∪ ∪ ∪ ∪ ∪*D. sp.* Isalo **13**. *D. sp.* Betsomanga **14**. ∿∿∿∿∿ *D. macrophylla* **15**. *D. sp.* Menahoditra **16**. -x-x-x-*D. angustifolia* **17**. *D. sp.* Sambirano **18**. *D. platyphylla* **19**. *D. sp.* Rantabe **20**. *D. sp.*R.N.I **21**. *D. sp.* Ambila-Mananjary

Fig. 2. Carte de distribution de *Dicoryphe*

REMERCIEMENTS

Je voudrais exprimer mes remerciements à Monsieur le Professeur J.-F. Leroy qui m'a accueilli au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum pendant la préparation de ma thèse.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AUBERT DU PETIT-THOUARS, L.M.A., 1804. Histoire des végétaux recueillis sur les isles de France, la Réunion (Bourbon et Madagascar). Impr. Huzard, Paris, p. 32.

ENDRESS, P.K., 1974. Hamamelidales. *In*: H.H. Benton (ed.), Encyclopaedia Britannica, U.S.A. (fifth edition), p. 578.

ENDRESS, P.K., 1989a. Phylogenetic relationships in Hamamelidoideae. *In:* P.R. Crane & S. Blackmore (ed.). Evolution, Systematics and Fossil History of the Hamamelididеae, 1: 229-248.

ENDRESS, P.K., 1989b. Aspects of evolutionary differenciation of the Hamamelidaceae and the Lower Hamamelididеae. Pl. Syst. Evol., 162 : 193-211.

ENDRESS, P.K., 1993. *Hamamelidaceae. In*: K. Kubitzki (ed.), The Families and Genera of Vascular Plants. 325 p., Springer-Verlag, Berlin:Heidelberg.

ENDRESS, P.K. & E.M. FRIIS, 1991. *Archamamelis*, hamamelidalean flowers from the Upper Cretaceous of Sweden. Pl. Syst. Evol., 175 : 101-114.

FRIIS, E.M. & P.R. CRANE, 1989. Reproductive structures of Cretaceous Hamamelididеae, *In*: P.R. Crane & S. Blackmore (ed.). Evolution, Systematics and Fossil History of the Hamamelididеae, 1: 155-174.

HARMS, H., 1930. Hamamelidaceae. *In*: A.H.G. Engler & K. PRANTL (eds.). Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Engelmann, Leipzig (second edition), 18 (a) : 303-345.

HUMBERT, H., 1955. Les territoires phytogéographiques de Madagascar. Ann. Biol., 31 (5-6): 439-448.

HUMBERT, H., 1959. Origines présumées et affinités de la flore de Madagascar. Mém. Inst. Sci. Madagascar, sér. B, 9 : 149.

LEROY, J.-F., 1978. Composition, origine and affinities of the Madagascan vascular flora. Ann. Missouri Bot. Gard., 65: 535-589.

MULLER, J., 1981. Fossil pollen records of extant angiosperms. Bot. Review, 47: 1-142.

RAKOTOBE, E. A., 1987. Approche systématique du genre *Dicoryphe* Dup.-Th. (Hamamelidacées) de Madagascar: Morphologie, anatomie, xylologie, palynologie, phytochimie flavonique, phytogéographie. Thèse Univ. de Madagascar, Antananarivo.

RAVEN, P.H. & D.I. AXELROD, 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. Ann. Missouri Bot. Gard., 61 : 539-673.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 183-186

LES DIDIEREACEAE : ORIGINE, AFFINITES SYSTEMATIQUES ET REPARTITION A MADAGASCAR

Lala H. RAKOTOVAO [1] Charlotte RAJERIARISON [2] & RAMAVOLOLONA [2]

[1] *Centre National de Recherches sur l'Environnement, B.P 1739 - 101 Antananarivo,* MADAGASCAR

[2] *Département de Biologie et Ecologie Végétales, Faculté des Sciences , B.P 906, Antananarivo 101,* MADAGASCAR

ABSTRACT.- Didieraceae comprise one of six endemic families present in Madagascar. The four genera and 11 species in this family have specific ecological preferences, and their systematic affinities have been problematical. Palynological and chemical systematic studies support the placement of the family among the Centrosperms.

KEY-WORDS.- Didieraceae, Origin, Affinity, Endemic, Madagascar

RESUME.- Les Didiereaceae, famille endémique malgache, présente une localisation géographique bien précise dont l'explication est encore discutée. Les 4 genres et 11 espèces qui la composent ont des exigences écologiques particulières (conditions édaphiques, précipitations) et leurs affinités systématiques ont posé de nombreux problèmes aux systématiciens. L'étude palynologique et le développement de la chimiosystématique, ont permis de situer la famille dans l'ordre des Centrospermales.

MOTS CLES.- Didiereaceae, Origine, Affinité, Endémique, Madagascar

INTRODUCTION

Les Didiereaceae constituent l'une des 6 familles endémiques de Madagascar. Elles comportent 11 espèces réparties à l'intérieur de 4 genres :

- *Didierea madagascariensis* Baill., *D. trollii* Capuron et Rauh.

- *Alluaudia ascendens* Drake, *A. procera* Drake, *A. humberti* Choux, *A. dumosa* Drake, *A. comosa* Drake, *A. montagnacii* Rauh.

- *Alluaudiopsis marnieriana* Rauh, *A. fiherenensis* Humbert & Choux.

- *Decaryia madagascariensis* Choux.

La famille présente une unité structurale dans la morphologie des différentes espèces (KOECHLIN *et al.*, 1974).

Ce sont toutes des plantes épineuses (*Alluaudia dumosa* est la moins épineuse de toutes), caractérisées par la présence de rameaux longs et de rameaux courts et fortement adaptées à la sécheresse.

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

REPARTITION GEOGRAPHIQUE

Leur aire de répartition correspond à des conditions climatiques très sévères (faible précipitation, longue durée de saison sèche, quelque fois jusqu'à 12 mois secs), connues dans deux territoires phytogéographiques : le domaine du Sud, à climat chaud et à bioclimat sub-aride et le domaine de l'Ouest dans sa partie méridionale (Sud Morondava), à climat aride.

Certaines espèces ont une répartition assez vaste à l'intérieur du domaine, pouvant être liée à des caractères édaphiques (KOECHLIN *et al.*, 1974). D'autres, par contre sont étroitement localisées sans que ce fait puisse être expliqué par des conditions écologiques particulières.

- *Didierea madagascariensis* se rencontre sur les sols sableux (sables roux quaternaires) allant du Sud de Morondava jusqu'au lac Tsimanampetsotsa.

- *Didierea trollii*, également inféodée aux sols sableux, prend la relève jusque dans la vallée du Mandrare.

- *Alluaudia comosa* se trouve sur les plateaux calcaires des environs de Tuléar. On la rencontre également dans la vallée de la Menarandra et dans le bassin du Mandrare.

- *Alluaudia ascendens* est strictement localisée dans la vallée du Mandrare, sur les sables alluvionnaires.

- *Alluaudia montagnacii* occupe une bande étroite de 10 km de long et quelques kilomètres de large, dans la région d'Itampolo, au bas de la falaise.

- *Alluaudia dumosa*, sur sols sableux, décalcifiés dans la partie la plus aride du domaine (Menarandra, partie sud du domaine)

- *Alluaudia procera*, dans le sud-ouest et l'extrême Sud, se rencontre en mélange avec *A. ascendens* dans le Mandrare.

- *Decaryia madagascariensis* se trouve en mélange avec les autres espèces (*A. dumosa*,. *A procera* et *A. ascendens*) dans la partie sud du domaine.

- *Alluaudiopsis* a une répartition très disparate dans des stations isolées aux environs de Tuléar et d'Ihosy. L'espèce A. *fiherenensis* se rencontre jusque dans la vallée de la Menarandra.

Les formations végétales correspondantes sont de 2 types :

- Le bush xérophytique ou fourré à Didiereaceae et à *Euphorbia*. La présence de ces 2 taxons caractérise le paysage botanique du sud-ouest malgache. La famille des Didiereaceae est considérée comme « la famille représentative du Sud ».

- La forêt sèche tropophile occidentale qui s'étend jusqu'à l'extrême sud, à l'intérieur des terres et sur des substrats variés avec un mélange de deux flores, la flore du sud-ouest et la flore occidentale.

ORIGINE, POSITION SYSTEMATIQUE DE LA FAMILLE ET AFFINITES

La famile a une origine très ancienne, comme les autres familles endémiques malgaches, toutes reconnues comme des paléoendémiques. Elle doit dériver d'un stock

ancien mis en place dès le Crétacé (KOECHLIN *et al.*, 1974) qui se serait diversifié sur place sous des conditions écologiques particulières.

La position systématique des Didiereaceae est restée longtemps incertaine et elles ont été rattachées successivement à différents ordres: les Térébintales (EMBERGER, 1960) à proximité des Sapindaceae ; les Centrospermales (RAUH & REZNIK, 1961; RAUH, 1963) présentant des affinités avec les Portulacaceae et les Cactaceae ; les Caryophyllales (CRONQUIST, 1981) avec les Cactaceae et les Aizoaceae.

ECKARD (1976) en s'appuyant en particulier sur les données palynologiques (ERDTMAN, 1950; STRAKA, 1965) a regroupé les Didiereaceae et 10 autres familles à l'intérieur des Centrospermales. La morphologie du pollen confirme le caractère isolé de la famille (STRAKA, 1975).

Les études phytochimiques ont mis en évidence l'existence de pigments spécifiques aux Centrospermales, les bétaïnes qui sont absents chez les Caryophyllaceae et les Molluginaceae (RABESA ZAFERA, 1980).

Certains flavonoïdes ont été découverts chez les Didiereaceae (BURRET *et al.*, 1987) comme les proanthocyanidines dont la présence chez les plantes est considérée comme un caractère primitif. Leur absence chez les Cactaceae a permis à ces auteurs d'affirmer que Cactaceae et Didiereaceae ne peuvent être que proches parentes d'un type ancestral éloigné, en raison des caractères évolués que présentent les Cactaceae.

Tous ces caractères dénotent l'origine ancienne des Didiereaceae. Elles doivent dériver comme beaucoup d'autres taxons présents dans les formations forestières malgaches, d'une souche ancienne mise en place avant la séparation des continents. Les conditions écologiques ont contribué pour une large part à la différenciation des espèces.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BURRET, F., ZAFERA RABESA, P. ZANDONELLA & P. VOIRIN, 1981. Contribution biochimique à la systématique de l'ordre des Centrospermales. Bioch. System. Ecol., 9(4): 257-262.

CRONQUIST, A., 1981. An Integrated System of classification of flowerings plants, 256 p., Columbia University Press, New York..

EMBERGER, L., 1960. Les végétaux vasculaires, 2 vol. 1539 p. Masson et Cie. Paris

ECKARD, TH., 1976. Classical morphological features of Centrospermous families. Pl. Syst. Evol., 126 : 5-25.

ERDTMAN, G., 1948. Pollen morphomogy and plant taxonomy. VIII. Didieraceae. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, 20: 387-394.

KOECHLIN, J., J.L., GUILLAUMET & P., MORAT, 1974, Flore et végétation de Madagascar. 1 vol. 687p, J. Cramer (éd). VADUZ.

RABESA ZAFERA, A., 1980. Recherches chimiosystématiques sur les flavonoïdes des Didiereaceae. Thèse Doct. d'Etat, 319p - Université Claude Bernard, Lyon.

RAUH, W., 1961. Nouvelles *Didiereaceae* de Madagascar. Adansonia, ser. 2, 1 (1). 1961 : 39-54.

RAUH, W., 1961. Quelques remarques complémentaires sur l'*Alluaudiopsis marnieriana* Rauh. Adansonia, ser. 2, 3 (1): 43-48.

RAUH, W., 1963. Didiereacées, 121e famille. *In:* Flore de Madagascar et des Comores (Plantes vasculaires), 1 vol., 36p. Muséum National d'Histoire Naturelle. Paris.

RAUH, W., & H., REZNIK, 1961. Zur Frage der systematiscken Stellung der Didiereaceen. Bot. Jahrb, 81: 94-105.

STRAKA, H., 1965. *Palynologia madagassica* et *mascarenica*. Fam. 121 : Didiereaceae. Pollen et Spores, 7: 27-33.

STRAKA, H., 1975. Palynologie et différenciation. Systématique d'une famille endémique de Madagascar : les Didiéréacées. Boissiera, 24 : 245-248.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 187-194

ORIGINE ET REPARTITION BIOECOLOGIQUE DES PLANTES AROMATIQUES DE MADAGASCAR

Lala Henriette RAKOTOVAO & Emile RANDRIANJOHANY

Centre National de Recherches sur l'Environnement, B.P 1739 Antananarivo, MADAGASCAR

ABSTRACT.- Within the Malagasy flora, which contains approximately 12,000 species, 110 aromatic taxa have been recorded. These belong to 33 families, and are divided into indigenous plants (58 species, of which 86% are endemic); and introduced plants (52 species) originating from diverse tropical areas, 60% coming from regions to the East (India, Malaya, tropical Asia, Australia, etc.), 9% from Africa, and 11% from South America. The distribution of these aromatic plants among the two principal phytogeographic regions of Madagascar (which are further subdivided into domains) is presented, and the affinities of Madagascar's aromatic plants are discussed.

KEY-WORDS.- Endemic, Madagascar, Aromatic, Origin, Distribution

RESUME.- Au sein de la flore malgache comptant 12.000 espèces environ, on a recensé 110 espèces aromatiques, réparties dans 33 familles. Elles comprennent 58 espèces autochtones dont 86 % sont endémiques, et 52 espèces introduites; ces dernières sont originaires de diverses régions tropicales; 60 % provenant des terres orientales (Inde, Malaisie, Asie tropicale, Australie, etc.) ; 9 % d'Afrique et 11% d'Amérique du Sud. La répartition de ces plantes aromatiques dans les deux grandes régions phytogéographiques (subdivisées en domaines) est présentée dans les résultats de ce travail. Les diverses affinités des taxons ayant des éléments aromatiques sont également discutées.

MOTS CLES.- Endémique, Madagascar, Aromatique, Origine, Répartition

INTRODUCTION

L'objet de ce travail concerne particulièrement la flore aromatique de Madagascar. L'utilité potentielle de la flore, notamment celle des plantes médicinales, est bien documentée; il existe au moins une vingtaine de publications dans ce domaine; on peut en citer quelques exemples : HECKEL (1910) qui a décrit 700 espèces médicinales avec leurs divers usages; TERRAC (1947), (830 espèces); PERNET et MEYER (1957); DEBRAY *et al.* (1971); BOITEAU (1974, 1979). Ces travaux renferment très peu d'éléments sur les espèces aromatiques; cependant, en raison de l'importance de celles-ci dans la phytoaromathérapie moderne ainsi que de l'essor croissant des industries des plantes à parfum, il est intéressant de faire la synthèse des données existantes sur ces plantes.

Les premières évaluations des végétaux aromatiques au sein des flores autochtones et introduites sont présentées dans quelques publications de base (GATTEFOSSE, 1921; PERRIER DE LA BATHIE, 1923; DECARY, 1955). Ces auteurs ont mentionné les propriétés d'une soixantaine d'espèces qui nécessitent des études particulières, en vue de la production de leurs huiles essentielles. Cet inventaire est loin d'être exhaustif et les données ont pu être complétées par la consultation des autres familles publiées dans la flore de Madagascar et des Comores. Les études sur les origines des plantes recensées, leurs affinités avec les autres flores tropicales et leur répartition géographique sont tirées

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

des travaux de PERRIER DE LA BATHIE (1936); DEJARDIN *et al.* (1973) et KOECHLIN *et al.* (1974).

METHODOLOGIE

1. Analyse bibliographique

Cette partie a été entièrement effectuée à Tananarive dans la bibliothèque du Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza (fonds Grandidier), et dans celle du Département des Recherches Forestières et Piscicoles d'Ambatobe (collection de l'ancien CTFT).

2. Présentation des données

La classification des régions et domaines phytogéographiques établies par PERRIER DE LA BATHIE (1921) et améliorée par HUMBERT (1935) est adoptée pour servir de base à la répartition des plantes aromatiques répertoriées.

Pour les plantes introduites, leur division en 4 catégories par PERRIER DE LA BATHIE (1931) , est maintenue :

- les plantes cultivées : ne s'échappant jamais des cultures et ne pouvant pas vivre sans l'intervention directe de l'homme ;

- les plantes rudérales et messicoles : localisées aux abords des habitations sur les décombes et croissant aussi dans les champs, aux bords des chemins ou sur les talus des routes ;

- les plantes adventices : cultivées ou non, ça et là sans être naturalisées ;

- les plantes naturalisées.

RESULTATS

REPARTITION GENERALE DES ESPECES AROMATIQUES

Le nombre des plantes aromatiques introduites et autochtones, recensées dans les cinq domaines phytogéographiques (Est, Sambirano, Centre, Ouest et Sud) atteint 110 espèces; 58 sont introduites (53%) et 52 autochtones (47%). Parmi ces dernières, 86% sont des espèces endémiques. Les quatre domaines, Est, Sambirano, Centre et Ouest ont relativement la même richesse spécifique en matière de flore aromatique: 44, 21, 47 et 38 espèces. Par contre, le domaine du Sud reste le plus pauvre, avec uniquement 4 espèces aromatiques, toutes autochtones (tableau I) : *Mimosa grandidieri*, *Jasminum nimmulariaefolium* var. *meridionale; Turraea decaryana*; *Turraea sp.*

Tableau I : Répartition par domaine

	EST	SAMBIRANO	CENTRE	OUEST	SUD
Autochtones	20	2	15	19	4
Introduites					
- cultivées	13	8	20	5	-
- adventices	2	1	2	4	-
- rudérales/messicoles	1	2	2	4	-
- naturalisées	8	8	8	6	-
Sous-total	24	19	32	19	0
TOTAL	44	21	47	38	4

Toutes ces espèces sont réparties dans 34 familles (tableau II)

- Parmi les familles ayant les plus grands nombres d'espèces aromatiques, on peut remarquer celles des : Rutaceae (12 espèces) ; Compositae (12 espèces) ; Euphorbiaceae (11 espèces) ; Labiatae (8 espèces) ; Lauraceae (7 espèces) et Myrtaceae (7 espèces).

- Les familles ne contenant presque exclusivement que des espèces aromatiques autochtones, endémiques ou non, sont : Cannellaceae (3 espèces du genre endémique *Cinnamosma*); Rubiaceae (*Ixora odorata*, *Danaïs fragrans*, *Santalina madagascariensis*); Oleaceae (4 espèces du genre *Jasminum*); Bignoniaceae (*Phylloctenium* sp., *Stereospermum euphoroïdes*); Burseraceae (les espèces du genre *Canarium* et *Sorinderia*) ; Hernandiaceae (*Hernandia voyronii*); Ptaeroxylaceae (*Cedrelopsis grevei*); Streliziaceae (*Ravenala madagascariensis*); Myristicaceae (3 espèces endémiques du genre *Brochoneura*).

- Par contre certaines familles n'ont que des espèces introduites : Labiatae (*Ocimum basilicum*, *Ocimum canum*, *Ocimum gratissimum*, *Mentha piperita*, etc.) ; Graminae (*Cymbopogon citratus*, *Cymbopogon nardus*, *Cymbopogon winterianus*, *Vetiveria zizanioïdes* etc.).

- Les autres familles, Rutaceae, Myrtaceae, Lauraceae, Piperaceae, etc. ont, plus ou moins équitablement, les mêmes nombres d'espèces introduites et autochtones à propriétés aromatiques.

Tableau II : Répartition des plantes aromatiques par famille :

(* : espèce introduite ; ** : espèce autochtone)

ACANTHACEAE : *Brillantsia pubescens* ** And. ; *Rhinacanthus osmospermus* ** Bojer (voanalakely) ; *Thumbergia fragrans* * Roxb

ANNONACEAE: *Cananga ordorata* * Pumph.(Ylang-Ylang)

APOCYNACEAE : *Alafia Perrieri* ** Jum

BIGNONIACEAE : *Phylloctenium sp.*** ; *Stereospermum euphorioïdes* ** D.C (Mangarahara)

BURSERACEAE : *Canarium boivini* ** (Ramy) ; *Canarium madagascariensis* ** (Ramy).

CANELLACEAE : *Cinnamosma fragrans* * Baill. ; *Cinnamosma macrocarpa* ** (Mandravasarotra ; sakaiala) ; *Cinnamosma macrocarpa*, var. *namoronensis* **; *Cinnamosma madagascarica* ** Baill.

COMPOSITAE : *Ageratum conyzoïdes* * L. (Hanitrinimpatsaka) ; *Anthemis nobilis* var. *flore plene* * (Camomille romaine) ; *Artemisia absinthium* D.C.* (Absinthe) ; *Blumea aurita* *D.C. ; *Brachylaena sp* ** ; *H. cordifolium* ** DC. (Fotsiavadika) ; *H. gymmocephalium* ** DC. (Rambiazina) ; *H. benthami* ** Vig. et Humb. (Rambiazina) ; *Matricaria chamomilla* * (Camomille allemande) ; *Melissa officinalis* * (Melisse) ; *Ruta graveolens* * (Rue) ; *Senecio ambaviala* * Pers. ; *Stenocline incana* ** Baker ; *Stenocline inulinoïdes* ** DC

EUPHORBIACEAE : *Antidesma madagascariensis* ** (Taindalitra) ; *Croton anisatum* ** H.Bn ; *Croton arenicola* sp. nov. ** (Somoro) ; *Croton bojerianum* ** H. Bn (Somoro) ; *Croton geayi* ** Leandri ; *Croton greveanus* ** H. Bn ; *Croton louveli* **sp. nov. ; *Croton stanneum* ** H. Bn.

FLACOURTIACEAE : *Aphloia madagascariensis* ** (Voafotsy)

GERANIACEAE : *Pelargonium capitatum* * Ait (Géranium rosat)

GRAMINAE. : *Cymbopogon citratus* * D.C.(Lemongrass) ; *Cymbopogon martini* Stapf. var.*motia* * (Palma rosa) ; *Cymbopogon nardus* * Rendl.(citronnelle) ; *Vetiveria zizanioides* * Stapf (Vetiver)

GUTTIFERAE : *Callophyllum inophyllum* * (Foraha ; vitanona)

HERNANDIACEAE : *Hernandia voyroni jumelle* ** (Hazomalany)

LABIATAE : *Hyptis pectinata* * L. ; *Hyptis spicigera* * L. ; *Mentha piperita* * L. (Menthe poivrée) ; *Ocimum canum* * Sims. (Romba) ; *Ocimum gratissimum* * L. (Rombabe) ; *Ocimum suave* * Wild (Romba) ; *Ocimun basilicum* * L. (Basilic) ; *Rosmarinus officinale* * (Romarin).

LAURACEAE : *Canarium trichotomus* ** Geisel ; *Cinnamomum camphora* * Nees (Camphrier) ; *Cinnamomum zeylanicum* * Freyn (Cannelier) ; *Persea gratissima* * (Avocatier) ; *Ravensara aromatica* ** Sonnerat (Havozo ; hazomanitra) ; *Ravensara crassifolia* ** Danguy ; *Ravensara perrieri* ** Dub. & Dop.

LEGUMINOSAE : *Acacia farnesiana* * Willd.(Arbre à parfum) ; *Indigofera vohemarensis* ** Baill. ; *Mimosa grandidieri* ** Baill;

LOGANIACEAE : *Buddleiya madagascariensis* *

MALVACEAE : *Gossypium barbadense* ** L.

MELIACEAE : *Melia azedarach* * L.

MORINGACEAE : *Moringa pterygosperma* * Goetner (Mouroungue ; ananambo)

MYRISTICACEAE : *Brochoneura acuminata* ** Lam. ; *Brochoneura chapelieri*** Baill. ; *Myristica fragrans* * L. (Muscadier).

MYRTACEAE : *Eucalyptus rostrata* * (Kininina) ; *Eugenia aromatica* *L. (Giroflier) ; *Eugenia bernieri* ** Baill. (Rotra) *Eugenia emirnensis* ** Bak. (Voamaritampina ; rotra) ; *Eugenia jambolana* * Lamk. (Jamblon ; rotra) ; *Eugenia jambosa* * Lamk. (Jamrose ; zamborizano) ; *Eugenia tropophylla* ** H. Perr. ; *Melaleuca viridiflora* * Gaertn.(Niaouli) ; *Pimenta acris* * (Arbre piment)

OLEACEAE : *Jasminum greveanum* ** P. Danguy ; *Jasminum pteropodum* ** H. Per.

ORCHIDACEAE : *Aerangis fastuosa* ** Sehl. ; *Jumellea francoisii* ** Shel. ; *Vanilla planifolia* *

PIPERACEAE : *Piper pyrifolium* *

PTAEROXYLACEAE : *Cedrelopsis grevei* ** Baill (Katrafay).

RENONCULIACEAE : *Ranunculus pinnatus* * Poiret

RUBIACEAE : *Danaïs fragrans* ** Com. ; *Ixora odorata* * Hook ; *Santalina madagascariensis* ** Baill.

RUTACEAE : *Citrus nobilis* L., var. *voangasay* * Bory ; *Citrus aurantium* * L.(Oranger) ; *Citrus corticosus* * Boyer ; *Citrus decumana* * L.(Pamplemousse) ; *Citrus hystrix* * D.C.(Combava) ; *Citrus limonum* * Risso (Citronnier) ; *Citrus medica* * Risso (Cedratier) ; *Toddalia aculeata* ** Pers. (Anakatsimba) ; *Vepris ellioti* ** Scot. ; *Vepris madagascarica* ** Baill. (Tolongoala)

SOLANACEAE : *Datura alba* * Nees

STRELIZIACEAE: *Ravenala madagascariensis* ** (Ravinala ; arbre du voyageur)

UMBELLIFERAE: *Allium cepa* * L. (Oignon) ; *Allium sativum* * L (Ail) ; *Fœniculum vulgare* * (Fenouil); *Phellolophium madagascariensis* ** (Tsileondraohoaho ; tongotrambohobe)

VERBENACEAE : *Lantana camara* * L. (Radriaka)

ZINGIBERACEAE: *Zingiber officinale* * (Gingembre ; sakaitany) ; *Aframomum angustifolium* * (Longoza) ; *Hedychium coronarinum* *

REPARTITION DES PLANTES AROMATIQUES PAR TYPES BIOLOGIQUES ET PAR HABITAT

Malgré la même représentativité des principaux domaines (Est, Sambirano, Centre et Ouest) concernant le nombre des espèces aromatiques, la répartition de ces plantes en fonction des types biologiques et des types d'habitat présente des différences notables ;

- les espèces ligneuses (arbres, arbustes,ou arbrisseaux) sont prédominantes dans les domaines oriental (75%), occidental (60%) et du Sambirano (57%) ; mais dans le domaine du Centre ce sont plutôt les espèces herbacées qui sont les plus nombreuses (55%) ;

- le nombre élevé d'espèces aromatiques introduites, herbacées ou ligneuses, est très marqué dans tous les domaines (sauf dans celui du Sud) : Centre (68 %), Est (75%), Ouest (50%) et Sambirano (90 %).

Du point de vue de l'habitat naturel (forêt primaire ou formations secondaires tels que les recrûs forestiers, les savanes, ou les pseudo-steppes), la répartition des 58 espèces aromatiques autochtones est caractérisée par :

-dans le domaine oriental, 76% des espèces autochtones (16 sur 20), appartiennent aux forêts denses ombrophiles de basse altitude, situées entre 0 et 800 m;

-dans le domaine occidental, 12% seulement des autochtones sont forestières, la majorité étant des espèces de savanes arborées qui occupent la plus grande partie du

paysage de cette région. Il en est de même pour le domaine central où le pourcentage des espèces des pseudo-steppes est plus élevé (87%), par rapport à celui des forêts climaciques (forêts denses humides de moyenne altitude et forêts sclérophylles du versant occidental) ;

-dans le domaine du Sambirano, on n'a répertorié que deux espèces aromatiques autochtones (*Croton bojerianum* et *Ravenala madagascariensis*) appartenant aux végétations secondaires. Il pourrait s'agir d'une zone insuffisament inventoriée puisqu'elle comprend des massifs forestiers aussi riches que les forêts orientales, malgré les quelques différences floristiques et physionomiques existant entre les deux forêts.

Concernant les plantes introduites, le nombre des espèces aromatiques recensées, tous domaines phytogéographiques confondus, est de 52 ; quelques espèces ont une large répartition, et se retrouvent à la fois dans deux ou trois domaines (*Ocimum gratissimum*, *Ocimum canum*, *Citrus aurantium*, *Eugenia jambolana*, *Cymbopogon* sp. et *Vetiveria zizanioïdes*, etc.). Ces plantes sont totalement absentes dans le domaine du Sud dont l'aridité ne permettrait pas leur installation.

Dans les quatre domaines phytogéographiques (Est, Sambirano, Centre, Ouest), les espèces cultivées (définies selon PERRIER DE LA BATHIE, 1931) et les espèces anciennement introduites, volontairement ou non et qui se sont naturalisées là où les forêts primitives ont été détruites par l'homme, sont nombreuses (12 espèces cultivées par domaine en moyenne et 7 espèces naturalisées). Les plantes aromatiques adventices et rudérales sont seulement au nombre de 2 à 3 espèces par domaine.

Origines des plantes introduites

Soixante % des plantes aromatiques introduites sont originaires des terres orientales (Indo-Malaisie, Australie, Nouvelle Calédonie et Asie Orientale): 9 % d'Afrique; 11 % d'Amérique du Sud; une part assez élevée, 20 %, est originaire des pays tempérés de la Méditerrannée et Europe occidentale et centrale.

DISCUSSION

INTERETS POTENTIELS DES PLANTES AROMATIQUES MALGACHES

La liste non exhaustive des plantes à parfum de Madagascar mentionnée dans cet inventaire montre le potentiel économique évident qu'elles représentent. Au sein des plantes autochtones de nombreux taxons intéressants ont été signalés par PERRIER DE LA BATHIE (1952) et GATTEFOSSE (1921), qui sont plus ou moins inconnus des distillateurs à cause de l'insuffisance des études ou de la faible quantité du matériel envoyé pour être analysé en Europe à leur époque. Parmi les Myrtacées utiles, la région malgache contient une soixantaine d'espèces du genre *Eugenia* qui ont des propriétés aromatiques communes à tous les membres du genre dans le monde tropical. *E. sakalavarum* H. Perr. et *E. tropophylla* H. Perr., arbres et arbustes assez communs dans la région occidentale, produisent des fruits abondants, doux et très parfumés. Dans la région orientale, deux

autres espèces ont des feuilles aromatiques. Dans le domaine du Sud, des espèces du genre *Turraea*, *Mimosa grandidieri* et *Antidesma madagascariensis* sont également très communs dans leur habitat; selon les mêmes auteurs leurs parfums floraux ont une grande possibilité d'utilisation en parfumerie.

D'autres espèces endémiques sont plus connues : le santal malgache, une plante de la famille des Rubiaceae, équivalent des autres santals des Indes appartenant à la famille des Santalaceae; le faux camphrier malgache (*Hernandia vayronii*) et une grande laurinée de la région occidentale (*Ravensara aromatica*) sont des arbres à propriétés aromatiques multiples, au niveau des fruits, des cotylédons, du bois, de l'écorce et des feuilles.

Il faut mentionner pourtant que ces espèces, dont les essences sont très recherchées, risquent de disparaître d'ici quelques années ; leur exploitation est irrationnelle et fait appel à des simples abattages pour récupérer soit les bois, soit les écorces. L'absence de peuplement dense d'une espèce quelconque caractérise les forêts malgaches (KOECHLIN *et al.*, 1974); par ailleurs aucun essai de domestication ou de multiplication de ces espèces forestières n'est menée jusqu'à présent. Pour les espèces occidentales menacées par les feux de brousses, des mesures de sauvegarde immédiate peuvent être envisagées, car il s'agit de plantes à croissance assez rapide.

Concernant les plantes introduites, qui occupent une place aussi importante (47%) que les autochtones, seules quelques espèces sont cultivées à grande échelle : *Cananga odorata* (ylang), *Eugenia caryophyllata* (giroflier); *Cinnamomum zaylanicum* (cannelier); *Vanilla planifolia* (vanille). Les autres espèces, des introduites plus ou moins anciennes, cultivées et abandonnées mais persistant à l'état spontané, naturalisé, rudérale et jardinier, etc., constituent d'énormes potentialités en réserve. Ces dernières, d'origines très diverses (pays tropicaux africains et orientaux et pays tempérés); méritent des évaluations particulières en vue de la diversification des produits aromatiques de Madagascar et du maintien de leur diversité génétique.

CONCLUSION

L'origine et la répartition de la flore aromatique de Madagascar décrites dans ce travail mettent en évidence sa richesse et sa diversité ; le potentiel floristique au sein des plantes autochtones est assez élevé, mais très mal connu; les données relatives à ces espèces sont pour la plupart très anciennes et essentiellement d'ordre ethnobotanique. L'insuffisance des études chimiques de leurs produits en huiles essentielles ou oléorésines est évidente.

La réalisation de toutes ces études semble très urgente, ceci au vu des pressions exercées sur les espèces exploitées. Des espèces rares comme *Jumellea francoisii* (Orchidaceae) ayant les propriétés identiques au très réputé « Faham » de l'île de la Réunion, et *Croton anisatum*, sont presque introuvables à l'heure actuelle, dans tout Madagascar.

Par ailleurs, l'importance des plantes aromatiques introduites est également évidente. La plantation de nombreuses espèces nécessite d'être réhabilitée en vue de diversifier le potentiel économique des produits aromatiques en général.

A l'instar des autres pays (Malaisie, Indes, etc.), les études systématiques de ces plantes aromatiques ainsi que la constitution d'une banque de gènes et de collections vivantes devraient être envisagées.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BOITEAU ,P., 1974/79. Dictionnaire des noms malgaches des végétaux. Fitoterapia: 45-50.

DEBRAY , M., H. JACQUEMIN & R. RAZAFINDRAMBAO, 1971. Contribution à l'inventaire des plantes médicinales de Madagascar. ORSTOM, Paris.

DECARY, R., 1955. Quelques plantes aromatiques et à parfum de la flore de Madagascar.

DEJARDIN, J., J.L. GUILLAUMET & G. MANGENOT, 1973. Contribution à la connaissance de l'élément non endémique de la flore malgache (végétaux vasculaires). Candollea, 29:325-391.

GATTEFOSSE, J., 1921. Les végétaux aromatiques de Madagascar. Agr. Colon., 46:1-9. Ministère des Colonies - Jardin Colonial.

HECKEL, E., 1910. Les plantes médicinales et toxiques de Madagascar. Institut Colonial, Marseille., 128p.

KOECHLIN, J., J.L. GUILLAUMET & P. MORAT, 1974. Flore et végétation de Madagascar, I, II, III, IV: 624p.

PERNET, R. & G. MEYER, 1957. Pharmacopée de Madagascar. Institut de Recherche Scientifique. Tananarive, Tsimbazaza.

PERRIER DE LA BATHIE, H., 1923. Le Santal malgache. Bull. Econ. Madagascar, 1er trim., p. 187

PERRIER DE LA BATHIE, H., 1931. Les plantes introduites à Madagascar. R.B.A., XI: 719-729.

PERRIER DE LA BATHIE, H., 1936. Biologie et répartition des Bignoniacées de la région malgache. C.R., Soc. biogéogr., 112: 49-55.

PERRIER DE LA BATHIE, H., 1952. Les Myrtacées utiles de la région malgache. R.B.A., XXXII: 112-116.

TERRAC, M.L., 1947. Contribution à l'étude des plantes médicinales de Madagascar, de la Réunion et de l'île Maurice. Imprimerie polyglote Vuibert.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 195-203

APERÇU BIBLIOGRAPHIQUE SUR L'ORIGINE ET LES AFFINITES DE LA FLORE MALGACHE

Charlotte RAJERIARISON

Département de Biologie et Ecologie Végétales, Faculté des Sciences, B.P. 906, ANTANANARIVO, MADAGASCAR

ABSTRACT.- The Malagasy flora is of great scientific interest because of its diversity and richness, with 10,000 to 12,000 known species (HUMBERT, 1959), over 80% of which are endemic (KOECHLIN *et al.*, 1974). An analysis of publications that discuss the affinites of Malagasy plant species makes it possible to develop an understanding of their presumed origin, especially in light of the break-up and separation of the Gondwanan continents. Centers of endemism are identified, and explain the presence of particular families, genera, and species in well-defined regions.

KEY-WORDS.- Biogeography, Flora, Origin, Affinities, Madagascar

RESUME.- La flore malgache présente un intérêt scientifique tout particulier en raison de sa diversité et de sa très grande richesse avec de 10.000 à 12.000 espèces recensées (HUMBERT, 1959), dont le niveau d'endémisme spécifique est supérieur à 80% (KOECHLIN *et al.*, 1974). Les publications relatives aux affinités des espèces malgaches permettent d'envisager leur origine présumée, en tenant compte de la dislocation et de la dérive des Continents au cours des temps géologiques. Des centres d'endémisme ont pu être identifiés expliquant la localisation de certaines familles, certains genres ou certaines espèces dans des territoires bien déterminés.

MOTS CLES.- Biogéographie, Flore, Origine, Affinités, Madagascar

INTRODUCTION

Situé entre 12° et 25°30' de latitude sud, Madagascar se trouve aux limites du monde tropical. Sa grande diversité et sa richesse floristiques sont bien connues. Elles sont souvent attribuées à l'isolement ancien de l'île (120 à 140 millions d'année), à la grande diversité des écosystèmes naturels qui ont favorisé l'évolution des espèces végétales mises en place avant la séparation des continents.

La connaissance de la flore malgache est cependant loin d'être complète. Malgré le nombre important de récoltes faites à Madagascar depuis le 17è siècle par FLACOURT ou COMMERSON, jusqu'à nos jours, en tenant compte de celles effectuées par PERRIER DE LA BATHIE, HUMBERT et CAPURON, l'inventaire floristique actuel nécessite encore un effort très important de prospection et de révisions systématiques.

Les estimations relatives à cette richesse floristique sont indiquées dans de nombreuses publications (PERRIER DE LA BATHIE, 1936; HUMBERT, 1959; LEROY, 1978; PHILLIPSON, 1994). PERRIER DE LA BATHIE et HUMBERT, avaient mentionné également

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

l'origine probable et les affinités des plantes de Madagascar. Leur répartition géographique en fonction des conditions écologiques a été également abordée.

METHODOLOGIE

RECHERCHES BIBLIOGRAPHIQUES

Nos investigations ont été essentiellement effectuées dans les Institutions malgaches : Académie Malgache, Fonds Grandidier (Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza), et Université d'Antananarivo (Bibliothèque Universitaire et bibliothèque du Département de Botanique).

Des organismes extérieurs ont également participé à l'enrichissement de notre documentation: Missouri Botanical ; Muséum National d'Histoire Naturelle; Rhodes University.

Ces recherches sont par conséquent limitées et la bibliographie présentée dans cette étude ne peut être considérée comme exhaustive. Elle donne néanmoins un aperçu des principaux travaux effectués.

CLASSEMENT PAR THEMES

Deux thèmes ont été retenus : 1) Affinités et origine probable de la flore malgache. 2) Biogéographie des plantes de Madagascar.

La paléogéographie a été souvent évoquée dans les publications consultées pour définir la position géographique de Madagascar au cours des évènements géologiques et ses implications sur la phytogéographie. Cependant, nous ne retiendrons pas ce thème purement géologique qui trouve d'ailleurs des nouveaux développements dans ce Colloque. Un classement suivant l'ordre chronologique des publications a été ensuite effectué pour pouvoir suivre l'évolution des recherches, des informations et des analyses qui en découlent.

RESULTATS

Plusieurs points se dégagent à la suite de ces recherches bibliographiques :

- Les documents consacrés uniquement à Madagascar sont relativement peu nombreux. Beaucoup d'auteurs situent la Grande Ile dans un contexte mondial.

- Des nombreuses publications examinées, il se dégage une certaine corrélation entre les thèmes. retenus et il est difficile de les dissocier. Les affinités et la répartition biogéographique des plantes influent nécessairement sur leur origine et sont liées à l'histoire géologique des continents.

Les monographies relatives à certains groupes taxonomiques (familles, tribus, genres et espèces) sont beaucoup plus nombreuses. L'origine et les affinités y sont parfois mentionnées.

Les références de bases citées presque par tous les auteurs portent sur les travaux de PERRIER DE LA BATHIE (1927, 1936) et HUMBERT (1959). Des hypothèses et des affirmations y ont été émises, avec beaucoup de réserves, approfondies plus tard par d'autres auteurs avec l'apport de données scientifiques plus récentes (géophysiques, paléobotaniques ou palynologiques).

AFFINITES ET ORIGINE PROBABLE DE LA FLORE MALGACHE

Ces deux notions sont indéniablement liées à l'histoire des continents (WEGENER, 1924; BESAIRIE, 1974; RAVEN & AXELROD, 1974; WOLFE, 1972, 1975) et à la paléo-position de Madagascar (PERRIER DE LA BATHIE, 1936; HUMBERT, 1959; AUBREVILLE, 1955 à 1977; LEROY, 1978). Les espèces mises en place avant la dislocation du continent pangéen et la dérive gondwanienne sont considérées comme les souches anciennes de la flore actuelle. Les recherches paléobotaniques (WOLFE, 1972, 1975; LEOPOLD & MAC GINITIE, 1972; *In*: AUBREVILLE, 1977) ont contribué à confirmer ce fait à l'échelle mondiale, Madagascar y compris

Beaucoup d'auteurs ont attribué la présence de nombreuses formes primitives de la flore actuelle et le fort taux d'endémisme à l'isolement ancien de l'île et à la mise en place avant cet isolement d'un stock ancien qui se serait diversifié par la suite pour donner les espèces actuelles (KOECHLIN *et al.*, 1974).

Migrations des flores. Cette conception découle de la connaissance des aires de répartition de la flore actuelle. Il y aurait eu au départ une **migration de la flore *laurasienne* vers le Sud**. C'est le cas des Annonaceae et des Bombacaceae qui sont actuellement présentes dans la flore tropicale de l'hémisphère Sud. Le genre *Ilex* (Aquifoliaceae), qui est un genre *laurasien* est largement réparti actuellement dans l'hémisphère Sud (AUBREVILLE, 1976). D'autres exemples permettent d'illustrer cette migration Nord-Sud, mais cette tentative de reconstitution est assez limitée à cause de l'insuffisance des flores fossiles.

Les radiations de la flore à travers les continents gondwaniens ont fait également l'objet de nombreux travaux. Elles permettent d'expliquer l'existence de nombreuses espèces communes ou affines entre ces territoires aujourd'hui séparés. Les travaux y afférant sont nombreux. Il faut toujours citer ceux de PERRIER DE LA BATHIE (1921, 1936), HUMBERT (1959), LEROY (1978), AUBREVILLE et CAPURON (nombreuses monographies). Les modes et les moyens de transport ont été évoqués. Ils ont joué un rôle et ont contribué à l'enrichissement de la flore originelle. De nombreuses références citées dans la bibliographie peuvent illustrer ces affinités : CAPURON (1963), CROIZAT (1964), RAYNAL (1968), LE THOMAS (1972), MARKGRAF et BOITEAU (1972), LEROY (1977).

Spéciation sur place. Madagascar est un centre extraordinaire de spéciation pour certains genres qui y ont trouvé les conditions tropicales favorables à la diversification phylétique (AUBREVILLE, 1975). On pourrait citer :

Grewia (Tiliaceae) avec 70-80 sp., *Vepris* (Rutaceae) : 25 sp. et 1 à Ceylan, *Mammea* (Guttifereae) : 21 sp. à Madagascar 1 sp. en Afrique et 1-2 sp. en Amérique, *Symphonia* (Guttifereae) : 16 sp. dont 1 sp. en Afrique et en Amérique.

L'île est également un centre d'endémisme : endémisme ancien pour les endémiques de rang taxonomique élevé et récent ou même actuel au niveau des espèces.

KOECHLIN *et al.* (1974) ont approfondi cette question et l'ont attribuée à la différenciation sur place à partir d'un stock ancien avec des formes vicariantes par apomixie, polyploïdisation ou par hybridation. Cette différenciation s'est effectuée en dehors des éléments extérieurs et a conduit à de véritables éclatements à l'intérieur de certaines familles ou de certains genres : deux familles sont à cet égard très remarquables, les Palmiers avec 15 genres endémiques sur 18 et 120 espèces (HUMBERT, 1959) et les Orchidées qui se répartissent en 16 tribus, 61 genres et plus de 900 espèces, avec beaucoup d'affinités asiatiques (HUMBERT, 1959).

Actuellement à Madagascar, 8 familles endémiques sont connues : Didiereaceae, Sphaerosepalaceae, Sarcolenaceae, Diegodendraceae, Humbertiaceae, Didymelaceae, Bembiciaceae, Kaliphoraceae; les deux dernières ont été décrites récemment par TAKHTAJAN (*In*: PHILLIPSON, 1994). Au niveau générique, le pourcentage varie en fonction des domaines phytogéographiques. L'endémisme spécifique total a été estimé à un peu plus de 80 % (KOECHLIN *et al.*, 1974).

A partir de ces différentes considérations auxquelles il faut rajouter les connaissances sur la flore actuelle, les affinités des plantes de Madagascar ont été définies et les auteurs[1] sont unanimes pour reconnaître l'existence dans la flore malgache de plusieurs éléments : africain avec 24%; pantropical, 42% ; asiatique, 7% ; austral, 3%; l'élément (récent dû au transport à longue distance, 15% ; l'élément véritablement malgache, 6%

DUJARDIN *et al.* (1973), BOITEAU (1979) ont rajouté à cette liste un élément paléotropical. Tel est le cas de *Carissa* (Apocynaceae) mentionné par ce dernier.

La mise en place de ces différents éléments aurait débuté au Crétacé (KOECHLIN *et al.*, 1974), l'élément austral étant considéré comme le plus ancien, suivi par les éléments pantropical et asiatique puis de l'élément africain.Certains de ces éléments se sont par la suite diversifiés dans plusieurs directions en colonisant d'autres régions du globe. D'autres n'ont pas évolué et ont gardé leurs caractères primitifs que l'on trouve encore dans les espèces des forêts africaines et malgaches.

ASPECT BIOGEOGRAPHIQUE

La flore malgache a toujours posé des difficiles problèmes aux biogéographes. Depuis les travaux de PERRIER DE LA BATHIE (1936), beaucoup d'autres informations confirment la position clef de Madagascar en ce qui concerne l'évolution et la distribution des végétaux. Les informations relatives aux affinités des plantes malgaches doivent aboutir à la délimitation des leurs aires de répartition dans les anciens territoires

[1] PERRIER DE LA BATHIE (1936), HUMBERT (1959), LEROY (1978) - GUILLAUMET *et al.* (1979), PHILLIPSON (1994). En plus les nombreuses monographies dues à de nombreux auteurs.

gondwaniens. Des références ont pu être relevées, qui associent dans la plupart des cas affinités et répartition géographique.

Mais un des problèmes qui a été signalé par de nombreux auteurs concerne la proximité du continent africain par rapport à Madagascar. Malgré cette proximité, un nombre assez faible de genres est commun à Madagascar et à l'Afrique. On peut citer l'exemple des Palmiers (MELVILLE, 1970) : 18 genres présents à Madagascar ne sont pas présents en Afrique. Pour les Bombacaceae, 1 seule espèce d'*Adansonia* en Afrique, alors qu' il y a 6 espèces à Madagascar. (KOECHLIN *et al.*, 1974) ; *Gonioma* (Apocynaceae), 1 esp. en Afrique du Sud et 7 esp. malgaches (MARKGRAF & BOITEAU, 1972) et d'autres encore que nous ne pouvons toutes citer.

Quant à la répartition des plantes à l'intérieur de l'île, les études effectuées par PERRIER, CAPURON et HUMBERT, ont abouti à l'établissement de la Carte Internationale du tapis Végétal (HUMBERT & COURS DARNE, 1965). La notice correspondante donne les indications sur la répartition des espèces végétales à l'intérieur de chaque domaine phytogéographique. La version révisée de cette carte a été dressée en 1993 par FARAMALALA et *al.*, à partir d'interprétations visuelles des données satellitaires Landsat.

CENTRES D'ENDEMISME

Un certain nombre de centres d'endémisme a été identifié à l'issu des recherches floristiques et des analyses biogéographiques :

- HUMBERT (1955 b), avait divisé la région orientale en trois secteurs en fonction de la latitude : Secteur Nord, secteur Est-moyen et secteur Sud-Est. Pour l'auteur chaque secteur constituerait un centre d'endémisme caractérisé par son lot de taxons endémiques.

- WHITE, 1983 (*In*: PHILLIPSON, 1994) considère la région orientale et la région occidentale comme des centres d'endémisme importants, équivalents aux centres d'endémisme régionaux du continent africain. La ligne de partage entre ces deux régions correspond aux limites de partage géographique et climatique (BASTIAN, 1967).

Selon KOECHLIN *et al.* (1974), le sud devait être considéré comme un centre d'endémisme du type « relictuel ou de conservation ». Une très forte vicariance entre des flores voisines expliquerait également l'origine des espèces endémiques récentes (par exemple, néoendémisme spécifique à l'intérieur des genres *Terminalia* et *Diospyros*).

- Les Hauts Sommets de Madagascar (Tsaratanana, Marojejy, Ankaratra, Andringitra et Andohahela) devraient être considérés comme des centres d'endémisme très importants, étant donné le fort pourcentage d'espèces endémiques présentes dans la flore orophile. Les études faites par HUMBERT plus spécialement à l'intérieur de la famille des Composées pourront illustrer la spécificité de cette flore orophile.

DISCUSSION

Globalement dans la bibliographie botanique, nombreuses sont les citations publiées sur l'origine et les affinités des plantes de Madagascar, mais les publications consacrées exclusivement à Madagascar sont numériquement peu importantes.

De nombreuses questions se posent encore actuellement car la flore malgache est loin d'être connue. Par conséquent les autres modes d'investigations comme la paléobotanique, la palynologie, les données satellitaires, devraient apporter de nouvelles lumières sur la connaissance de la biogéographie malgache.

Plusieurs points peuvent être cependant retenus :

Points forts

- L'importance des références anciennes (1920 à 1970), qui représentent des archives uniques et constituent la base de toutes les recherches ultérieures.

- La place importante occupée par les références relatives à l'histoire des continents (citées et analysées entre autres par AUBREVILLE), ainsi que les données paléobotaniques ou palynologiques, bien qu'encore très fragmentaires.

- Les nombreuses références (monographies ou autres), sur la connaissance de la flore actuelle, encore incomplètes mais qui permettent d'évaluer les affinités de cette flore avec celle des continents voisins.

- L'intérêt particulier suscité par les plantes malgaches avec leur très grande diversité consécutive à la diversité de leurs origines et affinités.

Points faibles

- L'insuffisance des références disponibles à Madagascar, surtout celles parues après 1980, alors que beaucoup d'études ont été faites ou sont en cours d'exécution par des institutions étrangères.

- Le faible nombre de publications sur des données écologiques et édaphiques (permettant la définition de certaines aires de répartition). Les modalités et moyens de dispersion n'étant pas encore suffisamment approfondis.

- Les études sur les taux d'endémicité générique font défaut. Le nombre total de genres endémiques n'est toujours pas connu.

CONCLUSION

Il ne nous a pas été possible d'analyser, de façon exhaustive, tous les travaux effectués sur l'origine et les affinités des plantes de Madagascar. Ce n'est qu'un bref aperçu de l'ensemble des travaux les plus anciens. L'originalité et la particularité de la flore malgache ont toujours suscité l'intérêt des scientifiques et des chercheurs qui s'accordent à considérer Madagascar, non seulement comme une aire extraordinaire de différenciation des taxons, mais également comme un refuge de nombreuses espèces immigrées, et un centre de survie des formes primitives. Elles sont conservées dans les forêts denses humides tropicales et l'appartenance de Madagascar à ce monde tropical en est une explication. Encore loin d'être bien connue, la flore malgache nécessite de

nouvelles investigations permettant de préciser davantage l'origine et les affinités des plantes de Madagascar.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AUBREVILLE, A., 1955. La disjonction africaine dans la flore forestière tropicale. Compt. Rend. Som. Séances Soc. Biogéogr., 278: 42-49.

AUBREVILLE, A., 1972. Etude phytogéographique de la famille des Sapotacées malgaches dans le cadre géographique africain. Adansonia, sér. 2, 12: 55-59.

AUBREVILLE, A., 1974a. Les origines des Angiospermes (1ère partie). Adansonia, sér. 2, 14: 5-27.

AUBREVILLE, A., 1974b. Origines polytopiques des Angiospermes tropicales (2è partie). Essais chorologiques. Adansonia, sér. 2, 14: 145-198.

AUBREVILLE, A., 1975. Essais sur l'origine et l'histoire des flores tropicales africaines. Application de la théorie des origines polypotiques des Angiospermes tropicaux. Adansonia, sér. 2, 15 (1): 31-56.

AUBREVILLE, A., 1975a. Essais de géophylétique des Bombacacées. Adansonia, sér. 2, 15: 57-64.

AUBREVILLE, A., 1975b. Madagascar au sein de la Pangée. Adansonia, sér. 2, 15: 295-305.

AUBREVILLE, A., 1976a. Essai d'interprétation nouvelle de la distribution des Diptérocarpacées. Adansonia, sér. 2, 16: 205-210.

AUBREVILLE, A., 1976b. Centres tertiaires d'origine, radiations et migrations des flores angiospermiques tropicales. Adansonia, sér. 2, 16: 297-354.

AUBREVILLE, A., 1977. Confirmations et conséquences de la théorie d'une origine polytopique des Angiospermes. Adansonia, sér. 2, 16: 395-400.

BESAIRIE, H., 1974. Madagascar dans le cadre nouveau de la dérive gondwanienne. Bull. Acad. Malg., 51: 1-15.

BOITEAU, P., 1979. Affinités biogéographiques des Apocynacées malgaches. Bull. Acad. Malg., 57(1-2): 127-131.

BOURREAU, E., 1949. Paléobiogéographie de Madagascar. Mém. Inst. Sc. Mad., sér. D, 1(2): 81-96

CAPURON, R., 1963. Contribution à la flore de Madagascar. (XI, *Macadamia*, Proteaceae, XII, *Bubbia perrieri*, Winteraceae). Adansonia, sér. 2, 3(3): 370-400

CHANUDET, C., 1979. Problèmes actuels de biogéographie malgache. Revue d'animation culturelle et scientifique., Vol. 1 n°4.

CHAUVET, B., 1969. Inventaire des espèces forestières introduites à Madagascar. Ecole Normale Supérieure Agronomique. Tananarive, 188 p.

CROIZAT, L., 1964. La distribution des Bombacacées, mise au point biogéographique. Adansonia, sér. 2, 4(3): 427-455.

DEJARDIN, J. J.L. GUILLAUMET & MANGENOT., 1973. Contribution à la connaissance de l'élément non endémique de la flore malgache. (Végétaux vasculaires). Candollea, 28: 325-391.

HAUDRICOURT., A.C. 1948. L'origine des plantes cultivées malgaches. Mém. Inst. Sc. Mad. sér. B., 1-2, 143-145 et Mém. Soc. Biogéogr., n s I. 1953: 107-110.

HUMBERT, H., 1923. Les composées de Madagascar. Ed. Lanier. CAEN. 336p.

HUMBERT, H., 1927. Le peuplement des Hautes Montagnes. Sur la flore des hautes Montagnes de Madagascar. C. R. Soc. Biogéogr., 3: 84-87.

HUMBERT, H., 1928. La végétation des Hautes Montagnes de Madagascar, *in.* Soc. Biogéogr. : Contribution à l'étude des peuplements des Hautes Montagnes. Paris. pp. 1-26.

HUMBERT, H., 1959. Origines présumées et affinités de la flore de Madagascar. Inst. Sc. Mad. sér. B, 9: 149-187.

HUMBERT, H. & G. COURS-DARNE, 1964-65. Carte Internationale du Tapis Végétal et des conditions écologiques, 3 coupures au 1/1000.000è. Trav. Sect. Sc. et Tech., Inst. Fr. Pondichéry hors sér. n°6.

HUMBERT, H.& G. COURS-DARNE, 1965. Notice de la Carte de Madagascar. Trav. Sect. Sc. Tech. Inst. Fr. Pondichéry.

KOECHLIN, J. J.L. GUILLAUMET & P. MORAT, P., 1974. Flore et Végétation de Madagascar. Vaduz - Cramer ed, 687 p, 187 ill.

LEBRUN, J., 1961. Les deux flores d'Afrique Tropicale. Mém. Acad. Roy. Sc. Belgique., Ser. 2, 32: 1-81.

LE THOMAS., A. 1972. Le Genre *Ambavia* à Madagascar (Annonaceae). Adansonia, sér. 2, 12(1): 155-157.

LEROY, J-F., 1958. Contribution à l'étude des forêts de Madagascar. Journ. Agr. Trop. et Bot. Appl., 5(8-9): 593-595.

LEROY, J-F., 1977. Taxogenèse de la flore malgache: les genres *Mammea* et *Parammammea* Leroy, gen. nov. (Guttiferea). Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci., D, 284: 1521.

LEROY, J-F., 1978. Composition, origin and affinities of the Madagascar vascular flora. Ann. Missouri. Bot. Gard., 65: 535-589.

MARKGRAF, F. & P. BOITEAU, 1972. Apocynacées : une espèce malgache du genre Sud-africain : *Gonioma.* Adansonia, 12: 223-229.

MELVILLE, R., 1970. L'importance de la flore malgache parmi les flores du monde, *In:* Conférence Internationale sur l'utilisation rationnelle et la Conservation de la Nature à Madagascar. 7-10/10/70.

PELTIER, M., 1972. Les Sophorées de Madagascar. Adansonia, sér. 2, 12(1): 137-154.

PERRIER de la BATHIE, H., 1921. La végétation malgache. Ann. Mus. Colon. Marseille, 3è série, 9, 268 p.

PERRIER de la BATHIE, H., 1936. Biogéographie des Plantes de Madagascar. Soc. Ed. géogr. Marit. et Col, PARIS. 156 p.

PERRIER de la BATHIE, H., 1936. Biogéographie des Palmiers de la région malgache.

PERRIER de la BATHIE, H., 1948. Notes biogéographiques sur quelques plantes ayant contribué au peuplement de Madagascar. Mem. Inst. Sc. Mad., ser B, 1-2: 112-131.

PHILLIPSON, P.B. 1994., Madagascar, *In:* Davis, S.-D., V.H. Heywood & A.C. Hamilton (eds.). Centres of Plant Diversity. The World Wide Fund for Nature (WWF) and IUCN. The world conservation Union. pp. 271-281.

RAVEN, P.H. & D.I. AXELORD, 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. Ann. Miss. Bot. Gard., 61: 539-673.

RAYNAL, J. 1967. Notes cyperologiques. X. Les races africaines et malgaches de *Rynchospora rubra.* (Lour) Makino. Adansonia, sér. 2, 7(4): 513-523.

WILD, H., 1975. Phytogeography and the gondwanaland position of Madagascar. Boissiera, 24: 107-117.

WOLFE, J-A., 1972. An interpretation of Alaskan Tertiary Floras. *In:* A. Graham, Floristics and paleofloristics of Asia and Eastern Alerica : 201.233. Elsevier Publ. Co., Amsterdam.

WOLFE, J-A., 1975. Some aspects of plantgeography of the Nothern-Hemisphere during the Cretaceous and Tertiary. Ann. Miss. Bot. Gard., 62: 264-79.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 205-218

A REFINED CLASSIFICATION OF THE PRIMARY VEGETATION OF MADAGASCAR BASED ON THE UNDERLYING GEOLOGY: USING GIS TO MAP ITS DISTRIBUTION AND TO ASSESS ITS CONSERVATION STATUS

David J. DU PUY & Justin MOAT

The Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, TW9 3AB, UNITED KINGDOM

E-Mail: D.Dupuy@rbgkew.org.uk & J.Moat@rbgkew.org.uk

ABSTRACT.- The map of vegetation domains drawn by HUMBERT (1955) and the more recent vegetation cover map of FARAMALALA (1988, 1995), produced from satellite images, are accepted as reflecting the broad vegetation zones of Madagascar. These maps have been superimposed on maps of the geology and protected areas, and analysed using Geographical Information Systems (GIS) techniques. The species composition of the primary vegetation is very strongly influenced by the type of rock on which it occurs: the geology map (BESAIRIE, 1964) was therefore reclassified according to broad rock type categories which would markedly affect the composition of the vegetation which they support. A map of the current distribution of the « Remaining Primary Vegetation » is compared with the « Simplified Geology » map, and the resulting map of the « Remaining Primary Vegetation classified by the Underlying Geology » is presented. Estimates are made of the extent remaining of each broad primary vegetation type. Comparison with a map of the protected areas has allowed the production of graphs and statistics showing which vegetation types are well represented in the current system of Parks and Reserves, and those which are inadequately covered. These maps and analyses provide information to assist the planning and management of effective biodiversity conservation in Madagascar.

KEY WORDS.- Madagascar, Vegetation, GIS, Biodiversity, Conservation

RESUME.- La carte des domaines végétaux établie par Humbert (1955), et plus récemment celle de la répartition actuelle de la végétation, dessinée a partir d'images satellites (FARAMALALA, 1988, 1995), sont acceptées comme indicatives des larges zones végétales de Madagascar. Ces cartes, superposées aux cartes géologiques et à celles des aires protegées, ont été analysées en utilisant les techniques du Système Informatique Géographique (SIG). La composition spécifique de la végétation primaire est fortement influencée par le type de substrat sur lequel elle est installée : la carte géologique de BESAIRIE (1964) a donc été remodelée selon de larges catégories de roches susceptibles d'exercer une nette influence sur la composition de la végétation qu'elles supportent. La comparaison de la carte de la végétation primaire (« Remaining Primary Vegetation ») et de la carte géologique simplifiée (« Simplified Geology »), conduit à présenter une carte de la distribution actuelle de la végétation primaire fondée sur la géologie. (« Remaining Primary Vegetation classified by the Underlying Geology »). L'étendue actuelle de chaque grand type de végétation primaire est estimée. Une comparaison avec la carte des aires protegées a permis d'établir des graphiques et des statistiques qui montrent quels types de végétation sont bien représentés dans le système actuel des aires protégées, et ceux qui sont insuffisamment représentés. Ces cartes et ces analyses fournissent des données utiles à la planification et la gestion d'une conservation efficace de la biodiversité de Madagascar.

MOTS-CLES.- Madagascar, Végétation, SIG, Biodiversité, Conservation

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

INTRODUCTION

One of the aims of our mapping studies, using Geographical Information Systems (GIS), is to analyse distribution patterns of vegetation types and plant biodiversity in Madagascar. It is not feasible to give an overview of the patterns of plant distribution based on individual species distributions, given that there are over 10,000 higher plant species in Madagascar, and that many of the species are poorly documented. The need for a way to summarise patterns of plant distribution, with a view to the inclusion of plant diversity in conservation planning, led us to look more closely at the vegetation types distinguishable in Madagascar, and at methods to map their current extent and distribution.

Field work has shown that the structure and species composition of the vegetation in a region often alters radically with changes in substrate. It is assumed, therefore, that the species composition of vegetation will alter radically with changes in the underlying rock type. A more informative vegetation map could thus be produced by subdividing the vegetation zones of HUMBERT (1955), or the categories of FARAMALALA (1988, 1995), according to the rock type on which they occur. We would like to present the base maps used in the analyses, and the resultant map combining current vegetation cover and geological substrate, and to highlight certain insights and implications resulting from these maps.

BASE MAPS

Two base maps were required to produce the combined map: « Simplified Geology » and « Remaining Primary Vegetation ». A map of « Protected Areas » was also required for analyses of the cover given by the current system of parks and reserves. These three maps are introduced and discussed below.

SIMPLIFIED GEOLOGY MAP

The 1:1,000,000 geology map of BESAIRIE (1964) was digitised, resulting in c. 2500 polygons with 81 different geological categories. Many of these categories, although geologically distinct, are likely to produce soils which have similar properties as far as plant growth is concerned, and will support similar vegetation. We therefore simplified this map into 10 categories which we considered to be distinct enough to have a major effect on the plant communities which they support. BRENON (1972) and BOAST and NAIRN (1982) give reviews of the geology, which have been useful in the interpretation of the geology map, and the sedimentary formations are discussed in detail by BESAIRIE and COLLINGTON (1972). The bulk of the centre and east of the island is composed of metamorphic and igneous rocks, with some restricted rock types recognised here as distinct (quartzites, marbles and ultrabasics). The sedimentary zone, mainly confined to the west, south and northern tip of Madagascar, can be broadly divided into recent drift deposits, continental facies and marine facies. Volcanic rocks are also widespread throughout the island (see BRENON, 1972; STOREY *et al.*, 1995).

METAMORPHIC AND IGNEOUS ROCKS

Precambrian Basement Rocks (Metamorphic & Igneous). This is a broad category of ancient, mainly metamorphic rocks, including all crystalline rocks such as granites, migmatites and schists. They are dated from 3000 million to 550 million years old, and form the core of the island. Large areas of these rocks are covered by a thick blanket of lateritic clays. These rocks are mainly exposed on the steeper slopes of the eastern escarpment, and as cliffs and granitic inselbergs in the Central Plateaux, giving habitats for succulents and xerophytes. It may eventually be possible to subdivide this broad category of basement rocks into distinct types which support substantially different plant communities, as has been done already for the outcrops of quartzites and marble which are known to support endemic species and vegetation with markedly different species compositions.

Ultrabasics. There are very few areas of ultrabasic rocks large enough to be included in the geology map, the most significant being c. 15 km north-north-east of Moramanga (c. 10 km west of Mantadia National Park). This area is an outcrop of nickel-rich ultrabasics and merits botanical investigation. Dykes and sills of ultrabasic rocks occasionally occur scattered through the basement rock category, for example around Mananara on the Baie d'Antongil, and in the area between the Ivondro River and the Onibe River (which reach the coast near Toamasina (Tamatave) and Foulpointe respectively). These are mainly too small to digitise on the geology map, but may have a significant local effect on the vegetation they support.

Quartzites. The main outcrop of quartz is in central Madagascar, forming the mountains of the Itremo Massif (and Mont Ibity). The rocks are Precambrian (at least 630 Ma), and reach a thickness of c. 700 m. This range contains many locally endemic species, especially succulents and including a series of rare, locally endemic **Alor** species. A second substantial area of quartzites occurs to the north of the Baie d'Antongil. There are also many outcrops of quartz in the basement rocks of eastern Madagascar which are too small to include in the geology map, but which can have a significant effect on the local vegetation.

Marble (Cipolin). The most substantial areas of marble again occur in central Madagascar, around the area of the Itremo Massif to the west of Ambositra, in association with the quartz system indicated above. They rarely now have substantial forest cover, but the little that exists is extremely different from the other areas of the Central Plateaux. Locally endemic succulent species are confined to these outcrops. A second, very poorly known area of marble occurs to the north of the Baie d'Antongil in eastern Madagascar, and this area certainly merits botanical exploration (see also under « Quartzites » above).

Lavas (Volcanic and eruptive rocks including Basalts & Gabbros). The older group of lavas and basalts occurs along the eastern lowland belt from north of Taolañaro (Fort Dauphin) to near Toamasina (Tamatave), and from the eastern Masoala Peninsula to Vohemar, in the south in the Mandrare River basin, and also along the west and north-western lowlands. They are all formed from deep fissures exuding lava during the late upper Cretaceous period, 88 million years ago, probably coinciding with the break-up of Madagascar and India (STOREY *et al.*, 1995). In eastern Madagascar they are reported to support vegetation with restricted endemic species (G.. SCHATZ, pers. comm.). In contrast, more recent vulcanism is present in the Ankaratra Massif, the Tsaratanana Massif and the Montagne d'Ambre (BRENON, 1972). The Ankaratra Massif was formed

by volcanic activity during the last 5 million years continuing until recently (Pliocene), giving the dark, fertile soils around Antsirabe. Although the Montagne d'Ambre has a long history of eruptions, dating back 50 million years, they ended in a (Quaternary) phase of eruptions less than 2 million years ago (BRENON, 1972). This relatively young age may account for the low numbers of locally endemic species, when higher levels would be expected given the rather isolated position of this mountain.

SEDIMENTARY ROCKS

Sandstones (mainly Continental Facies). These are mainly composed of sand eroded from the Precambrian Basement. The oldest layer is a glacial conglomerate dating from c. 280 Ma (base of the Permian), followed by coal deposits derived from fern forests. The surface is often covered in loose sand, such as in the Ankarafantsika and Zombitsy areas. In contrast, the soft sandstones of the Isalo Massif contain fractures which have become silicified, giving a reinforcement which withstands erosion. These sands are much more ancient than the unconsolidated sands towards the coast, and the vegetation they support seems distinctive in composition. There appear to have been frequent marine inundations finally giving rise to the Mezozoic Limestones discussed below. The Mozambique channel appears to have been formed during the middle Permian to the lower Triassic (c. 250-220 Ma), isolating Madagascar from Africa (BRENON, 1972). BRENON also notes that there is often silicified wood present (*Araucarioxylon, Cedroxylon, Dadoxylon*, characteristically unbranched), and it is interesting to note that all reptile fossils are bird and reptile ancestors (Sauropsides) rather than mammal ancestors (Theropsides). The Boina area sandstones (Mahajanga Basin, including Ankarafantsika) are more recent (Upper Cretaceous, c. 100-65 Ma).

Mesozoic Limestones + Marls (Marine Facies). The limestones have been categorised into two distinct age groups, separated by sandstone deposits and often also bands of basalts and lavas. The Mesozoic limestones are the oldest group. This series of limestones and marls were formed during the Mesozoic period (mainly the Jurassic and lower Cretaceous), between c. 195-100 Ma, at the same period as the earliest flowering plants were evolving, and are generally present as a limestone layer c. 400 m thick. These limestones include the areas of deeply eroded karst (« tsingy ») of western and northern Madagascar, which occur in the Ankarana and Bemaraha Massifs and Namoroka, and also less spectacularly eroded areas such as the Ankara Plateau and Analamerana (all middle Jurassic, c. 172-162 Ma). The later limestones (upper Jurassic, lower Cretaceous) are more clayey and marly, often rich in fossil ammonites, and form a band along the western margin of the « tsingy », except in the Ankarana where the adjacent soils are basaltic, derived from lava flows, and are quite different in character.

Tertiary Limestones + Marls & Chalks (Marine Facies). The Tertiary limestones (c. 65-7 Ma) are less deeply eroded, and occur mainly in southern and western Madagascar, generally nearer to the coast than the Mesozoic Limestones. They include the Mahafaly Plateau and the limestone outcrops near Mahajanga (Majunga), both formed during the Eocene (c. 54-38 Ma). Although these rocks are younger than the Mezozoic limestones discussed above, they are certainly old enough for the evolution of new taxa to have taken place, and the Mahafaly Plateau is an area of extreme botanical richness.

Unconsolidated Sands (Recent and Drift Deposits). These form a plain around the west and south of Madagascar, and a narrow band forming the eastern coastal plain. The forests on sand or alluviums along the east coast are almost all destroyed, but what little remains is very distinctive, containing numerous endemic species and even endemic genera, particularly in south-eastern Madagascar around the zone of contact between the evergreen eastern and the southern deciduous vegetation. The forest on sand around south-western and southern Madagascar (*e.g.* Forêt de Mikea, the Tulear coastal plain, Itampolo) has a vegetation and species composition which is very distinct from the adjacent vegetation on the limestone of the Mahafaly Plateau.

Alluvial and Lake deposits (Recent and Drift Deposits). These are finer-grained than the unconsolidated sands. The alluviums, which are generally richer in nutrients, are particularly frequent in western and southern Madagascar. The availability of water and nutrients may give rise to taller forest, such as in southern Madagascar where the riverine forest is dominated by *Tamarindus* (« Kily ») trees. The lake deposits are mainly confined to the Central Plateaux, and are often used for rice cultivation such as around Lac Alaotra.

Mangrove Swamp. This category is often linked to alluvial deposits, such as at large river estuaries, or to unconsolidated coastal sands. They are confined to the north, west and some small strips of the southern coasts.

REMAINING PRIMARY VEGETATION MAP

This map was derived from the vegetation map of FARAMALALA (produced in 1988, based on LANDSAT satellite imagery acquired between 1972 and 1979, and digitised by Conservation International, 1995), the first stage being to remove all secondary vegetation types, leaving only the areas of remaining, primary vegetation. Only 16 vegetation types were selected. These were then simplified into 11 categories, these divided into two groups, evergreen or deciduous (with mangroves and marshes falling outside of this classification), as indicated in Table I.

The vegetation maps of FARAMALALA and of HUMBERT already reflect environmental factors such as climate, seasonality and altitude. The broad zonation of the map of FARAMALALA differs little from that of HUMBERT, except for the evergreen forest of west-central Madagascar (NW of Tsiroanomandidy) being included with the eastern, evergreen, humid forests, the recognition of a separate group of « Forêt sclérophylle basse » (Low, sclerophyllous forest) in central Madagascar, and the extension of the southern domain further inland along the Onilahy River valley. These changes are accepted here. The division of the eastern forests according to altitude is also maintained, although this division from low-altitude to mid-altitude forest at 800 m is regarded as artificial. Alterations to the classification used in FARAMALALA's map involved simplification by uniting several of the categories, as follows:

The Sambirano was not recognised as distinct from the system of evergreen, humid eastern forests: it was regarded simply as a centre of endemicity.

The Karst and riverine vegetation of the west were not recognised as distinct from the broader classification as deciduous forest, as they were based on changes of substrate only (which become evident on comparison with the geology map).

Table I: A comparison of the vegetation zones of HUMBERT (1954), the primary vegetation categories recognised by FARAMALALA (1995), and how the latter have been simplified for this study.

HUMBERT'S DOMAINS (1954)	FARAMALALA (1995): PRIMARY VEGETATION CATEGORIES	PRIMARY VEGETATION CATEGORIES (USED IN THIS STUDY)
REGION ORIENTALE		**EVERGREEN FORMATIONS (EAST AND CENTRE):**
Domaine de l'est (0-800 m)	EST 0-800 m:	
	Forêt littorale	**Coastal forest (eastern)**
	Forêt dense humide sempervirente	**Evergreen, humid forest: low altitude (0-800 m)**
Domaine du Sambirano (0-800 m)	SAMBIRANO 0-800 m:	
	Forêt dense ombrophile	(← included in the above category)
Domaine du centre (800-2000 m)	EST 800-1800 m:	
	Forêt dense humide sempervirente saisonière	**Evergreen, humid forest: mid altitude (800-1800 m)**
Domaine des hautes montagnes (> 2000 m)	MONTAGNES 1800-2000 m:	
	Forêt dense humide basse montagnarde	**Evergreen, humid forest: lower montane (1800-2000 m)**
	Fourré à *Philippia*	**Montane (*Philippia*) scrubland (> 1800 m)**
	HAUTES MONTAGNES > 2000 m:	
	Fourré dense	(← included in the above category)
Domaine du centre, pentes occident. (800-2000 m)	OUEST 800-1800 m:	
	Forêt sclérophylle basse très dégradée[1]	**Evergreen, sclerophyllous (*Uapaca*) woodland (800-1800 m)**
REGION OCCIDENTALE		**DECIDUOUS FORMATIONS (WEST AND SOUTH):**
Domaine de l'ouest (0-800 m)	OUEST 0-800 m:	
	Dune et sable salé	**Coastal forest (western)**
	Forêt dense sèche	**Deciduous, seasonally dry, western forest (0-800 m)**
	Faciès karstique	(← included in the above category)
	Faciès ripicole	(← included in the above category)
Domaine du sud	BASSE MERIDIONALE 0-300 m:	
	Forêt dense sèche à *Didierea* et Euphorbes	**Deciduous, dry, southern forest and scrubland (0-300 m)**
	Fourré dense sec	(← included in the above category)
	AUTRES:	**OTHER CATEGORIES:**
	Zone à mangrove	**Mangrove**
	Marécage	**Marshland**

[1] Although this category is defined as very degraded, it remains a distinctive native vegetation remnant which contains an important range of species which do not occur elsewhere. This category is included due to the almost complete absence of undisturbed native forest in central Madagascar.

The subdivision of the south of Madagascar into two vegetation types was not upheld as the two types were not readily distinguishable through satellite image analysis (but become clear on comparison with the geology map).

PROTECTED AREAS MAP

The digitised version of the Protected Areas map of Madagascar (COEFOR & CI, 1993) was divided into two classes of protected area. The lower class included areas with little protection (Réserve Forestière and Forêt Classée) which are designed more for forestry and exploitation than conservation of the native vegetation, while the upper class included those areas with a good degree of protection (Parc National, Réserve Spéciale and Réserve Naturelle Intégrale). The degree of protection is somewhat misleading, as even those areas with good theoretical protection are often not well protected due to lack of surveillance and resources, but the statistics concerning the current network of protected areas are nevertheless informative.

MAP OF THE REMAINING PRIMARY VEGETATION CLASSIFIED BY THE UNDERLYING GEOLOGY

Using ARC/INFO and ARC/VIEW (donated to the project by ESRI), the map of « Remaining Primary Vegetation » types was then overlaid on the « Simplified Geology » map, producing a map of the remaining areas of primary vegetation types, subdivided according to the substrate on which they occur. The resulting vegetation map provided new insights into the distributions of the various types of vegetation, mirroring the different types recognised from field work, especially in western and southern Madagascar where the geology varies substantially. [Note: The categories used on a scale covering all of Madagascar are necessarily broad. Refinements lead to too many categories, but would be applicable in localised study areas.]

EVERGREEN FORMATIONS (EAST AND CENTRE)

Coastal forest (eastern). A narrow band of sand and alluviums along the east coast supports coastal forest. Much of this forest has been removed: the little which remains is under threat, and is inadequately protected. The main remaining areas of this vegetation type occur around Taolañaro (Fort Dauphin: Ampetrika (Petriky), Mandena and Cap Sainte Luce), at Ambila Lemaitsu and from the Masoala Peninsula north to Vohemar, with some vestiges on Isle Sainte Marie. The forests around Taolañaro are threatened due to impending mining for titanium-rich sands. These forests are of major interest particularly because they occur in the zone of contact between the deciduous, dry, southern vegetation and the evergreen, humid, eastern vegetation, and are known to contain rare and locally endemic genera and species.

Evergreen, humid forest: low altitude (0-800 m) and **Evergreen, humid forest: mid altitude** (800-1800 m). These two categories contain the largest areas of remaining forest. The division of these categories at the 800 m contour is artificial in that there is a continual gradation from one to the other. Moreover, the contour line may be more

appropriately placed at around 600 m (G. SCHATZ, pers. comm.), and it is unlikely that the division will occur at the same altitude along the length of the island, with some reduction in the altitude probable towards the south of the island. This would substantially reduce the area of forest classified as « low altitude ». The eastern evergreen forests mainly occur on the metamorphic and igneous basement rocks, and are rather uniform in our categorisation using the underlying rock type. Although the full geology map indicates various categories of granites and migmatites, it seems improbable that these different rock categories will greatly affect the forest cover they support. More detailed studies of particular areas may find further subdivisions of the geology map appropriate and informative.

The area distinguished by both HUMBERT and FARAMALALA as the « Sambirano » is recognised here as a centre of localised endemicity. This region is included with the rest of the evergreen forests (following discussion with G. SCHATZ). The endemicity may be accounted for by the sandstone substrate in this area, the endemic species probably also spreading up the alluviums of the Sambirano River. Another zone of interest in the eastern forests is the area to the north and west of Maroansetra, where the rock type is extremely varied, including quartzites, sandstones, basalts and even marbles which will give rise to calcareous soils. This unique area is poorly known, and should be a focus for further collection and inventory.

There are considerable areas of evergreen, humid forest on old basaltic lavas (Late Cretaceous, c. 88 Ma), such as at low altitudes north of Taolararo (Fort Dauphin), and from the eastern coastal zone of the Masoala Peninsula towards Vohemar. G. SCHATZ (pers. comm.) indicates that there is evidence of endemic species in these areas. In contrast, the area of Montagne d'Ambre is an area of recent volcanic eruption (Quaternary, less than 2 Ma), and this is reflected in the low local endemicity of the area.

There are few outcrops of ultrabasic rocks large enough to include on the geology map, although they should contain very distinctive vegetation. The only one still supporting primary vegetation cover is situated slightly west of Andasibe / Périnet. There are several areas (Mananara, Toamasina-Foulpointe) where narrow dykes of ultrabasic rocks occur, and these areas merit botanical survey.

The geology of the centre of the island is similar to that of the east, usually covered by deep beds of laterite. Inselbergs and exposed rocky slopes provide habitats for succulent species. They are « islands » of succulent vegetation, the species often having evolved into variants distinct to each isolated outcrop. It has not been possible to include the inselbergs on the map as their succulent vegetation is not apparent as primary vegetation on satellite images. Another notable example of exposed rocks is the region of the Itremo Massif and the Mont Ibity range which stands out as being based on quartzites and marbles. This area is recognised as containing many endemic species with highly restricted distributions.

Evergreen, humid forest: lower montane (1800-2000 m). This category mostly occurs on the metamorphic and igneous basement rocks, with the main areas occurring on the Tsaratanana and Marojejy Massifs and on the edge of the Central Plateaux south-east of Antananarivo, with a small amount remaining in the Ankaratra Massif. It is inadequately protected at present.

Montane (*Philippia*) scrubland (> 1800 m). This restricted vegetation occurs in the same areas as the above category (although it is absent from Ankaratra). It is at present minimally protected.

Evergreen, sclerophyllous (*Uapaca*) woodland (800-1800 m). The *Uapaca* and *Sarcolaena* dominated sclerophyllous woodlands are valuable examples of a very restricted vegetation type which has mostly been replaced by artificial, fire-induced grassland. The main remnants, in the Isalo and Itremo Massifs, occur on sandstone and quartzite respectively, and have different species compositions.

DECIDUOUS FORMATIONS (WEST AND SOUTH)

Coastal forest (western). This category is probably similar in character to the western forests on unconsolidated sands (see below), except for specialised dune vegetation where restricted species are recorded and areas with saline soils.

Deciduous, seasonally dry, western forest (0-800 m). The deciduous western forests occur on various distinctive rock types, including principally those on Mezozoic limestones, those on unconsolidated sand, those on sandstones and those on the metamorphic basement.

The most distinctive, and currently the most fully protected, are those on the Mezozoic limestones, including the reserves of Ankarana and Analamerana, Namoroka and Bemaraha. These areas contain the highly eroded and spectacular limestone karst and pinnacles known as « tsingy », which makes access extremely limited and is an effective natural protection against over exploitation, burning and cattle grazing. The Tertiary limestones in western Madagascar, in contrast, have very little forest cover remaining.

The western forests on unconsolidated sands extend in a broad zone towards the coast from the northern tip of Madagascar south to the Mangoky River. They are amongst the most poorly known formations in Madagascar, and merit further field study. The main areas exist to the west of the Bemaraha Massif and between Morondava and the Mangoky River.

The forests on sandstones include Ankarafantsika and the Zombitsy forest (near Sakaraha). The underlying rocks are often highly eroded resulting in a thick bed of loose sand on the surface. It is not known whether the species composition differs radically from that on the younger, unconsolidated sands. This requires verification through field work and comparisons with distribution data of individual species.

Towards the north of the island south of the Tsaratanana Massif, there is a restricted and poorly prospected area of deciduous forest on metamorphic basement rocks. This area merits further field research to determine the levels of local endemicity.

Deciduous, dry, southern forest and scrubland (0-300 m). When divided according to underlying rock type, the divisions within the vegetation of southern Madagascar correspond closely with those indicated by Faramalala on her vegetation map. The major divisions, such as that dividing the vegetation on the Tertiary limestones of the Mahafaly Plateau (« Forêt dense sèche ») from that on the unconsolidated sands (« Fourré dense sec ») become immediately obvious, and the extent of each type of vegetation is more accurately mapped. Cap Sainte Marie is a restricted outcrop of this limestone with a remarkable flora with many restricted endemic species.

Not only does the geology effectively divide the vegetation of the south into two major categories, that on sand and that on limestone, it also gives further information on

other possible divisions, such as the basaltic region of the Mandrare River basin, the sandstones of the upper Onilahy River valley (including the Beza Mahafaly area), and the metamorphic rocks of the Andohahela Reserve (Parcelle 2). The Mandrare River basin contains ancient lavas and basalts, and this area merits further investigation for localised endemicity.

OTHER CATEGORIES

Mangrove. Mangroves occur along the northern, western and southern coasts, with the largest areas occurring in the west, in the alluviums of the deltas of large rivers such as the Betsiboka. There are no significant areas of mangrove within the present system of protected areas.

Marshland. Marshland is included here, as the habitat may be important for certain species. Much marshland has been lost to rice cultivation.

AREAS FOR INVENTORY

This study has highlighted several areas for further inventory work, including the remaining eastern coastal forests, the eastern evergreen forest (low altitude) on basalts and lavas, the evergreen, humid forest area to the north of Maroansetra on sandstones, quartzites and marbles, the deciduous, seasonally dry, western forest on unconsolidated sands along the west coast between Morombe and Cap Saint André and on metamorphic rocks to the south of the Tsaratanana Massif, and the southern deciduous vegetation on the lavas of the Mandrare River basin. This list is not comprehensive, and further inventory and collection is required in many other areas.

VERIFICATION OF THE COMBINED VEGETATION AND GEOLOGY MAP

Comparisons of individual species distributions with this combined map will be used to verify that the resulting categories reflect the ecological variation found. We have hypothesised that many species will be confined to vegetation on one, or a subset of related rock types. We will be able to test these vegetation categories using databases of species distributions: a demonstrable concordance of species distributions with distinct vegetation categories will not only be evidence to confirm these categories, but will also allow their characterisation using chorological data. It is also probable that the distribution patterns in fauna species will also be reflected in the vegetation categories, since changes in the substrate and consequently the vegetation composition will also affect the fauna which the vegetation can support.

THE EXTENT OF THE REMAINING PRIMARY VEGETATION, AND ITS CURRENT PROTECTION: CONSERVATION IMPLICATIONS

The map of « Protected Areas » (COEFOR & CI, 1993) was overlaid on the map of « Remaining Primary Vegetation ». Histograms of the area remaining of each vegetation type could then be produced, showing the amount of each type which falls within the current system of protected areas (Fig. 4). It is immediately obvious which vegetation types are poorly represented in the current system of protected areas, and those which are not currently protected. Maps showing the current distribution of individual vegetation types can then be examined to show where large, intact areas suitable for conservation still exist. This type of analysis gives data which is extremely useful in planning biodiversity conservation.

IMPLICATIONS FOR CONSERVATION

Priority areas for inclusion in new reserves should include examples of both extensive and restricted vegetation categories which are not adequately protected within the current system of protected areas. The « Evergreen, Humid Forests » in eastern Madagascar have the largest areas protected, both at low and medium altitudes, but confirmation is required that areas on basalts and lavas are included. If the altitude limit of 800 m currently used to divide these two categories is lowered to 600 m, the amount of « low altitude » forest protected will be substantially reduced. The highly restricted « Coastal Forest (Eastern) » is an outstanding example of a vegetation type under imminent threat and without adequate protection. Portions of both restricted montane vegetation categories (« Evergreen, Humid Forest: Lower Montane » and « Montane (*Philippia*) Scrubland ») are included in protected areas. The « Evergreen, Sclerophyllous (*Uapaca*) Woodland » on sandstone is protected in the Isalo National Park, but this vegetation on the quartzite and marble areas of the Itremo Massif should also be protected, particularly given the importance of the endemic succulent flora in this region. From the histograms, the « Deciduous, Seasonally dry, Western Forest » appears to have a good degree of protection, but many of the reserves are in areas of Mezozoic limestone (« tsingy »), and the protection of vegetation on other rock types should be carefully examined (in particular, the forests on unconsolidated sand, sandstone and metamorphic & igneous rocks). At least one substantial area of « Mangrove » should also be protected. The most outstanding need is for additional reserves in the « Deciduous, Dry, Southern Forest and Scrubland », which contains vegetation on several distinctive rock types, and is an area of outstanding diversity on a global scale, but which currently has only a very small area within protected areas.

The areas indicated above are preliminary indications, and more detailed analyses using the underlying geology to subdivide the broad vegetation types will undoubtedly indicate further priority areas.

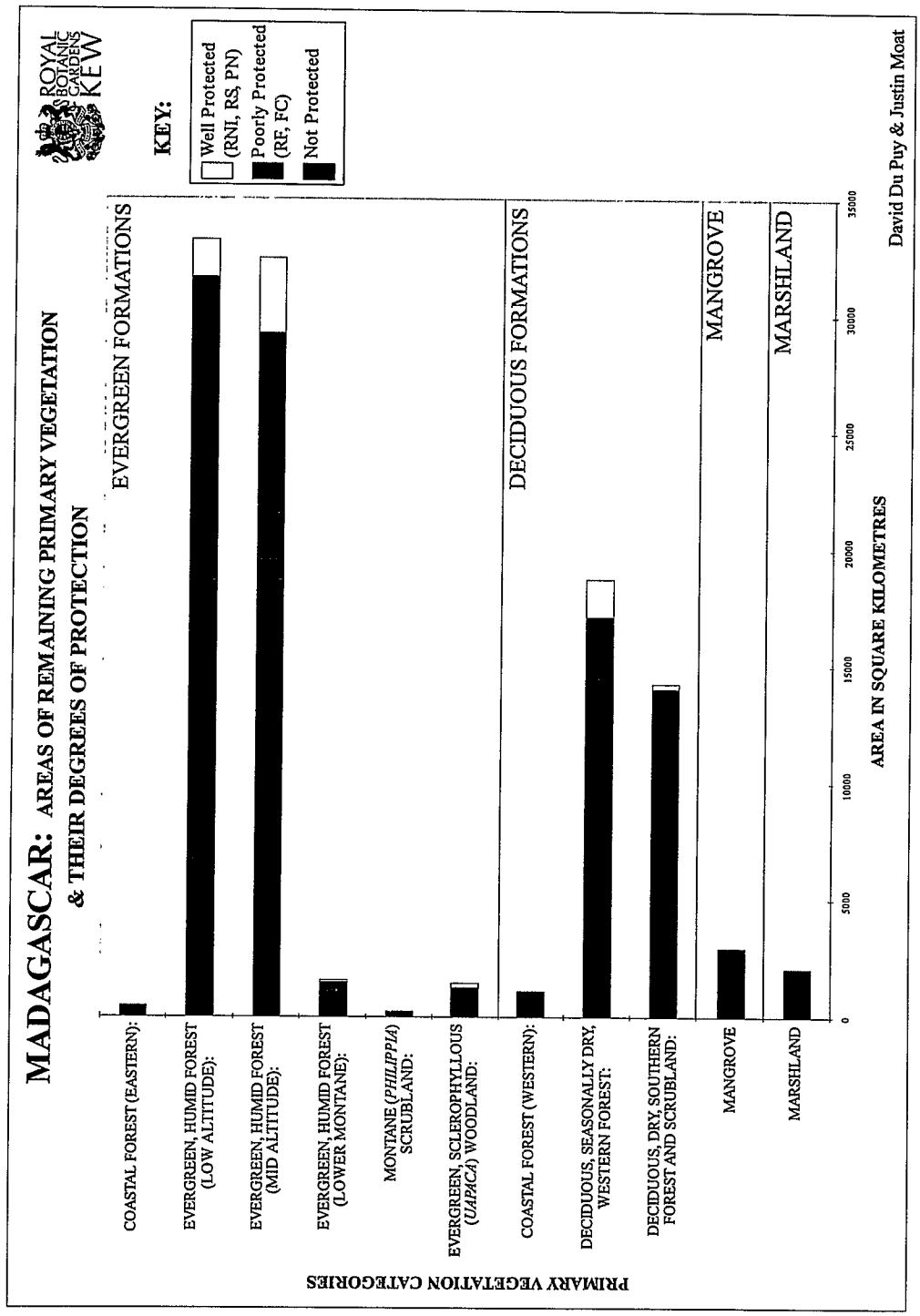


Fig. 4. Histogram showing the remaining areas (in km^2) of the different Primary Vegetation types, and how much of each is currently included in the system of protected areas.[1]

[1] *In addendum*: Fig. 1. Simplified Geology Map (derived from BESAIRIE, 1964). Fig. 2. Map of Remaining Primary Vegetation in Madagascar (derived from FARAMALALA, 1995). Fig. 3. Map of the Remaining Primary Vegetation subdivided according to Geological Substrate.

CONCLUSION

The base maps « Remaining Primary Vegetation » and « Simplified Geology » are documented, and the combined map « Remaining Primary Vegetation classified by the Underlying Geology » is presented. Comparison of the « Remaining Primary Vegetation » map with the « Protected Areas » map has allowed histograms showing the total areas of remaining primary vegetation to be produced, with the amount of each which currently occurs within protected areas indicated.

Some of the possible applications have been presented briefly, including conservation planning and management, identification of priority areas for inventory and interpretation of species distribution patterns. One application to which we hope this work may contribute is in the planning of priorities for the conservation of biodiversity in Madagascar, such as in the establishment of new reserves in habitats not currently covered by the existing series of protected areas, in order to include as much of the island's biodiversity as possible.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank the Weston Foundation for supporting this research. We would also like to thank ESRI for the donation of computer software, Conservation International, ANGAP, the Ministère des Eaux et Forêts (Madagascar) and FTM for allowing the use of their maps, and the Royal Society and the National Geographic Society for funding research in Paris and field work in Madagascar. We would also like to thank the Parc de Tsimbazaza and the University of Antananarivo for collaboration and assistance particularly with field work. We are also grateful to the many individuals who have contributed to our understanding of the vegetation in Madagascar.

REFERENCES

BESAIRIE, H., 1964. Carte Géologique de Madagascar, au 1:1,000,000e, trois feuilles en couleur. Service Géologique, Antananarivo.

BESAIRIE, H. & M. COLLIGNON, 1972. Géologie de Madagascar; I, Les terrains sédimentaires. Annales Géologiques de Madagascar, 35: 1-463.

BOAST, J. & A.E.M. NAIRN, 1982. An Outline of the Geology of Madagascar. *In*: A.E.M. Nairn and F.G. Stehli (eds.), The Ocean Basins and Margins, Vol. 6, The Indian Ocean. pp. 649-696. Plenum Press, New York & London.

BRENON, P., 1972. The Geology of Madagascar. *In*: R. Battistini & G. Richard-Vindard (eds.), Biogeography and Ecology in Madagascar. pp. 27-86. Dr. W. Junk B.V. Publ., The Hague, Netherlands.

COEFOR/CI, 1993. Répertoire et Carte de Distribution : Domaine Forestier de Madagascar. Direction des Eaux et Forêts, Service des Ressources Forestières, Projet COEFOR (Contribution à l'étude des Forêts Classées), et Conservation International, 20 p. + 1 map.

FARAMALALA, M.H., 1988. Etude de la Végétation de Madagascar à l'aide des Données Spaciales. Doctoral Thesis, Univ. Paul Sabatier de Toulouse, 167 p. + map at 1:1,000,000.

FARAMALALA, M.H., 1995. Formations Végétales et Domaine Forestier National de Madagascar. Conservation International (*et al.*), 1 map.

HUMBERT, H., 1955. Les Territoires Phytogéographiques de Madagascar. Leur Cartographie. Colloque sur les Régions Ecologiques du Globe, Paris 1954. Ann. Biol., 31: 195-204, + map.

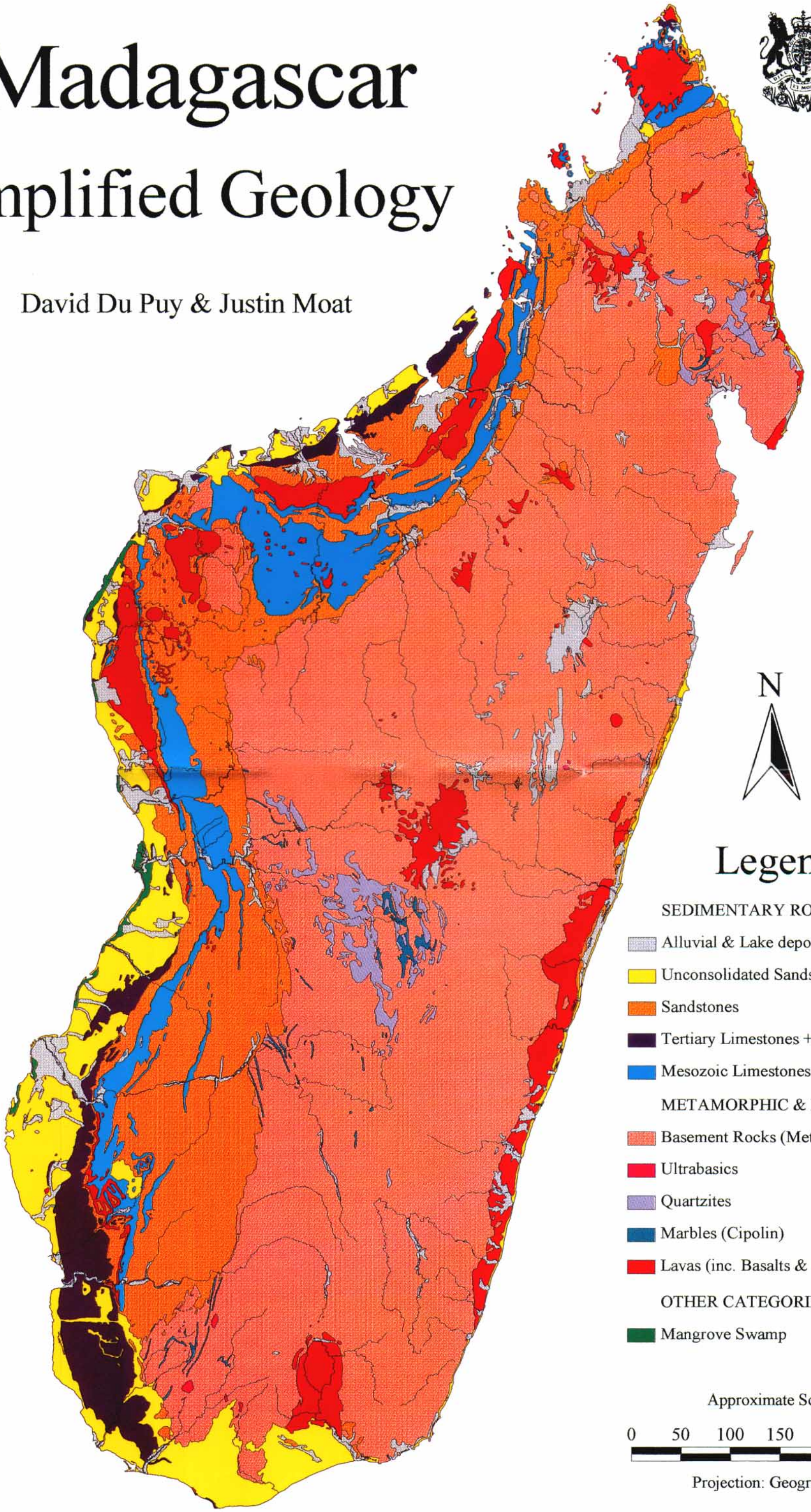
STOREY, M., J.J. MAHONEY, A.D. SAUNDERS, R.A. DUNCAN, S.P. KELLEY & M.F. COFFIN. Timing of Hot Spot Related Volcanism and the Breakup of Madagascar and India. Science, 267: 852-855 (1995).

Madagascar

Simplified Geology

David Du Puy & Justin Moat

ROYAL BOTANIC GARDENS KEW



N

Legend

SEDIMENTARY ROCKS:

- Alluvial & Lake deposits
- Unconsolidated Sands
- Sandstones
- Tertiary Limestones + Marls & Chalks
- Mesozoic Limestones + Marls (inc. 'Tsingy')

METAMORPHIC & IGNEOUS ROCKS:

- Basement Rocks (Metamorphic & Igneous)
- Ultrabasics
- Quartzites
- Marbles (Cipolin)
- Lavas (inc. Basalts & Gabbros)

OTHER CATEGORIES:

- Mangrove Swamp

Approximate Scale

0 50 100 150 200 Kilometers

Projection: Geographic

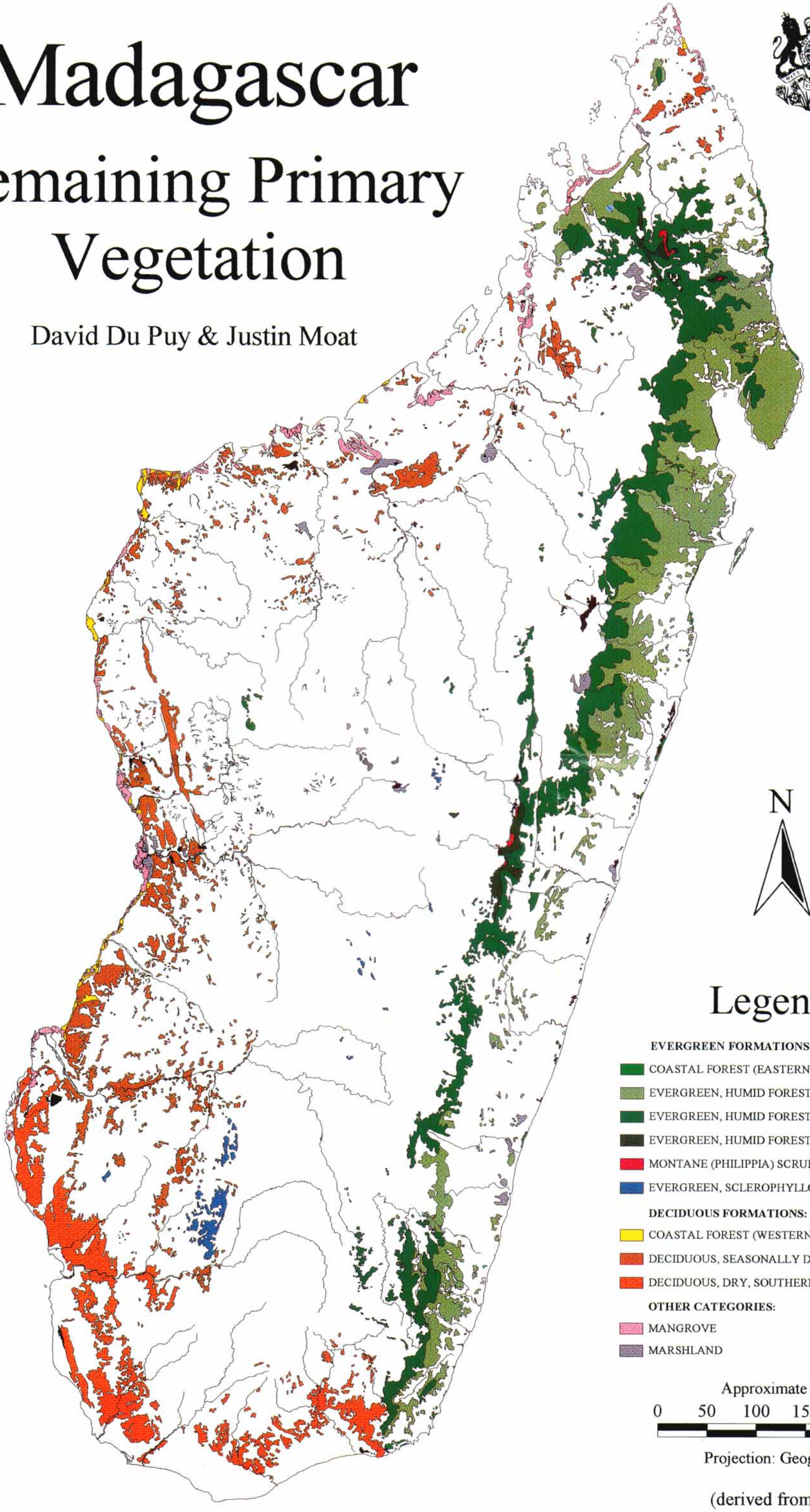
(derived from Besairie, 1964)

Madagascar

Remaining Primary Vegetation

David Du Puy & Justin Moat

ROYAL BOTANIC GARDENS KEW



Legend

EVERGREEN FORMATIONS:

- COASTAL FOREST (EASTERN)
- EVERGREEN, HUMID FOREST: LOW ALTITUDE
- EVERGREEN, HUMID FOREST: MID ALTITUDE
- EVERGREEN, HUMID FOREST: LOWER MONTANE
- MONTANE (PHILIPPIA) SCRUBLAND
- EVERGREEN, SCLEROPHYLLOUS (UAPACA) WOODLAND

DECIDUOUS FORMATIONS:

- COASTAL FOREST (WESTERN)
- DECIDUOUS, SEASONALLY DRY, WESTERN FOREST
- DECIDUOUS, DRY, SOUTHERN FOREST AND SCRUBLAND

OTHER CATEGORIES:

- MANGROVE
- MARSHLAND

Approximate Scale

0 50 100 150 200 Kilometers

Projection: Geographic

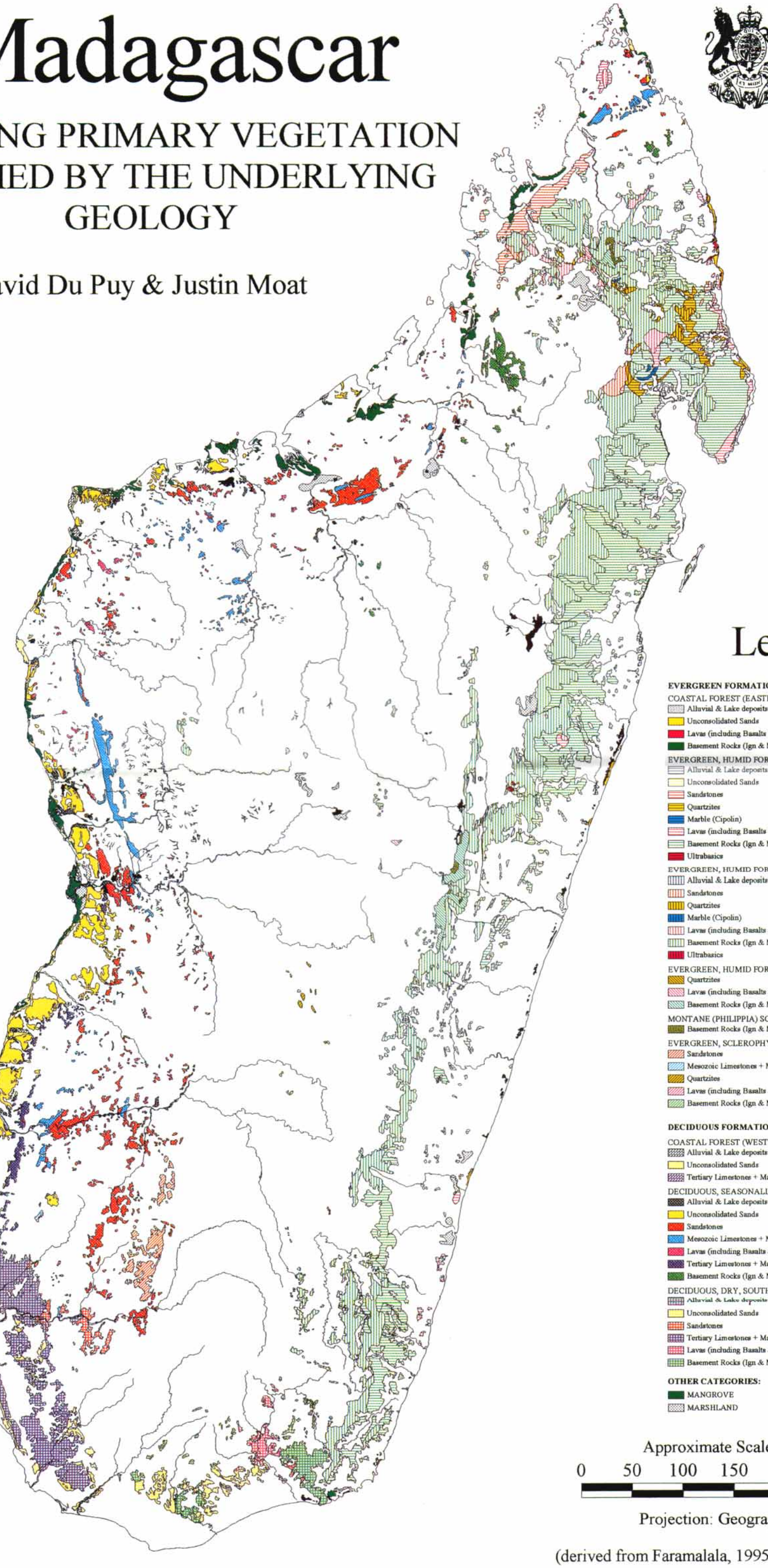
(derived from Faramalala, 1995)

Madagascar

REMAINING PRIMARY VEGETATION CLASSIFIED BY THE UNDERLYING GEOLOGY

David Du Puy & Justin Moat

ROYAL BOTANIC GARDENS KEW



N

Legend

EVERGREEN FORMATIONS:

COASTAL FOREST (EASTERN):
- Alluvial & Lake deposits
- Unconsolidated Sands
- Lavas (including Basalts & Gabbros)
- Basement Rocks (Ign & Met)

EVERGREEN, HUMID FOREST (LOW ALTITUDE):
- Alluvial & Lake deposits
- Unconsolidated Sands
- Sandstones
- Quartzites
- Marble (Cipolin)
- Lavas (including Basalts & Gabbros)
- Basement Rocks (Ign & Met)
- Ultrabasics

EVERGREEN, HUMID FOREST (MID ALTITUDE):
- Alluvial & Lake deposits
- Sandstones
- Quartzites
- Marble (Cipolin)
- Lavas (including Basalts & Gabbros)
- Basement Rocks (Ign & Met)
- Ultrabasics

EVERGREEN, HUMID FOREST (LOWER MONTANE):
- Quartzites
- Lavas (including Basalts & Gabbros)
- Basement Rocks (Ign & Met)

MONTANE (PHILIPPIA) SCRUBLAND:
- Basement Rocks (Ign & Met)

EVERGREEN, SCLEROPHYLLOUS (UAPACA) WOODLAND:
- Sandstones
- Mesozoic Limestones + Marls (inc. "Tsingy")
- Quartzites
- Lavas (including Basalts & Gabbros)
- Basement Rocks (Ign & Met)

DECIDUOUS FORMATIONS:

COASTAL FOREST (WESTERN):
- Alluvial & Lake deposits
- Unconsolidated Sands
- Tertiary Limestones + Marls & Chalks

DECIDUOUS, SEASONALLY DRY, WESTERN FOREST:
- Alluvial & Lake deposits
- Unconsolidated Sands
- Sandstones
- Mesozoic Limestones + Marls (inc. "Tsingy")
- Lavas (including Basalts & Gabbros)
- Tertiary Limestones + Marls & Chalks
- Basement Rocks (Ign & Met)

DECIDUOUS, DRY, SOUTHERN FOREST AND SCRUBLAND:
- Alluvial & Lake deposits
- Unconsolidated Sands
- Sandstones
- Tertiary Limestones + Marls & Chalks
- Lavas (including Basalts & Gabbros)
- Basement Rocks (Ign & Met)

OTHER CATEGORIES:
- MANGROVE
- MARSHLAND

Approximate Scale

0 50 100 150 200 Kilometers

Projection: Geographic

(derived from Faramalala, 1995 and Besairie, 1965)

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 219-230

REFLEXIONS SUR LA ZOOGEOGRAPHIE DE MADAGASCAR

Renaud PAULIAN

4 rue Beaubadat, F-33000 Bordeaux, FRANCE

ABSTRACT.- A short history of the zoogeographical study of Madagascar serves as an introduction to a discussion of several questions that remain without satisfactory answers, including the origin and relative importance of the austral and oriental elements in the Malagasy fauna, which include ancient groups and variously more recent introductions. The presence of faunal boundaries within the island, apart from those of the phytogeographic domains, is discussed, as well as their validity and significance, along with the weight of paleoclimactic data.

KEY-WORDS.- Eastern Gondwana, Autonocnemids, Ficalbini, Chiroptera, Ptinids

RESUME.- Après un survol de l'histoire de la zoogéographie malgache et de ses progrès, quelques unes des questions encore sans solution satisfaisante sont présentées et discutées; l'importance relative et les conditions d'établissement, à Madagascar, des éléments faunistiques d'affinités australes et orientales: formes anciennes et divers niveaux d'introductions récentes. L'existence de frontières faunistiques internes, autres que celles liées aux domaines phytogéographiques, leur réalité et leur signification; le poids des données paléoclimatiques.

MOTS-CLES.- Gondwanie orientale, Aulonocnémides, Ficalbini, Chiroptères, Ptinides

Pour la seconde fois dans son histoire, la Société de Biogéographie consacre un Colloque à la Biogéographie de Madagascar.

Le premier de ces colloques aboutit, en 1953, à la publication d'un important volume de 358 pages (VACHON, éd., 1953; voir aussi PAULIAN, 1961).

Un second colloque, même à quarante deux ans de distance, peut sembler relever d'un certain « acharnement scientifique ».

Plusieurs raisons peuvent être avancées, explications ou justifications selon le cas, pour en rendre compte :

la première est, tout simplement, d'ordre historique et se fonde sur la part que la France a pris à l'étude de Madagascar.

C'est, en effet, en 1658 que paraît la première étude scientifique sur la faune de Madagascar. Rédigée en français, elle est due à Étienne de Flacourt, qui n'est pas un naturaliste, mais, tout bonnement, le Gouverneur des établissements français de Fort Dauphin, où il a vécu de 1648 à 1655. Sous le titre d' « Histoire de la Grande Isle de Madagascar » elle nous apporte, avec un lexique du malgache et une description de l'histoire et des moeurs des populations du Sud-Est, la première présentation d'ensemble de la faune et de la flore malgaches. C'est le premier travail à faire ainsi connaître au monde savant l'existence des animaux subfossiles de Madagascar, *Aepyornis*, Lémuriens géants, Hippopotame nain, dont les naturalistes du XIXème siècle décriront les ossements mais qui, jusque là, ne faisaient qu'agrémenter les récits fabuleux des conteurs

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM

arabes. L'oeuvre de Flacourt est exemplaire et met pleinement en valeur les talents d'un gouverneur qui ne put, par ailleurs, mener à bien une tâche administrative impossible ; elle est, comme son auteur l'avait souhaité, la meilleure justification de son séjour malgache.

La relation de Flacourt avait été précédée d'un texte d'Alphonse le Saintongeais, consacré essentiellement aux pierres précieuses et semi-précieuses existant ou supposées exister à Madagascar, résultat d'un voyage de l'auteur, à la suite des tentatives des navigateurs dieppois pour s'établir dans l'île en 1527.

Après lui, des naturalistes voyageurs, de Commerson à Sonnerat ou à Goudot, ont repris le flambeau du travail sur le terrain, jusqu'à ce que, sous l'impulsion de l'explorateur Alfred Grandidier et de son fils Guillaume, la monumentale « Histoire Physique, Politique et Naturelle de Madagascar » voie le jour. Trente quatre tomes in-quarto, publiés de 1875 à 1900, largement aux frais des promoteurs, rassemblent tout ce qui est, alors connu, de l'histoire, de la culture et de la nature malgaches. Ils offrent un tableau détaillé de certains groupes animaux (Lémuriens, Oiseaux, quelques familles d'Insectes et d'autres Invertébrés).

Le relais est ensuite repris, pendant un temps, par l'Académie malgache, organisme original, créé le 23 janvier 1902, par le Gouverneur Général Galliéni, qui voulait associer, dans un effort commun de recherches sur Madagascar, des représentants des trois communautés vivant dans l'île, malgaches, français et étrangers. Un décret du Président Ph. Tsiranana, en date du 16 janvier 1969 a réorganisé l'Académie, pour répondre aux exigences de l'Indépendance Nationale. Son Bulletin et ses Mémoires ont publié des monographies de divers groupes zoologiques (Lézards et Poissons d'eau douce, Coléoptères Curculionides ou Psélaphides, par des professeurs et des chercheurs du Muséum de Paris : Angel, Pellegrin, Hustache ou Jeannel ; Hyménoptères Mutillides, Ichneumonides, Vertébrés subfossiles, par des membres de l'Académie malgache : Lamberton, Olsoufieff, Seyrig et G. Heinrich ; Cicindélides par le meilleur spécialiste de l'époque, W. Horn).

Entre les deux guerres mondiales, une remarquable campagne ornithologique anglo-américano-française est menée à travers l'île. Rand en rendra compte dans deux travaux fondamentaux publiés en anglais. A la même époque se situent les missions de G. Petit et de R. Heim, et les recherches de R. Decary, administrateur des Colonies, polygraphe à l'insatiable curiosité. J. Vadon commence la prospection entomologique méthodique de la région de Maroantsetra et Seyrig poursuit celle de Bekily.

Les trois volumes de la Faune de l'Empire français, consacrés aux Coléoptères Carabiques par le Professeur R. Jeannel, de 1946 à 1949, marquent un tournant dans l'étude de la faune régionale.

C'est, en effet, en 1946, dans le cadre de l'Office de la Recherche Scientifique Coloniale (devenu, par la suite, ORSOM puis ORSTOM), que l'Institut Scientifique de Madagascar est créé, sous la direction du Professeur J. Millot, du Muséum de Paris. L'active prospection zoologique que mènent, sous son égide, les chercheurs de l'Institut et les visiteurs, français et étrangers, dont il suscite la venue ou qu'il accueille et dont il soutient l'effort, apporte une extraordinaire moisson de données nouvelles. Celles-ci seront publiées pour l'essentiel dans les Mémoires de l'Institut scientifique de Madagascar, séries A, B, E et F, et dans Le Naturaliste malgache, de 1947 à 1962.

Enfin, en 1956, les progrès accomplis entraînent la création de la « Faune de Madagascar », série de monographies des divers groupes zoologiques dont la

connaissance paraît assez avancée pour justifier la publication d'une synthèse. Quatre-vingt cinq volumes ont paru à ce jour et la collection poursuit son chemin.

A ces oeuvres d'ensemble, il faut ajouter des travaux dispersés : monographies dues à des chercheurs du Muséum de Paris (et publiées dans le Bulletin ou les Mémoires de celui-ci) ou à des chercheurs étrangers : Mollusques d'eau douce de Starmühlner, Scydménides de H. Franz, Hyménoptères Mutillides de Krombein, Sphécides de G. Arnold, etc...) et de nombreux articles à portée plus limitée dont certains publiés dans les Annales de l'Université et dans celles de l'Institut Pasteur de Tananarive.

Il est bien peu de pays tropicaux de dimension comparable qui aient provoqué un tel effort de recherche. Dans cette action, la part des chercheurs français, et singulièrement celle du personnel du Muséum de Paris, est très largement dominante, même si un juste tribut doit être rendu aux missionnaires anglais de la L.M.S. au siècle dernier et à de nombreux autres naturalistes étrangers, depuis. Les collections de matériaux malgaches du Muséum de Paris, étudiés ou en cours d'étude, constituent une base incontournable pour les recherches zoologiques sur Madagascar.

Il y a donc là une sorte « d'exception culturelle » qui pourrait expliquer l'intérêt renouvelé que la Société de Biogéographie porte à la faune malgache.

Une seconde raison semble beaucoup plus sérieuse : Comme le dit excellemment Commerson, qui ne séjourna pourtant que d'octobre à décembre 1770, dans le Sud-Est de Madagascar : « C'est à Madagascar que je puis assurer aux naturalistes qu'est la véritable terre promise pour eux. C'est là que la nature s'est retirée dans un sanctuaire particulier pour y travailler sur d'autres modèles que ceux auxquels elle s'est asservie ailleurs. Les formes les plus insolites et les plus merveilleuses s'y rencontrent à chaque pas » (Philibert de Commerson, lettre à Lalande, 18 avril 1771).

L'originalité de la faune malgache, que les zoologistes expriment en disant que 90 % des espèces et 70 % des genres malgaches sont endémiques, est rendue encore plus évidente par l'existence de formes paradoxales. Et Commerson, s'il n'a pas connu l'Aye-Aye, découvert peu après par Sonnerat et cher à A. Peyriéras et à J.J. Petter, a, du moins, observé pendant son séjour malgache, ces extraordinaires Dynastides discoïdaux, du genre *Hexodon*, qui ont du le faire rêver et dont un exemplaire du Muséum de Paris provient de ses récoltes personnelles.

Mais c'est sans doute, un autre impératif encore qui a provoqué notre réunion d'aujourd'hui. Je veux parler de la situation dramatique que connaît actuellement la faune malgache, objet de nos travaux.

Faune sylvatique, liée étroitement à l'existence d'un couvert végétal plus ou moins continu (pluvisilva, forêt sclérophylle ou décidufoliée, broussailles éricoïdes, bush xérophytique, selon les domaines et les régions) elle ne peut survivre à la disparition de ce couvert. Il y a près d'un siècle, aujourd'hui, que H. Perrier de la Bathie, relayé ensuite par H. Humbert, a signalé le danger que les feux de brousse et de forêt, pratiques traditionnelles, profondément ancrées, de l'agriculture et de l'élevage malgaches, faisaient courir à la végétation primitive.

Imaginée par ces deux pionniers, véritables fondateurs de l'étude moderne de la Nature malgache, la création des Réserves Naturelles Intégrales voulait assurer la préservation des principaux types de végétation, en disposant de surfaces assez étendues pour que leur protection soit efficace et qu'elles puissent résister aux pollutions d'origine humaine. Il s'agit là d'une création originale, née des efforts conjoints des naturalistes du

Muséum et des forestiers français, et qui est profondément différente de celle des Parcs Nationaux américains. Les dix premières Réserves furent établies par un décret du 31 décembre 1927 ; deux autres (l'Andohahelo et le Marojejy) vinrent s'y ajouter, en 1939 et en 1952, à la suite des dernières explorations du professeur H. Humbert. Le dispositif de protection a, par la suite, été complété, par le Président Ph. Tsiranana, grâce à la création de deux Parcs Nationaux, ainsi que de diverses réserves spéciales forestières, et d'une réserve privée. Une des Réserves a été déclassée depuis.

Aujourd'hui, ces Réserves apparaissent réellement comme les ultimes refuges de la végétation native. Mais elles sont, elles-mêmes en grand danger. Les besoins de la population, en rapide accroissement grâce, pour une bonne part, à l'important effort de Santé Publique des médecins militaires français et des chercheurs de l'Institut Pasteur de Tananarive (inventeur, entre autres, d'un vaccin anti-pesteux) exigent sans cesse de nouvelles terres, l'agriculture et l'élevage traditionnels demeurant en effet l'activité productrice essentielle. Il s'en suit un grignotage permanent des limites des réserves, et des menaces de déclassement. La réduction des surfaces boisées agit, en outre, indirectement, en modifiant le climat d'ensemble et en rendant plus incertaine la survie d'écosystèmes originaux très fragiles.

Un autre danger, plus insidieux, les menace aussi, même si les règles de protection formelle étaient strictement respectées : la pollution humaine. Devenues un élément du patrimoine touristique de l'île, des pistes les traversent et des visiteurs de plus en plus nombreux s'y rendent, scientifiques attirés par leur originalité ou simples touristes. Le piétinement des Zébus qui y cherchent pâture ajoute son poids à celui des hommes. On sait, par l'exemple dramatique des Parcs Nationaux américains que le piétinement suffit par lui-même à détruire de nombreuses espèces végétales. On sait aussi avec quelle facilité, des plantes anthropophiles et envahissantes ou des Insectes conquérants (l'exemple des Fourmis de Tahiti s'impose à l'esprit) suivent les pas des visiteurs et étouffent la végétation native.

Aussi pouvons-nous craindre que malgré les efforts du Service malgache de Protection de la Nature et les concours de J.J. Petter, d'Albignac, du WWF et des chercheurs de la Smithsonian Institution, au travail dans la forêt de l'Est, la faune que nous étudions sur les matériaux rassemblés par deux siècles d'efforts méthodiques, dans les grands Musées et dans certaines collections particulières, ne soit, en partie au moins, déjà une faune subfossile. Chaque récolte actuelle peut être l'ultime occasion de découvrir des formes à la veille de leur extinction.

La Nature malgache meurt et avec sa mort disparaît la dernière chance qu'auront les naturalistes d'analyser et de comprendre son origine et les mécanismes qui lui ont donné naissance.

Notre Colloque est donc, à la fois, une réponse à ce défi et un cri de détresse. L'une des faunes les plus originales du monde, une partie de notre patrimoine, une banque de gènes à peine mise en valeur et irremplaçable, une expérience naturelle qui peut nous aider à mieux gérer les ressources de la planète, tout cela se détruit devant nos yeux. La perte sera irréparable. Si nous ne pouvons imaginer reconstituer ce qui a déjà disparu, du moins faut-il essayer de ralentir la destruction qui se déroule aujourd'hui et tout mettre en oeuvre pour que la biodiversité encore existante soit complètement étudiée. Étudiée conformément aux exigences de la systématique traditionnelle, cladistique ou non, et non selon les méthodes minimalistes que l'ampleur de la tâche confrontant les naturalistes à l'aube du XXIème siècle, ont fait surgir. Pour précieuses que soient ces méthodes minimalistes lorsque l'on cherche à modéliser la nature, elles ne

nous permettent pas d'atteindre à une connaissance satisfaisante des formes réellement en cause et de leur diversité.

L'étude de la faune malgache devient alors une ardente obligation. C'est là le domaine des spécialistes.

Les généralistes que sont les biogéographes ont bien d'autres raisons de se passionner pour l'étude du peuplement de ce petit continent.

Dès le début des réflexions zoogéographiques, qui se fondaient alors essentiellement sur les Vertébrés, les zoologistes ont en effet été frappés par la composition surprenante de la faune malgache.

Cuénot, en 1921, donne forme à ces interrogations en écrivant : « Le peuplement de Madagascar et des îles voisines est la plus difficile énigme de la géographie zoologique ». Il annonçait, ainsi, en somme, les deux colloques de notre Société.

Pour Cuénot, l'énigme tenait à ce que, malgré sa position à proximité immédiate de la côte orientale de l'Afrique méridionale, Madagascar manquait de la plupart des éléments les plus caractéristiques de la faune de Vertébrés africains, mais, par contre, présentait un certain nombre de formes à affinités orientales nettes. Les dissemblances entre les faunes des Mascareignes et celle de Madagascar compliquaient encore plus les choses.

Naissait alors l'idée d'une Lémurie, vaste continent occupant l'Océan Indien actuel, disparu en ne laissant subsister que Madagascar comme ultime vestige.

Avec les progrès plus récents de notre connaissance des Invertébrés malgaches, le tableau s'est compliqué encore.

La percée des idées mobilistes de Wegener, leur exploitation par des entomologistes comme Jeannel ou Vandel, alors que les bases géophysiques en étaient encore incertaines, permit de construire un premier système explicatif. Mais sa cohérence tenait à ce que la datation des fractures de la masse gondwanienne était établie en fonction des données biogéographiques en l'absence de données géophysiques, encore inexistantes ou presque. La méthode était tout à fait critiquable.

De fait, ses conclusions furent vivement critiquées par J. Millot, qui voyait dans les données environnementales récentes ou actuelles les facteurs essentiels du peuplement animal. Le transport accidentel, par le vent et les courants marins serait, selon lui, la cause principale de la répartition des espèces animales. Il appuyait en outre sa thèse sur des observations directes et invoquait le principe d'économie.

D'autres auteurs, se fondant sur les découvertes les plus récentes, ont essayé, par la suite, de concilier ces deux théories extrêmes.

Mais ce travail fut longtemps rendu difficile par l'absence de données précises et généralement acceptées sur les dates de fracture de la Gondwanie.

Depuis quelques décennies ce dernier obstacle semble levé. Un consensus se fait jour, tout au moins sur l'ordre dans lequel les divers constituants de la Gondwanie initiale se sont séparés les uns des autres. Cette séquence, même si les dates absolues des diverses phases de la fracture sont âprement discutées, paraît très généralement acceptée. Basée sur des données géophysiques, entre autres sur le paléomagnétisme, elle est totalement indépendante des données biogéographiques. Elle propose l'ordre suivant :

- séparation de l'Afrique et du bloc austro-oriental ;

- le bloc Seychelles, Madagascar et Inde se sépare du bloc formé par l'Antarctique et l'Australie ;

- l'Inde et les Seychelles se séparent de Madagascar.

L'application de ce schéma, dans la mesure où nous admettrions que l'essentiel du peuplement malgache est de caractère ancien et est lié aux contacts établis entre les diverses plaques, voudrait que la faune malgache soit à dominante orientale, avec une proportion relativement importante d'éléments australiens et une faible part d'éléments éthiopiens.

Et c'est là que les difficultés commencent :

Certes, des éléments orientaux existent bien dans la faune malgache, et, au cours des dernières décennies, leur nombre s'est appréciablement accru. Ces éléments restent cependant nettement minoritaires. De même, des éléments australiens existent, mais sont très peu nombreux. L'essentiel de la faune montre d'indiscutables affinités éthiopiennes, même si l'absence de bien des groupes caractéristiques de l'Afrique inter-tropicale est solidement confirmée.

Dans ce domaine, les positions ont évolué au fil des recherches. Cuénot insistait sur le poids, qu'il jugeait paradoxalement élevé, des éléments orientaux de la faune malgache.

Trente ans plus tard, Millot et les chercheurs de l'IRSM soulignaient au contraire le caractère très largement dominant des éléments éthiopiens.

Au cours des dernières décennies, la découverte de nouveaux éléments orientaux est venue remettre en question cette opinion (ainsi parmi les Mélolonthides ou les Lépidoptères).

Il apparaît alors que pour parvenir à une connaissance satisfaisante des particularités de la faune malgache, la recherche biogéographique doit s'orienter selon deux directions complémentaires : d'une part, l'analyse, la plus précise possible, des données faunistiques. Pour ce faire, il faut reprendre l'étude de ceux des groupes zoologiques qui sont relativement bien connus et essayer de reconstruire objectivement, sans référence aux données de la géophysique, leur histoire biologique.

Il faut aussi poursuivre, avant qu'il ne soit trop tard, la prospection faunistique à travers l'île.

Compte tenu de l'urgence et de l'ampleur de la tâche comme des actions dispersées en cours, il serait indispensable, par souci d'efficacité, de bâtir un programme de plusieurs années, très largement international, organisant :

- la prospection faunistique, et en particulier celle des régions les plus mal connues (on pense ici à certains secteurs du Sud et du Sud-Ouest, mais il en est bien d'autres). Cette prospection s'étendant aux groupes jusqu'ici négligés et relevant de techniques de recherche particulières.

- la préparation et la publication des révisions de tous les groupes dont l'étude sur le terrain peut sembler suffisamment avancée.

Les efforts actuels, nombreux mais désordonnés et s'ignorant trop souvent les uns les autres, gagneraient grandement en efficacité s'ils étaient connus et coordonnés par une agence centrale qui pourrait s'appuyer sur l'Académie malgache.

L'approche proposée ici est en quelque sorte statique, tout à fait classique. Nous allons essayer de montrer, par quelques exemples, le profit que la biogéographie pourrait en tirer.

Mais on ne saurait limiter cette recherche à un simple inventaire faunistique, même assorti d'une analyse biogéographique statique. L'originalité de la faune malgache et son histoire particulière confèrent une importance exceptionnelle à l'analyse biodynamique de ses écosystèmes. Il est urgent d'en établir l'inventaire et d'en connaître les équilibres originaux, fragiles, certes, mais bien réels néanmoins, et de démontrer les mécanismes qui les commandent.

Au delà de son intérêt scientifique théorique cette seconde approche est seule à pouvoir nous permettre de proposer des mesures efficaces de Conservation ou de Protection de la Nature malgache. Elle ne devra jamais perdre de vue qu'elle n'a de portée réelle que dans la mesure où elle se fonde sur des entités spécifiques définies et non sur des entités abstraites conventionnelles. Une telle étude dynamique s'impose d'autant plus que la faune malgache, profondément dysharmonique, est aussi remarquable par ses lacunes que par ses richesses. Elle atteint donc à l'équilibre par des combinaisons différentes de celles qui jouent, en Afrique ou en Asie continentales dans la zone tropicale, et que des études comme celles de Lamotte et de son école commencent à débrouiller. C'est un champ pratiquement vierge.

Il paraît utile, maintenant, en restant dans le domaine de la zoogéographie descriptive, de reprendre, un instant, l'examen de quelques cas d'affinités orientales de la faune malgache afin de mettre clairement en évidence leur diversité et l'éclairage qu'elles peuvent apporter à l'histoire du peuplement malgache.

Nous analyserons quatre exemples différents empruntés aux révisions les plus récentes.

L'un des groupes malgaches présentant des affinités orientales évidentes est la famille des Coléoptères Aulonocnémides (révision CAMBEFORT, 1987) (on retrouverait des faits comparables chez les Caméléons). Les Aulonocnemides sont de petits Coléoptères vivant sous les écorces ou dans la litière et les couches supérieures du sol forestier ; ce sont typiquement des saproxylophages ; ils ont donc conservé -ou retrouvé- le régime alimentaire primitif de l'Ordre. La famille compte cinquante deux espèces réparties en quatre genres. Ces genres se distribuent comme suit :

d'une part, *Palnia* avec deux espèces de l'Inde méridionale , *Ankaratrotrox*, avec cinq espèces malgaches et une espèce des Seychelles ; *Manjarivolo* avec trois espèces malgaches.

Ces trois genres sont proches les uns des autres et les deux premiers plus particulièrement apparentés.

d'autre part, *Aulonocnemis* qui compte quarante deux espèces, à savoir : trente neuf espèces malgaches (dont une est représentée par une sous-espèce distincte aux Comores et une seconde représentée aussi par des sous-espèces distinctes aux Comores, à Aldabra et en Afrique inter-tropicale, de la Tanzanie au Cameroun) ; deux espèces endémiques des Comores ; une espèce endémique au Zimbabwe et au Natal.

Il semble bien que l'on soit ici en présence d'un groupe ancien, localisé à l'aire indo-malgache de la Gondwanie orientale, qui a secondairement peuplé les Comores et a pénétré en Afrique à une période récente ; rappelons que les Comores ont tout au plus quelques millions d'années d'âge.

Les Diptères Culicides nous offrent un second exemple de distribution qui peut, au premier abord, paraître assez comparable en apparence, mais qui relève d'une toute autre interprétation.

Ainsi les *Ficalbiini* (révision GRJEBINE, 1986) sont connus à Madagascar par deux genres : *Ficalbia*, le genre répandu en Asie et en Afrique compte deux espèces afro-malgaches et *Mimomyia*, dont trois sous-genres se retrouvent à Madagascar : *Mimomyia s.str.* avec quatre espèces afro-malgaches ; *Etorleptomyia* avec une espèce afro-malgache ; *Ingramia* avec seize espèces endémiques malgaches et trois espèces de la région indomalaise. Ce sous-genre n'est pas, semble-t'il représenté aux Mascareignes.

L'existence de nombreuses espèces afro-malgaches semble indiquer que l'extension du genre est de caractère récent ; Madagascar aurait fourni une plate-forme favorable à la spéciation de souches venant d'Asie, sans doute bien après la rupture de la Gondwanie orientale.

Ce type de répartition nous amène tout naturellement à une troisième catégorie dont un bon exemple nous est donné par les Chiroptères (révision PETERSON, 1995).

Parmi ceux-ci le genre *Pteropus* couvre l'Asie méridionale, l'Indonésie, la Papouasie et s'étend jusqu'aux Samoa dans le Pacifique ; il est représenté à Madagascar par une unique espèce ; il a peuplé, par des espèces plus ou moins distinctes, et encore imparfaitement définies, les Mascareignes, les Comores et a atteint deux îles proches de la côte africaine : Pemba et Mafia, sans s'établir, toutefois, en Afrique Continentale. Sur le continent africain, les Roussettes sont représentées par le genre *Eidolon* dont une unique espèce vit à Madagascar.

De même, le genre *Emballonura*, oriental, présente une unique espèce malgache et n'atteint pas l'Afrique. L'espèce malgache est considérée comme la plus primitive du genre. Dans la même famille, le genre *Taphozous* afro-indien est représenté à Madagascar par une espèce afro-malgache. Le genre *Mormopterus*, avec une espèce endémique de Madagascar et une autre des Mascareignes, est connu par cinq espèces d'Indonésie et de Mélanésie et trois espèces de la région néotropicale.

Ces répartitions, plutôt que de répondre à une distribution gondwanienne orientale primitive, paraissent traduire simplement l'extension active, vers l'Ouest, de formes orientales qui ont colonisé, de façon aléatoire, telles ou telles îles - dont les îles volcaniques récentes - rencontrées sur leur passage, en donnant naissance à des formes endémiques. Elles ont pu prendre pied jusque près des côtes africaines mais, peut-être du fait d'une concurrence vitale excessive, ne sont pas parvenues à s'établir sur le continent africain lui-même. Le caractère primitif de l'espèce malgache d'*Emballonura* peut être considéré comme un fait de survivance, dans un habitat isolé, soumis à une faible pression de sélection.

Oserons nous faire remarquer que le type de peuplement offert par les Chiroptères est étonnamment semblable au peuplement humain de la même région ! Mais ce dernier ne remonte qu'à l'époque historique.

Les mouvements de peuplement qui semblent avoir affecté les Chiroptères paraissent ainsi avoir été plus faciles d'Est en Ouest qu'en sens inverse. Les Chauve-Souris africaines qui ont pris pied à Madagascar ne semblent pas avoir pu pousser leur migration plus avant vers l'Est. Il y a là un problème intéressant, dont la solution éclairerait le peuplement de Madagascar par les formes orientales.

Les Coléoptères Ptinides (révision BELLÈS, 1993), notre quatrième et dernier exemple, nous présentent un cas plus embarrassant : la famille compte, à ce jour, seize espèces malgaches (ce qui est un chiffre faible pour la famille). De ces espèces trois sont cosmopolites ; deux sont endémiques mais relèvent d'un genre cosmopolite ; cinq se répartissent entre deux genres connus aussi des Seychelles et des Mascareignes ; six, enfin, appartiennent à un genre endémique. Ces trois derniers genres sont nettement apparentés au genre oriental *Maheoptinus* et sont très proches de deux autres genres endémiques, eux, des Mascareignes.

La faune des Ptinides des Mascareignes est relativement très riche : Ile Maurice, vingt-deux espèces, dont certaines avec des vicariants subspécifiques à La Réunion. Ile de La Réunion, douze espèces, dont certaines ne sont que des sous-espèces de formes mauritiennes. Ile Rodrigue, deux espèces.

La famille n'a pas encore été signalée de l'archipel des Comores.

Bellès interprète cette distribution comme celle d'un élément indo-malgache, qui se serait répandu aux Mascareignes, archipel géologiquement récent, à partir de Madagascar et plus tardivement.

Cette interprétation est possible, mais elle se heurte à l'opposition entre la grande pauvreté de la faune malgache : trois genres et (en excluant les espèces cosmopolites, sans intérêt ici) onze espèces, et la grande richesse de la faune des Mascareignes qui, sur un territoire beaucoup plus exigu et bien moins varié écologiquement, abrite quatre genres et trente-sept espèces !

On peut, évidemment imaginer que les Ptinides, venus s'établir aux Mascareignes, à partir de Madagascar, y ont connu une de ces spéciations explosives qui marquent parfois certains éléments peuplant les îles océaniques hautes récentes. Les îles Polynésiennes, comme les Hawaii ou Tahiti, nous en donnent de bons exemples avec des genres tels que *Mecyclothorax*, *Rhyncogonus*, *Miocalles*, *Lallemandia* ou *Simulium* dans d'autres familles d'Insectes. Aucune particularité écologique ne vient cependant soutenir cette hypothèse et il semble plus simple de penser que les Ptinides malgaches à affinités orientales ne sont parvenus que relativement tardivement à Madagascar, ce qui expliquerait leur faible diversification. Le peuplement se serait fait alors des Mascareignes, peuplées les premières, vers Madagascar. On est tenté d'invoquer un processus semblable pour expliquer la distribution des Curculionides du genre *Cratopus*.

Mais notre connaissance des Ptinides malgaches est sans doute encore bien imparfaite et il serait dangereux de vouloir en tirer argument.

Les exemples que nous venons de passer en revue nous montrent que, dans deux cas sur quatre au moins, les affinités orientales de la faune malgache tiennent à des introductions postérieures à la séparation des plaques indienne et malgache et n'expriment donc pas une origine gondwanienne orientale des formes en cause. Un seul exemple se rattache clairement à cette origine.

Bien entendu il faut laisser de côté ici de nombreuses formes malgaches à affinités orientales dont il est évident qu'elles sont des arrivantes tardives dans l'île, ayant souvent suivi la navigation humaine et le transport de plantes vivantes. Il nous faut aussi écarter de cette analyse les formes dont l'apparition se situe après les dates possibles de séparation des plaques indienne et malgache.

Cette constatation nous confronte à un paradoxe.

Pourquoi, alors que la liaison continentale entre Madagascar et l'Inde, est de toutes les liaisons intragondwaniennes celle qui s'est maintenue le plus longtemps, connaissons-nous, apparemment du moins, relativement plus d'éléments faunistiques malgaches, à affinités sub-africaines, ou australiennes, voire même sud-américaines, ou à affinités à la fois sud-africaines et australiennes, que de formes à affinités indiennes.

Sans chercher à établir un catalogue exhaustif de telles formes, il suffit de citer ici parmi les éléments malgaches à affinités sud-africaines et australiennes (absents de l'Inde): les Arachnides du genre *Archaea*; les Plécoptères de la sous-famille des *Protonemourinae* ; les Coléoptères *Hexodontinae* et *Menthophilini* ; parmi les formes malgaches à affinités sud-américaines et australiennes (même remarque) : les Crustacés *Parastacidae*, les Diptères Blépharocérides *Edwarsininae* et certains *Acroceridae*; parmi les formes malgaches à affinités australiennes ou néo-zélandaises : les Opilions de la sous-famille des *Triaeanobuninae* ; les Thysanoures du genre *Campodella* ; le genre *Paulianiana* des Homoptères Jassides ; les Coléoptères *Chaetosomatidae*.

Quelques formes malgaches ont des affinités sud-américaines, sud-africaines et australiennes, et non indiennes. Ainsi : le genre *Paramylactes* des Myriapodes ; le genre *Systelloderes* des Hémiptères Réduvides ; les Orthoptères *Henicinae*.

Quelques autres, des affinités sud-américaines et sud-africaines : les Coléoptères Hydraenides du genre *Silicicula* ; le genre *Incoltorrida* de la famille de Coléoptères *Torridincolidae*.

Certaines, enfin, ont des affinités sud-américaines : les Coléoptères Curculionides des genres *Anaballus* et *Piazocaulus*.

Tous ces éléments ont nettement le caractère de formes archaïques.

Pour spectaculaires qu'ils soient, ces exemples, il faut d'abord le souligner, ne représentent encore qu'une infime partie de la faune malgache.

Celle-ci nous parait formée, pour l'essentiel, d'éléments à affinités éthiopiennes, et pour une bien plus faible part, d'éléments à affinités orientales. Leur mise en place, échelonnée au long des temps géologiques, mais surtout après l'isolement définitif de la plaque malgache, et pour l'essentiel, sans doute, au Miocène et à des périodes plus récentes, a été suivie d'une spéciation extraordinairement active. Celle-ci a sans doute bénéficié à la fois de la très grande diversité des climats et des biotopes qu'offrait une île longue de plus de 1500 km, orientée Nord-Sud et parcourue par une chaîne de montagnes également orientée Nord-Sud, opposant ainsi, en les juxtaposant, des domaines au Vent (humides) et Sous le Vent (beaucoup moins favorisés par les pluies). Elle a bénéficié aussi de l'effet des multiples variations climatiques qui, au cours des temps, et en particulier au Quaternaire, ont affecté le pays. Elle a, enfin, bénéficié du profond déséquilibre originel de ces biotopes, offrant aux immigrants des places vides inhabituelles (on peut penser ici, entre autres, aux phytothelmes ou aux manchons d'épiphytes de la forêt de montagne) et leur permettant, ensuite d'évoluer dans un isolement profond et prolongé.

Reste alors, et nous en revenons à notre point de départ, l'énigme biogéographique malgache d'aujourd'hui, qui devient l'expression inversée du problème posé en son temps par Cuénot : pourquoi, au delà des lacunes évidentes de nos connaissances -alibi commode, mais d'un poids très réel- même si nous constatons que le fonds gondwanien malgache est relativement moins important qu'on ne l'a longtemps cru, ce fonds ancien,

qui devrait être essentiellement de type oriental, se rattache-t'il beaucoup plus à l'Afrique du Sud ou à l'Australie qu'à l'Inde ?

Se profile l'idée que, peut-être, au cours de sa migration vers le Nord jusqu'au contact de l'Eurasie, les variations de climat subies par la plaque indienne, ont entraîné une destruction importante de sa faune primitive. La faune indienne actuelle devrait alors beaucoup plus à des migrations ultérieures de la faune orientale, qu'à des composantes anciennes.

La réponse appartient aux paléontologistes d'une part, aux faunisticiens ensuite, aux écologistes étudiant de façon comparative les écosystèmes régionaux, enfin. C'est de leurs travaux que dépendra la solution finale de cette énigme.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BELLES, X., 1993. Faune de Madagascar. 77. Insectes Coléoptères Ptinides, 122p.

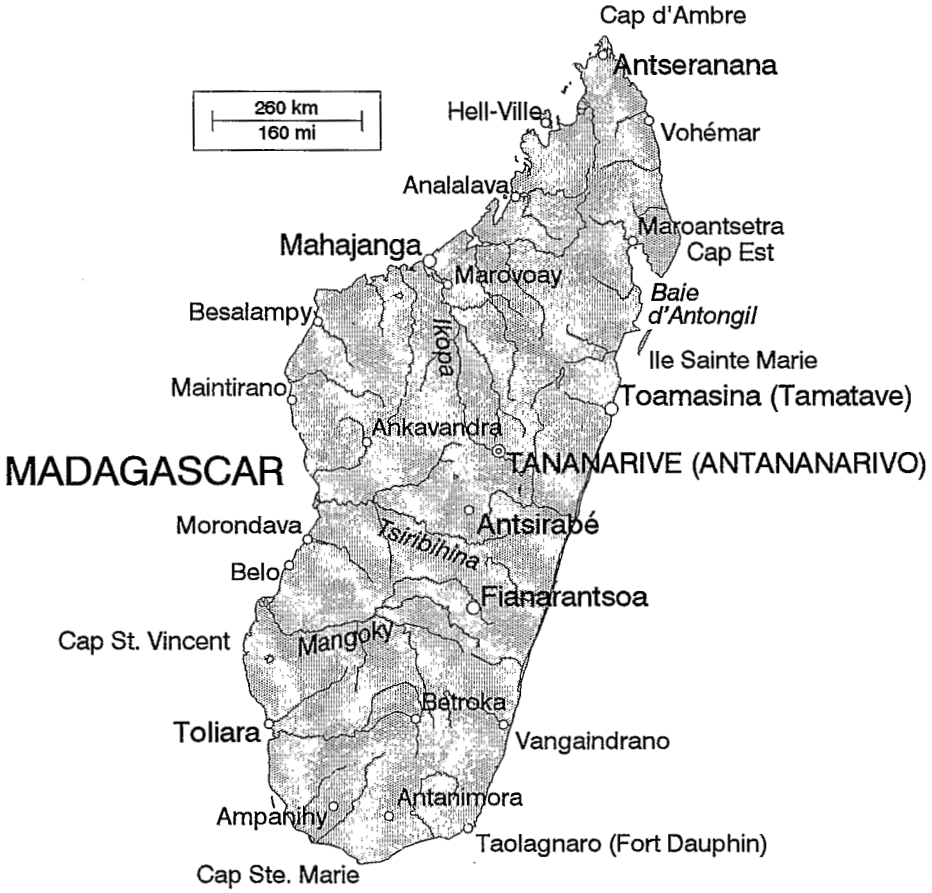
CAMBEFORT, Y., 1987. Faune de Madagascar. 69. Insectes Coléoptères Aulonocnemidae, 87p.

GRJEBINE, A., 1986. Faune de Madagascar. 68. Insectes Diptères Culicidae, Culicinae, Ficalbiini, 441p.

PAULIAN, R., 1961. La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. Faune de Madagascar, XIII: 485p.

PETERSON, R.E., J.L. EGER & L. MITCHELL, 1995. Faune de Madagascar. 84. Mammifères Chiropères, 204p.

VACHON, M., 1953. (Editeur). Contribution à l'étude du peuplement de Madagascar. Mém. Soc. Biogéogr., n. sér., I: 1-358.



Carte politique de Madagascar

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 231-244

ORIGINALITE BIOGEOGRAPHIQUE DE LA FAUNE DU SUD MALGACHE

Charles P. BLANC [1] & Renaud PAULIAN [2]

[1] *Laboratoire de Zoogéographie, Université Montpellier 3, B.P. 5043 - 34032 Montpellier Cedex 1,* FRANCE

[2] *4 rue Beaubadat - 33000 Bordeaux,* FRANCE

ABSTRACT.- An analysis of biogeographical relationships of various taxa (mainly Vertebrata, Arthropoda and Gasteropoda) representative of the Southern Malagasy fauna is difficult due to the dry local climactic environment, the originality of the vegetation and, for certain taxa, gaps in current inventories. Recognizing these limitations, one can note that the Southern Malagasy fauna includes: (1) taxa originating through geographical vicariance of groups that occur in all parts of the island; and (2) original taxa, absent or represented by only a few members outside the sub-arid area, which include some relict, isolated monospecific genera as well as some speciose genera typical of the Southern part of Madagscar that have sometimes been able to colonize other parts of the island. Most of these endemic taxa are ancient and of Gondwanan affinity.

KEY-WORDS.- Southern Madagascar, Biogeography, Vertebrates, Invertebrates, Biogeographical affinities

RESUME.- L'analyse des affinités biogéographiques de divers taxons, surtout de Vertébrés, d'Arthropodes et de Gastéropodes, représentatifs de la faune du Sud malgache, est malaisée à cause des particularités climatiques, de l'originalité du peuplement végétal et, pour certains groupes, des lacunes de nos inventaires. Avec ces réserves, la faune comprend: 1) des formes issues de la vicariance géographique de groupes peuplant l'ensemble de l'île; 2) des formes originales, absentes ou peu représentées hors de la zone sub-aride, qui regroupent des genres endémiques monospécifiques, reliques et isolés, et des genres endémiques à forte spéciation, qui ont parfois pu coloniser plus ou moins largement les autres régions de l'île, mais dont le caractère méridional est évident. Ces formes endémiques sont en général de type archaïque et d'affinités gondwaniennes.

MOTS-CLES.- Madagascar Sud, Biogéographie, Vertébrés, Invertébrés, Affinités biogéographiques

INTRODUCTION

La délimitation géographique du domaine du Sud malgache est généralement basée sur les données phytogéographiques. Bien qu'ayant fait l'objet de quelques controverses (HUMBERT, 1955 ; KOECHLIN *et al.*, 1974), concernant essentiellement sa limite Nord-Ouest, l'extension de ce domaine est assez bien illustrée par l'aire de répartition continue de la famille endémique des Didiéracées, à l'exclusion des stations isolées (THOMASSON & THOMASSON, 1991). En forme de croissant, ce domaine occupe géographiquement le Sud-Ouest de Madagascar mais il est qualifié de domaine du Sud aux plans

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Edition de l'ORSTOM, Paris

biogéographique et bioclimatique. D'où une dualité terminologique entre ces deux dénominations.

Les caractéristiques environnementales sont fortement influencées par un bioclimat semi-aride dans lequel la pluviométrie joue un rôle majeur (CORNET, 1972). La faiblesse des précipitations (environ 350 mm à 500 mm) est accusée par une très grande irrégularité inter-annuelle, et par une forte imprévisibilité intra-annuelle avec une saison sèche bien marquée, de longueur et de rigueur variables. Le déficit hydrique persistant pendant 11 à 12 mois est plus accusé sur la frange côtière du canal de Mozambique où le climat, à la limite du semi-aride et de l'aride, est qualifié de sub-aride. Il est accru, d'une part, par une insolation élevée (indice xérothermique > 170, caractéristique d'un climat semi-aride) et, d'autre part, des températures élevées en saison chaude (42,6°C à Tuléar). Par contre, l'hiver, la température peut s'abaisser jusqu'à près de 2°C.

Les sols sont variés : sableux, calcaires, gneissiques à inselbergs ou kopjes, volcaniques et latéritiques (BESAIRIE & ROBEQUAIN, 1957). Ils ne constituent donc pas un facteur limitant à la biodiversité mais ont souvent, au contraire, favorisé la diversification spécifique de plusieurs genres animaux et végétaux (g. *Oplurus* ; g. *Aloes*).

Les conditions environnementales actuelles du Sud malgache sont donc fortement marquées par l'aridité. L'amplitude et l'importance des variations climatiques passées ont été évaluées par BATTISTINI (1964) et MORAT (1973). On insiste actuellement sur une tendance à la dessiccation de cette partie de l'île. Mais il faut bien reconnaître que les évidentes adaptations xérophiles de nombreux taxons végétaux impliquent l'existence et surtout la quasi-permanence d'une aridité relative durant une très longue période.

Dans une première partie, nous rappellerons les caractéristiques majeures des taxons les mieux connus de la faune du Sud et nous préciserons ensuite les composantes biogéographiques du peuplement de cette région.

1. CARACTERISTIQUES DE LA FAUNE DU SUD MALGACHE

L'état actuel de nos connaissances sur la faune du Sud malgache met en évidence des lacunes qui rendraient illusoire toute analyse statistique au niveau régional. Ces lacunes tiennent tout d'abord à ce que le croissant Sud-Ouest malgache a été beaucoup moins bien prospecté que le reste de l'île. Sauf pour les Acridiens, dont l'importance économique a provoqué l'étude minutieuse, aucune station du Sud-Ouest n'a reçu l'attention qu'ont connu Périnet, Maroantsetra, la Montagne d'Ambre, Nosy Bé ou l'arrière-pays de Majunga, par exemple ; aucune station du Sud-Ouest n'a été l'objet d'une prospection menée sur l'année entière ou poursuivie pendant plusieurs années, avec des moyens modernes de collecte.

L'insuffisance des connaissances qui résulte de cette prospection limitée, est aggravée par un caractère particulier de la faune elle-même. On constate, en effet, que bon nombre des formes propres à la région et particulièrement originales, n'ont été obtenues qu'à l'occasion d'une unique récolte ou en de rares récoltes séparées par de longs intervalles de temps. Il semble bien que, parmi les Invertébrés de la région, beaucoup ont une vie imaginale très brève et que leur imaginose soit étroitement dépendante des précipitations à la fois rares et irrégulièrement distribuées dans le temps ; elles sont souvent aussi extrêmement localisées.

Une adaptation majeure chez beaucoup d'Invertébrés, les insectes en particulier, est la faculté d'entrer en diapause sous l'effet de la chaleur, du froid ou du sec et, dans ce dernier cas, pour des durées parfois considérables. C'est aussi le fait de diverses espèces de Gastéropodes terrestres pourvus d'une coquille épaisse, qui s'enfouissent profondément dans le sable ou sous des pierres, parfois pour plusieurs années, dans l'attente d'une forte pluie (FISCHER *et al.*, 1993, 1994).

Il en résulte qu'un grand nombre de formes, présentant sans doute le plus d'intérêt biogéographique, ont dû échapper aux recherches à ce jour.

Même pour beaucoup de Vertébrés, les inventaires ne peuvent être considérés comme achevés ; en tout état de cause, des incertitudes subsistent pour beaucoup de taxons sur leurs affinités phylogénétiques et sur leur distribution géographique précise.

Nous nous limiterons donc, à dégager les caractéristiques de quelques taxons dans des groupes zoologiques variés.

1.1. **Primates**

Sur un total de 29 espèces connues de l'île, seules sept sont présentes dans le domaine Sud : deux à large distribution dans l'île, appartenant au genre *Microcebus*, quatre communes au moins partiellement aux domaines occidental et méridional (*Cheirogaleus medius*, *Lemur catta*, *Lepilemur ruficaudatus*, *Propithecus verreauxi*) et une seule limitée au Sud : *Lepilemur leucopus*. Nous noterons que *P. verreauxi* est représenté dans le Sud par sa sous-espèce nominale.

En dépit de la faible superficie du domaine méridional, sa pauvreté relative en Primates est bien réelle. Elle n'est pas compensée par une originalité notoire : le genre endémique *Lepilemur* compte six espèces dont les aires de répartition forment un anneau presque ininterrompu tout autour de l'île. Parallèlement, il est à noter l'absence, dans le Sud malgache, de nombreux taxons de rang spécifique ou subspécifique : c'est le cas, dans le genre *Lemur*, de *L. fulvus* connu par six sous-espèces et qui est absent de la seule région méridionale (PETTER *et al.*, 1977 ; TATTERSALL, 1993).

Les Primates présentent quelques adaptations aux contraintes du milieu sub-aride : *Lepilemur leucopus* est la plus petite des sept espèces du genre ; *Cheirogaleus medius* hiberne en saison sèche, trouve refuge dans les arbres (milieu plus humide) et accumule des réserves de graisse dans sa queue.

1.2. **Oiseaux**

Le tableau I récapitule la liste des 13 espèces d'Oiseaux sur un total d'environ 170 espèces non pélagiques ni strictement inféodées aux milieux aquatiques, à distribution géographique limitée aux domaines de l'Ouest et/ou du Sud (MILON *et al.*, 1973 ; LANGRAND, 1990) : seules huit ne sont présentes que dans le Sud et cinq sont communes aux deux domaines. Ce dernier nombre ne doit pas masquer le fait que de nombreuses espèces orientales ou des Hautes-Terres étendent leur distribution dans l'Ouest et non dans le Sud.

L'originalité des Oiseaux du Sud malgache est considérable :

- les deux familles endémiques malgaches des Mésornithidés et des Brachyptéraciidés, y sont représentées chacune par un genre monospécifique, alors qu'elles comptent respectivement deux genres et trois espèces pour la première, trois genres et cinq espèces pour la seconde ;

- la sous-famille endémique des Couinés est représentée par quatre espèces -deux exclusives du Sud et deux communes avec l'Ouest- du g. *Coua* qui regroupe neuf espèces actuelles et une d'extinction récente.

- la famille des Vangidés endémique de Madagascar et des Comores, avec 12 genres et 14 espèces dont une seule est commune à la Grande île, à Mohéli et à la Grande Comore, est représentée dans le Sud par l'une des trois espèces du genre *Xenopinostris*.

- toutes les espèces à distribution limitée au domaine méridional sont endémiques.

1.3. **Reptiles**

Les aptitudes à la thermophilie, à l'héliophilie et à la xérophibie de beaucoup de Reptiles ont permis l'établissement d'une riche faune reptilienne dans le domaine du Sud, avec des diversifications spécifiques très contrastées selon les familles ou les genres. Les Gekkonidés, Iguanidés (Opluridés), les Gerrhosauridés, les Scincidés y sont richement diversifiés, même si certains n'y offrent pas leur biodiversité maximale. D'autres, comme les taxons différenciés et spécialisés en forêt tropicale humide, n'y sont pas représentés.

Par rapport à la richesse globale de la faune herpétologique malgache, le Sud ne possède qu'un nombre limité de taxons restreints à ce domaine (tableau II).

On ne note pas chez les Reptiles d'adaptations particulières aux conditions climatiques du Sud malgache, si ce n'est un ralentissement marqué de l'activité durant la saison sèche et fraîche et un comportement évitant le pic thermique en saison chaude.

1.4. **Amphibiens**

Sur les 150 espèces environ d'Amphibiens que compte Madagascar, seules sept espèces ont une distribution qui englobe le Sud malgache (BLOMMERS-SCHLÖSSER & BLANC, 1991 ; GLAW & VENCE, 1994) mais aucune n'y est limitée (tableau III).

Il est clair que les conditions xériques du Sud malgache sont défavorables aux Batraciens qui adaptent leurs stratégies de vie et de reproduction concernant leur tégument (structure et coloration), le régime alimentaire des têtards (consommation des frères morts), leur habitat, fouisseur ou dans les bases engaînantes, en saison sèche. Mais aucune espèce malgache n'a atteint le degré d'adaptation que l'on observe, par exemple, en Australie xérique.

Notons que sur les sept familles et sous-familles d'Amphibiens de la faune malgache, l'une des deux sous-familles endémiques, celle des Scaphiophryninés, est représentée dans le Sud par deux espèces du genre *Scaphiophryne*, sur les six connues actuellement.

2. COMPOSITION BIOGEOGRAPHIQUE DU PEUPLEMENT ANIMAL MERIDIONAL

Une analyse zoogéographique du peuplement animal dans le Sud malgache, est rendue complexe par suite de l'intrication des facteurs proprement biogéographiques et des facteurs écologiques dont le rôle dans un environnement contraignant est particulièrement accusé. Les contraintes majeures, liées à l'aridité et au froid de la saison sèche, rapprochent le Sud respectivement de l'Ouest et des Hautes-terres centrales et l'opposent au domaine oriental.

Nous avons vu quelques-unes des adaptations directes qui permettent à divers taxons de vivre dans le Sud. Pour beaucoup d'Invertébrés notamment, les particularités du peuplement sont liées à leur dépendance d'une flore dont la composition est elle-même influencée par les conditions climatiques.

A partir des exemples les mieux connus, on peut opposer, dans la faune des Vertébrés et des Invertébrés du domaine méridional malgache : (1) des taxons à très large distribution dans les domaines de l'Ouest, du Centre et même de l'Est ; (2) des taxons strictement localisés au croissant sub-aride et semi-aride, débordant parfois sur les régions voisines, mais dont l'appartenance au domaine du Sud est évidente.

2.1. Les premiers présentent des caractères soit écologiques de formes peu exigeantes, eurytopes ou inféodées à des milieux représentés partout, soit biologiques avec un cycle qui leur permet de se soustraire ou de minimiser les difficultés des périodes sèche et fraîche.

Ces espèces ont souvent le caractère de taxons conquérants et leur pénétration dans le Sud-Ouest peut être relativement récente. Pour des raisons climatiques, ils se rattachent davantage à des taxons de l'Ouest ou du Centre qu'à des taxons de la forêt orientale.

Le genre *Tomopterna* (Ranidés) à large distribution afro-indo-malgache, représenté à Madagascar par l'espèce endémique *T. labrosa*, pourrait être cité comme exemple car la distribution de l'espèce malgache s'étend sur une large partie des domaines Occidental et du Centre. *Ptychadena mascareniensis* (Ranidés) constitue un autre bon exemple de ces formes : elle occupe toutes les régions de l'île ainsi que les Mascareignes. De même, *Subulina octona* et *S. mamillata* (Subulinidés) sont largement répandues à Madagascar, en Afrique et même en Asie pour la première.

2.2. Espèces strictement ou majoritairement liées au sub-aride :

L'appartenance au Sud de ces éléments plus intéressants du point de vue biogéographique est indiscutable, même si certains débordent cette région. Par ordre croissant d'inféodation au domaine méridional nous distinguerons :

2.2.1. Des espèces récemment introduites, indigénisées dans le Sud-Ouest, étendant leur expansion géographique mais n'ayant pas encore dépassé les limites de cette région. Tel est le cas de l'*Onthophagus depressus* Harold (Scarabéidés), espèce d'Afrique du Sud-Est, introduite et acclimatée à l'île Maurice, découverte dans la région de Tuléar en 1953 et qui étend lentement son implantation dans le secteur.

2.2.2. Des espèces vicariantes d'espèces à plus ou moins vaste distribution dans l'île.

De très nombreux exemples s'observent aussi bien chez les Invertébrés que chez les Vertébrés. Ainsi, le Cétoniidé du genre *Pygora, P. andranovory* R. Paulian, localisé dans

le Sud-Ouest, est un vicariant de *P. ignita* Westwood, connu par des populations légèrement différentes les unes des autres, des domaines du Nord, du Centre, de l'Ouest et de l'Est. L'espèce du domaine sub-aride est seulement mieux individualisée que ces autres populations locales. Les Gastéropodes terrestres, *Georissa petiti* (Hydrocénidés), *Chondrocyclus antsirarakaensis* (Cyclophoridés) et *Rachis tulearensis* (Enidés) ainsi que beaucoup de genres de Vertébrés suffisamment diversifiés se rangent dans cette catégorie, qu'il s'agisse de Mammifères (g. *Lepilemur*) ; d'Oiseaux (g. *Xenopirostris*, g. *Newtonia*, g. *Pseudocossyphus*) ; de Reptiles (g. *Chamaeleo*, g. *Phelsuma*, g. *Lygodactylus*, g. *Geochelone*) ; ou d'Amphibiens (g. *Scaphiophryne*).

Si certaines espèces sont indiscutablement caractéristiques du Sud, l'origine du genre, lorsqu'elle est élucidée, se situe hors de cette région.

Quelques genres peuvent avoir différencié plusieurs espèces dans le domaine méridional, où elles sont localisées. Celles-ci constituent des peuplements indépendants et successifs intervenus dans des secteurs variés du domaine Sud , ou représentent un groupe original d'espèces vicariant d'autres groupes d'espèces peuplant les autres régions malgaches.

Il ne s'agit là que d'une extension du cas précédent, traduisant sans doute une plus grande ancienneté de l'implantation de ce groupe dans le domaine semi-aride. C'est le cas, par exemple, du groupe d'espèces du genre *Arachnodes* formé autour d'*A. ovalis* (Felsche) et chez les Oiseaux, du g. *Coua* (Cuculidés).

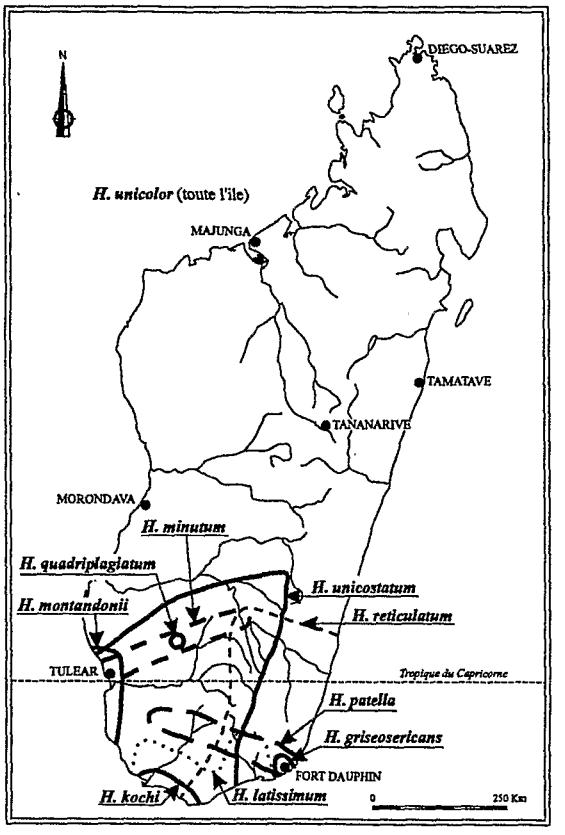


Fig. 1. Distribution des espèces du genre *Hexodon* (Dynastidés), d'après DECHAMBRE (1986).

2.2.3. Genres caractéristiques du Sud mais présents dans d'autres régions malgaches.

Ces genres ont dû s'indigéniser ou se différencier dans le Sud et certaines espèces ont pu gagner ou s'individualiser dans les autres régions bioclimatiques de Madagascar. Leur appartenance au domaine du Sud est attestée par le fait qu'ils y présentent la plus grande richesse spécifique.

Chez les Invertébrés, un bon exemple nous est donné par le genre de Dynastides *Hexodon*. Ce genre appartient à une petite sous-famille connue d'Afrique du Sud, de Madagascar et de Nouvelle-Calédonie, qui montre des caractères morphologiques très originaux. Endémique de Madagascar -et fondé sur une espèce récoltée par Commerson en 1770-, le genre compte dix espèces (Fig. 1). De celles-ci, quatre sont propres au Sud ; quatre, bien connues du Sud, se retrouvent dans des stations limitrophes dans l'Ouest, le Centre ou l'Est ; deux enfin ne sont pas connues du Sud, et l'une d'elles, *H. unicolor*, a une large distribution dans le Centre, l'Est et l'Ouest, en donnant naissance à des populations locales bien individualisées.

De même, dans le genre *Leucotaenius* (Achatinidés), sur les six espèces connues avec certitude de Madagascar (Fig. 2) , cinq ne sont localisées que dans le Sud, une seule, *L. favannii*, étend sa distribution dans la partie méridionale des domaines oriental et occidental.

Chez les Vertébrés, dans le genre *Oplurus*, une seule espèce *O. fierinensis*, est limitée au domaine Sud, trois espèces ont une distribution qui s'étend plus ou moins largement hors de ce domaine et, enfin, deux espèces lui sont extérieures. L'extension de l'aire de distribution des deux genres *Oplurus* et *Chalarodon* dans tout le Sud malgache corrobore l'appartenance à ce domaine de la famille des Iguanidés (Fig. 3).

Il en est de même pour la famille des Gerrhosauridés qui compte deux genres, *Tracheloptychus* avec deux espèces limitées au Sud et *Zonosaurus* dont deux espèces y sont limitées (Fig. 4) et onze autres ont une distribution plus ou moins étendue dans tout le reste de l'île.

2.2.4. Formes originales sans équivalent dans les autres domaines.

Ce groupe constitue l'élément le plus intéressant même s'il ne revêt qu'une faible importance numérique relative.

* Parmi ces formes, les unes se situent au niveau spécifique : il s'agit alors de représentants, uniques à Madagascar, de genres connus dans d'autres régions du globe, et en particulier en Afrique du Sud et de l'Est. Deux exemples l'illustreront : *Scarabaeus radama* Fairmaire et *Glaresis franzi* R. Paulian. Le premier est commun dans tout le domaine sub-aride malgache, mais ne déborde pas de ce domaine, et se rattache à un riche genre éthiopien, oriental et paléarctique ; le second n'est connu à ce jour que d'une localité de l'extrême Sud, mais le genre a une répartition analogue à celle du précédent.

* L'espèce propre au domaine sub-aride peut appartenir à un genre, lui-même endémique de cette région et, à ce jour, monospécifique, mais être apparenté à des genres sud-africains ou afro-indiens. Deux exemples d'Invertébrés suffiront : *Neomnematium sevoistra* (Alluaud) et *Chopardempusa neglecta* R. Paulian. Le premier de ces genres est proche de genres sud-africains (*Pachysoma* et *Mnematium*) à répartition érémitique. Le second est très isolé dans la sous-famille (Empusinés).

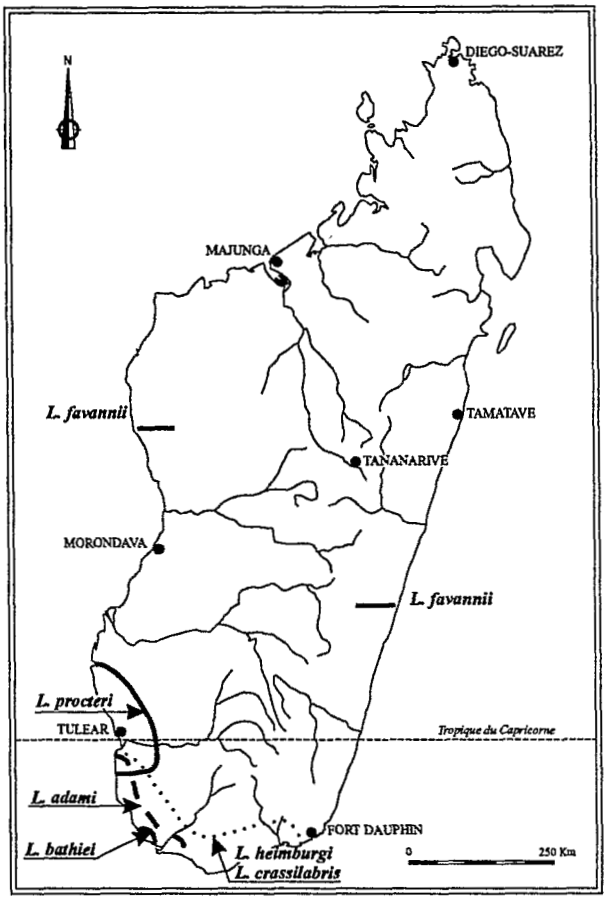


Fig. 2. Distribution des espèces du genre *Leucotaenius* (Achatinidés), d'après FISHER *et al.* (1994).

* Il peut enfin s'agir du représentant d'une famille endémique monospécifique. Tel est le cas des Belohinidés pour l'espèce *Belohina inexpectata* R. Paulian. Même si cette famille peut être considérée comme proche des Geotrupidés, elle n'a rien de commun avec les sous-familles de Geotrupidae connues d'Afrique du Sud ou de l'Inde et constitue un élément totalement isolé dans la faune coléoptérologique.

On peut essayer de dater la mise en place de ces divers éléments. En dépit, de nombreuses controverses, il paraît maintenant probable que la séparation entre Madagascar et l'Afrique ait été initiée au Jurassique moyen (RABINOWITZ *et al.*, 1983) mais que des connexions aient existé encore au Crétacé supérieur (Sénonien) selon TAQUET (1982). Tout contact aurait définitivement cessé à partir du Miocène inférieur (FORSTER, 1975).

Les *Hexodon* et les Belohinidés appartiennent à un fonds de faune très ancien dont la mise en place se situe, sans doute, avant la première fracture du bloc gondwanien, lorsque l'Afrique et Madagascar étaient encore unis.

La mise en place de *Neomnematium* et de *Chopardempusa* est sans doute plus tardive, datant de bien après la séparation de l'Afrique et de Madagascar. Les deux formes étant aptères, leur présence suggère qu'à une époque relativement reculée, la traversée du Canal de Mozambique devait être relativement facile. Ce passage a dû se faire à une époque xérothermique et lorsque Madagascar possédait déjà une faune de Vertébrés terrestres de grande taille, à moins de penser que les *Neomnematium*, malgré leur adaptation morphologique très poussée à la fabrication et au roulage de pilules stercorales, pouvaient, comme les *Pachysoma* du Namib actuel utiliser, pour la nourriture de leurs larves et pour leur propre alimentation des éléments d'origine végétale et se passer d'excréments volumineux.

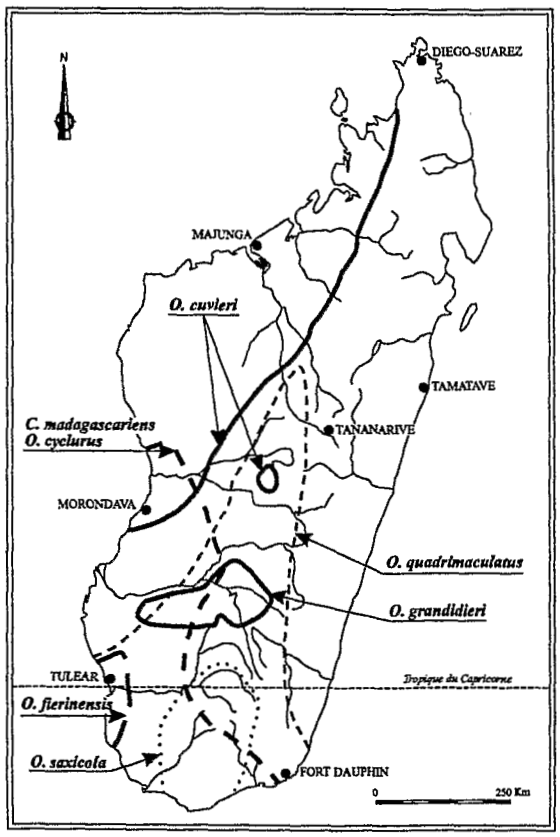


Fig. 3. Répartition des espèces du genre *Oplurus* (Iguanidés).

Enfin, la présence de *Scarabaeus* et de *Glaresis* implique une nouvelle possibilité de passage relativement facile entre l'Afrique et Madagascar, à une époque plus récente, mais aussi xérotherme car on ne pourrait pas, sans cela, expliquer la localisation du *Scarabaeus* dans le seul domaine du Sud, alors qu'un autre Scarabée, appartenant à un genre voisin mais distinct, se trouve dans l'Ouest malgache.

La datation de l'arrivée des Vertébrés dans le Sud malgache reste largement hypothétique. LANG (1991) évoque l'implantation des Gerrhosauridés lors de la connexion du Crétacé supérieur. Les Iguanidés auraient pu s'implanter à la même époque, vers -70 MA, lorsqu'existaient encore des contacts entre Madagascar, l'Antarctide, l'Australie et l'Afrique (PAULIAN, 1975 ; RAVEN, 1979). Par contre, il est

clair que les Lygodactyles, pour des raisons d'anatomie nerveuse, sont beaucoup plus récents mais leur arboricolie constituant une adaptation à un transport par radeau flottant rend leur arrivée en provenance d'Afrique indépendante de toute connexion.

Chez les Amphibiens Microhylidés, l'archaïsme des Scaphiophryninés rend plausible leur présence à Madagascar dans les stades initiaux de l'ouverture du canal de Mozambique, sans doute au début du Crétacé, avant l'arrivée des Bufonidés sur les côtes orientales du continent africain (BLOMMERS-SCHLÖSSER & BLANC, 1993). De même, dans le genre *Tomopterna* (Ranidés), les espèces asiatiques et malgache sont nettement plus primitives que les formes africaines (CLARKE, 1981) et sa mise en place pourrait aussi être ancienne.

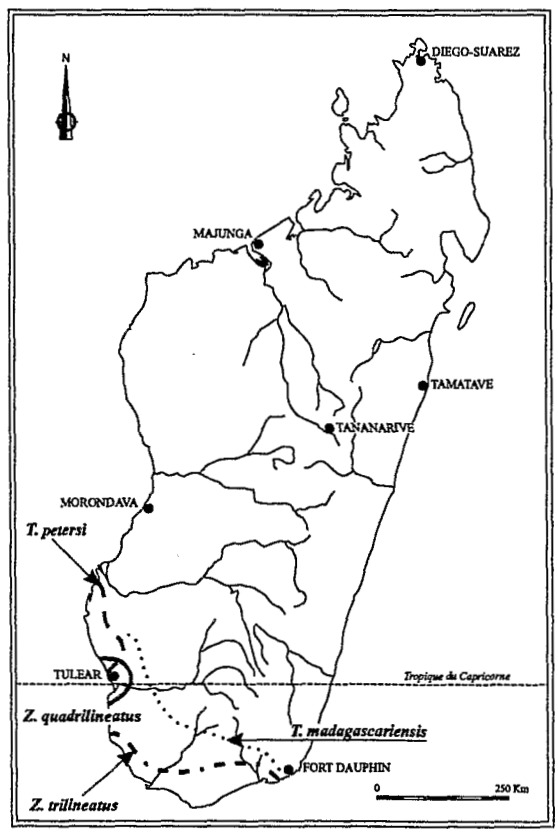


Fig. 4. Répartition des deux espèces du genre *Tracheloptychus* et de deux espèces méridionales du genre *Zonosaurus* (Gerrhosauridés).

CONCLUSIONS

Il ressort de notre analyse que l'originalité de la faune dans le croissant Sud-Ouest de Madagascar est à la fois d'ordre écologique et biogéographique.

Les contraintes climatiques impliquent des aptitudes morphologiques, physiologiques et/ou éthologiques qui rendent compte partiellement de l'inégale faiblesse de la diversité spécifique selon les taxons, que nous avons constatée. Une autre

conséquence écologique concommitante est induite par la réduction de la biodiversité le long des chaînes trophiques. Ainsi, des groupes entiers sont exclus par suite de la composition floristique dans le Sud malgache. Il en résulte que les insuffisances de nos connaissances actuelles ne concernent pas que les inventaires faunistiques. Mais il est regrettable qu'aucun écosystème n'ait fait l'objet d'une étude approfondie de ses composantes et de leurs interrelations.

Enfin, la pauvreté spécifique est aussi d'ordre biogéographique. Une originalité du domaine méridional est de présenter, de façon exacerbée, avec des modalités particulières parfois, les caractéristiques zoogéographiques fondamentales de Madagascar (PAULIAN, 1961).

Nous avons vu que les taxons anciens ou endémiques de rang élevé, familial ou subfamilial, y sont nombreux eu égard à la faible superficie relative de ce domaine. Le Sud a joué pour certains d'entre eux le rôle d'une région originale qui a favorisé la différenciation spécifique ou subspécifique. Nous en avons vu de nombreux exemples dans les groupes les plus variés. Mais en dépit de la diversité de ses sols et de ses groupements végétaux, le nombre d'espèces par genre reste faible. Le Sud n'a pas produit les radiations adaptatives foisonnantes que l'on observe dans les forêts denses humides de l'Est. Il ne renferme, par exemple, qu'une seule espèce des genres *Mantidactylus* et *Boophis* qui en comptent respectivement 50 et 35 dans l'île, toutes endémiques.

Toutefois, les espèces méridionales sont souvent nettement individualisées par rapport à celles qui se sont différenciées dans les autres régions de l'île. L'analyse biogéographique de diverses familles qui se sont diversifiées à partir du Sud corrobore l'originalité de ce domaine (BLANC, 1977, 1983 ; LANG, 1990 ; DECHAMBRE, 1986).

Les affinités des taxons à distribution limitée au Sud malgache s'établissent avec l'Afrique de l'Est ou du Sud. Les affinités orientales ne s'observent que dans le domaine Est de Madagascar.

Enfin, pour conclure, nous formons le voeu que dans le Sud-Ouest malgache des études de terrain puissent s'orienter vers l'analyse exhaustive de la biodynamique de quelques écosystèmes dans des sites encore bien conservés.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BATTISTINI, R., 1964. L'extrême-sud de Madagascar. Etude géomorphologique. (Thèse d'Etat). Etudes Malgaches, Laboratoire de Géographie. Cujas, Paris, 10 et 11, 636 p.

BESAIRIE, H. & C. ROBEQUAIN, 1957. Carte géomorphologique de Madagascar. Service Géologique de Madagascar, Tananarive.

BLANC, Ch.P., 1977. Les Iguanidés. CNRS-ORSTOM, Paris. Faune de Madagascar, 45, 199 p.

BLANC, Ch.P., 1983. Studies on the Iguanidae of Madagascar. VIII. - Stages and factors involved in their evolution. ASRA Journal, 2(2) : 30-39.

BLOMMERS-SCHLOSSER, R.M.A. & Ch.P. BLANC, 1991. Amphibiens (première partie). CNRS-ORSTOM, Paris. Faune de Madagascar, 75(1) : 1-379.

BLOMMERS-SCHLOSSER, R.M.A. & BLANC Ch.P., 1993.- Amphibiens (deuxième partie). CNRS-ORSTOM, Paris. Faune de Madagascar, 75(2) : 381-530.

CLARKE, B.T., 1981. Comparative osteology and evolutionary relationships in the African Raninae (Anura, Ranidae). Mon. Zool. ital., 15(14) : 285-331.

CORNET, A., 1972. Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar. ORSTOM, Tananarive, 38 p.

DECHAMBRE, R.P., 1986. Insectes Coléoptères Dynastidae. Mus. natln. Hist. nat., Paris. Faune de Madagascar, 65, 215 p.

FISCHER-PIETTE, E., Ch.P. BLANC, F. BLANC & F. SALVAT, 1993. Gastéropodes terrestres Prosobranches. Faune de Madagascar, 80, 281 p.

FISCHER-PIETTE, E., Ch.P. BLANC, F. BLANC & F. SALVAT, 1994. Gastéropodes terrestres Pulmonés (excl. Veronicellidae et g. *Esolimax*). Faune de Madagascar, 83, 551 p.

FORSTER, R., 1975. The geological history of the sedimentary basin of Southern Mozambique, and some aspects of the origin of the Mozambique Channel. Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology, 17 : 267-287.

GLAW, F. & M. VENCE, 1994. A field guide to the Amphibians and Reptiles of Madagascar. 2d edition. Vences et Glaw Verlags GbR, Kölhn, 480 p.

HUMBERT, H., 1955. Les territoires phytogéographiques de Madagascar. *In* Colloques internationaux du CNRS, 59 : Les divisions écologiques du monde. Moyen d'expression, nomenclature, cartographie. Paris (1954). Année Biologique, 3e sér., 31(5-6) : 439-448.

KOECHLIN, J., J.L. GUILLAUMET & P. MORAT, 1974. Flore et végétation de Madagascar. J. Cramer, Vaduz, 687 p.

LANG, M., 1990. Phylogenetic analysis of the genus group *Tracheloptychus-Zonosaurus* (Reptilia: Gerrhosauridae), with the hypothesis of biogeographical unit relationships in Madagascar. *In*: G. Petter & R. Hutterer (eds.), Vertebrates in the tropics. pp. 261-274. Museum Alexander Koenig, Bonn.

LANG, M., 1991. Generic relationships within Cordyliformes (Reptilia : Squamata). Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belgique, 61 : 121-128.

LANGRAND, O., 1990. Guide to the birds of Madagascar. Yale University Press, New Haven & London, 364 p.

MILON, P., J.J. PETER & G. RANDRIANASOLO, 1973. Oiseaux. ORSTOM-CNRS, Tananarive-Paris. Faune de Madagascar, 35, 263 p.

MORAT, P., 1973. Les savanes du Sud-Ouest de Madagascar (Thèse d'Etat). Mémoire ORSTOM, 68, 235 p.

PAULIAN, R., 1961. La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. IRSM, Tananarive. Faune de Madagascar, 13, 485 p.

PAULIAN, R., 1975. La position de Madagascar dans le double problème du peuplement animal et des translations continentales. *In* : Biogéographie et liaisons intercontinentales au cours du Mésozoïque. Mém. Mus. natl. Hist. nat., Sér., A (Zoologie), 88 : 55-71.

PETTER, J.J., C. ALBIGNAC & Y. RUMPLER, 1977. Mammifères Lémuriens. CNRS-ORSTOM, Paris. Faune de Madagascar, 44, 513 p.

RABINOWITZ, P.D., M.F. COFFIN & D. FALVEY, 1983. The separation of Madagascar and Africa. Science, 220 : 67-69.

RAVEN, P.R., 1979. Plate tectonics and southern hemisphere biogeography. *In* : K. Larsen & L.B. Holm-Nielsen (ed.), Tropical botany. pp. : 3-24. Academic Press, London.

TAQUET, P., 1982. Une connection continentale entre Afrique et Madagascar au Crétacé supérieur : données géologiques et paléontologiques. Géobios, 6 : 385-391.

TATTERSALL, I., 1993. Speciation and morphological differentiation in the genus *Lemur*. *In* : W.H. Kimbel & L.B. Martin (eds.), Species, species concepts, and Primate evolution. pp. 163-176. Harper Press, New York.

THOMASSON, M. & G. THOMASSON, 1991. Essai sur la flore du Sud-Ouest malgache : originalité, affinités et origines. Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér. (B), Adansonia (1-2) : 71-89.

Tableau I : Oiseaux terrestres à distribution restreinte au Sud et à l'Ouest.

			Sud	Ouest
Gruiformes	**Mésornithidés**	*Monias benschi*	+	
Charadriiformes	**Charadriidés**	*Charadrius thoracicus*	+	+
Columbiformes	**Columbidés**	*Pterocles personatus*	+	+
Cuculiformes	**Cuculidés**	*Coua gigas*	+	+
		Coua cursor	+	
		Coua ruficeps	+	+
		Coua verreauxi	+	
Coraciiformes	**Brachyptéraciidés**	*Uratelornis chimaera*	+	
Passériformes	**Turdidés**	*Pseudocossyphus imerinus*	+	
	Sylvidés	*Thamnornis chloropetoides*	+	
		Newtonia archboldi	+	
	Vangidés	*Xenopirostris xenopirostris*	+	
	Ploceidés	*Ploceus sakalava*	+	+

Tableau II : Principaux Reptiles à distribution restreinte au Sud malgache.

CHELONIENS
Geochelone radiata
Pyxis a. arachnoïdes et *P. a. oblonga*

SQUAMATES
Lacertiliens
Caméléontidés
Furcifer antimena
F. tuzetae
F. belalandaensis
Iguanidés
Oplurus fierinensis
Gekkonidés
Paragehyra petiti
Lygodactylus decaryi
Phelsuma breviceps
P. modesta
Gerrhosauridés
Tracheloptychus petersi
Zonosaurus quadrilineatus
Z. trilineatus
Scincidés
Voeltzkowia petiti
V. lineata
V. fierinensis
Ophidiens
Colubridés
Madagascarophis ocellatus
Lioheterodon geayi
Heteroliodon occipitalis
Liophidium trilineatum
L. apperti
L. chabaudi
Liopholidophis grandidieri
Langaha pseudoalluaudi

Tableau III : Amphibiens présents dans le Sud malgache.

Microhylidés
- Scaphiophryninés
Scaphiophryne calcarata : Sud + tout l'Ouest.
S. brevis Sud + la partie méridionale de l'Ouest et des Hautes-Terres.

- Dyscophinés
Dyscophus insularis : Sud + tout l'Ouest + Marojezy.

Ranidés
Tomopterna labrosa : Sud + tout l'Ouest + Hautes-Terres.
Ptychadena mascareniensis: toute l'île.

Mantellidés
Mantidactylus granulatus : Sud + tout l'Ouest + Sambirano.

Rhacophoridés
Boophis tephraeomystax : toutes les régions côtières.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 245-258

THE USE OF PHYLOGENY FOR RECONSTRUCTING LEMURIFORM BIOGEOGRAPHY

Anne D. YODER

Dept. of Cell and Molecular Biology Northwestern University Medical School 303 E. Chicago Ave. Chicago, IL 60611-3008, U.S.A. *email: ayoder@worms.cmsbio.nwu.edu*

ABSTRACT.- The Malagasy primates (Infraorder Lemuriformes) are a highly diverse taxonomic assemblage whose phylogenetic affinities have been the subject of extended debate. There have been numerous proposals to suggest that the lemuriforms are not monophyletic and that there have been multiple migrations of primates between Madagascar and other land masses during primate evolutionary history. The phylogenetic analysis of a comprehensive morphological data set and DNA sequences from the complete mitochondrial cytochrome *b* gene suggests otherwise, however. These data, whether analyzed separately or together, give support to the hypothesis that the Malagasy primates, including the family Cheirogaleidae and the genus *Daubentonia*, are monophyletic. A distance analysis of the cytochrome *b* data further suggests that lemurs arrived on Madagascar and began to diversify by the early Eocene. Current species distributions and phylogenetic branching patterns indicate that the lemuriform stem lineage originated on Africa and probably traveled to Madagascar via rafting.

KEY-WORDS.- Primates, Strepsirrhini, Phylogeny, Evolutionary rates, Biogeography

RESUME.- Les Primates malgaches (Lémuriformes) représentent un assemblage taxonomique extrêmement diverse dont les affinités phylogénétiques ont été le sujet de larges débats. L'idée qu'*ils* ne représentait pas une lignée monophylétique et qu'il y a eu de nombreuses migrations de Primates entre Madagascar et d'autres continents pendant l'histoire de leur évolution a souvent été avancée. L'analyse phylogénétique des données morphologiques détaillées et des séquences de ADN provenant du gène mitochondrial *b* contredit cependant ces hypothèses. Qu'elles soient analysées séparement ou ensemble, ces données soutiennent l'idée que les Primates malgaches y compris la famille des Cheirogaleidae et le genre *Daubentonia*, sont monophylètiques. L'analyse des données du cytochrome *b* suggère davantage que les Lémuriens sont arrivés à Madagascar et ont commencé à se diversifier au début de l'Eocène. Les distributions actuelles des espèces et les modèles phylogénétiques indiquent que la souche des Lémuriens a son origine en Afrique et a probablement atteint Madagascar par radeaux.

MOTS-CLES.- Primates, Strepsirrhini, Phylogénie, Taux évolutifs, Biogéographie

INTRODUCTION

In the absence of a fossil record, phylogenetic analysis offers one of the few tools for reconstructing paleobiogeographic events for a given group of organisms. Phylogenies can be mapped onto current species distributions with the expectation that the geographic placement of the ancestral node will in fact correspond to the actual location of taxonomic origins. This information can in turn indicate the probable direction of ancestral migrations, and if considered in the light of paleocontinental

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

configurations, may also indicate routes and modes of migration. Finally, molecular phylogenetic data can sometimes be employed to estimate the timing of a hypothesized migration. If the gene or genetic region that was employed for phylogeny reconstruction is shown to have evolved under a molecular clock model, those data can be analyzed with distance methods to establish relative times of divergence within the clade, and if calibrated with a reliable fossil divergence date, further employed to hypothesize actual dates of divergence.

The Malagasy lemurs, for whom there is no fossil record, are perfect candidates for such an analysis. They comprise a total of about 32 species further classified into 14 genera and 5 families, all unique to Madagascar. These primates display an extraordinary array of morphologies, behaviors and lifestyles, thus making them a fascinating group for study in a variety of scientific fields. Most especially, they have offered a significant challenge for phylogenetic systematists. In the 1970's, a series of papers was published that questioned the phylogenetic unity of the Malagasy primate lineage (CARTMILL, 1975; CHARLES-DOMINIQUE & MARTIN, 1970; SCHWARTZ *et al.*, 1978; SZALAY & KATZ, 1973; TATTERSALL & SCHWARTZ, 1974). These papers were primarily concerned with the position of the mouse and dwarf lemur group (family Cheirogaleidae) and its relationship to the Afro-Asian galagos and lorises (infraorder Lorisiformes). Because cheirogaleids and lorisiforms share certain characteristics of carotid circulation and related cranial morphology that are unique within living and known fossil primates, a few authorities concluded that these two groups form a clade that excludes the remaining Malagasy primates (hereafter referred to as the « lorisiform hypothesis »). There is little doubt that the lorisiforms are the closest relatives of the Malagasy lemuriforms, and that the two groups together form the suborder Strepsirrhini (*i.e.*, the tooth-combed primates), but the idea that lorisiforms and cheirogaleids share a relationship that excludes other lemurs was a radical departure from traditional thinking. The phylogenetic position of the aye-aye (*Daubentonia madagascariensis*) has also been considered problematic. Its bizarre morphology and unusual ecological specializations have made phylogenetic placement within the Strepsirrhini very difficult and consequently there are several mutually-exclusive, morphology-based hypotheses that have been proposed in the literature. Various authors have considered the aye-aye to be either a specialized indriid (SCHWARTZ & TATTERSALL, 1985; TATTERSALL & SCHWARTZ, 1974), the monotypic sister group to all remaining strepsirrhines (GROVES, 1989), or as an essentially indeterminate taxon with respect to other primates (OXNARD, 1981). Conversely, molecular phylogenetic hypotheses have been nearly unanimous in finding that the Malagasy primates are monophyletic (BONNER *et al.*, 1980; DENE *et al.*, 1976a; DENE *et al.*, 1976b; KOOP *et al.*, 1989; PORTER *et al.*, 1995).

The phylogenetic confusion has therefore made it difficult to arrive at a realistic biogeographic model to explain the presence of primates on Madagascar. If the Malagasy lemurs are indeed paraphyletic (as entailed by the lorisiform hypothesis) or diphyletic (as entailed by two of the aye-aye hypotheses) then multiple migrations between Madagascar and one of the continental land masses must be assumed. In the case of the lorisiform hypothesis, these migrations might have occurred in opposite directions (CARTMILL, 1975; SZALAY & KATZ, 1973). If, however, the Malagasy primates are monophyletic, only one migration and colonization need be invoked (CHARLES-DOMINIQUE & MARTIN, 1970).

In an effort to resolve these phylogenetic and biogeographic issues, I have spent the past several years analyzing both the morphology and select regions of the genome for a large sample of strepsirrhine taxa (YODER, 1992; YODER, 1994; YODER *et al.*,

submitted-a; YODER *et al.*, submitted-b). These studies have yielded a robust phylogenetic hypothesis that, in addition to its agreement with other molecular phylogenetic studies, provides a parsimonious model of lemur origins. There appears to be a remarkable concordance of molecular, morphological, and biogeographic evidence, all bearing on the question of Malagasy lemur origins.

MATERIALS AND METHODS

Morphological characters for phylogenetic analysis were based on the examination of the dentition and the cranial and postcranial anatomy of lemuriforms and lorisiforms; these characters were combined with other putatively informative morphological characters gleaned from the literature, including those which have been identified as supporting a cheirogaleid-lorisiform clade (YODER, 1994). This character set was also combined with non-overlapping morphological and behavioral characters from another comprehensive study of strepsirrhine phylogeny (EAGLEN, 1980). The resulting data set of 125 characters was analyzed both separately and in combination with DNA sequence data from the complete mitochondrial cytochrome *b* gene (YODER *et al.*, submitted-a). The DNA sequence characters were thoroughly analyzed for the effects of saturation in an effort to identify those characters that are most reliable for phylogenetic analysis (YODER *et al.*, submitted-b). Maximum parsimony (SWOFFORD, 1993) was employed in phylogeny estimates of the morphological, molecular, and combined morphological and molecular data sets. The bootstrap (FELSENSTEIN, 1985; SANDERSON, 1989; SANDERSON, 1995) was used to compare the relative strengths of the phylogenetic hypotheses. The molecular data were further analyzed with distance and maximum likelihood algorithms (FELSENSTEIN, 1993). Detailed explanations of character scoring, outgroup comparisons, and analysis are described elsewhere (YODER, 1994; YODER *et al.*, submitted-a; YODER *et al.*, submitted-b).

The cytochrome *b* sequences were also used to test for the presence of a molecular clock in order to estimate relative divergence times within the strepsirrhine radiation (YODER *et al.*, submitted-a). A maximum likelihood correction (FELSENSTEIN, 1981), which takes into account the effects of differential transition/transversion ratios and empirical base frequencies, was employed to correct for multiple substitutions in the estimation of exhaustive pairwise intertaxonomic distances (the Dnadist option in PHYLIP). A least-squares algorithm (the Fitch option in PHYLIP) was then employed to estimate the sequence of branching events within the primates. Branch lengths were compared to establish relative rates of DNA evolution within the Strepsirrhini for the cytochrome *b* gene. This 3-step analysis was conducted for the complete data set, including all three codon positions, and for an abbreviated data set that contained only third position sites.

RESULTS AND DISCUSSION

PHYLOGENETIC PATTERN

One phylogenetic result is universal to all analyses: the Malagasy primates are shown to be monophyletic. The strength of the results as measured by bootstrapping and the internal branching order of the clade vary with the data set, however. When the molecular data set is analyzed independently, the tree shows that both the aye-aye and the cheirogaleids belong within a Malagasy primate clade and that the first cladogenic event marks the separation of the aye-aye from all remaining lemuriforms (Fig. 1a). The bootstrap value that supports the Malagasy primate node is very low, however, at less than 50%. The morphological tree also confirms Malagasy primate monophyly but indicates that the first split was between the cheirogaleids and all other lemuriforms (Fig. 1b). The bootstrap value for the Malagasy primate node is again low at 57%. Thus, even though both trees indicate Malagasy primate monophyly, the bootstrap support appears unacceptably low. The result is more complex than this description would suggest, however. For the morphological data, one of the highest bootstrap values on the tree is the 86% that supports the aye-aye's placement with all non-cheirogaleid lemuriforms. It seems then that morphological support for the aye-aye's position within a Malagasy primate clade is significantly greater than it is for the cheirogaleids. The converse is true for the molecular data set. Whereas the support for the aye-aye's position is low, the node that associates the cheirogaleids with all other Malagasy primates is supported by a bootstrap of 96%. Clearly, although both data sets contain phylogenetic signal to indicate Malagasy primate monophyly, the relative support for the aye-aye's placement and the placement of cheirogaleids differs significantly between the data sets.

When the morphological and molecular data sets are combined in a single equal-weighting analysis, a synergistic interaction of the characters is evident. Although the topology of the combined tree (Fig. 1c) is almost identical to the molecular tree (Fig. 1a), bootstrap values for various clades have changed significantly. Most notably, the value supporting the Malagasy primate node has risen to 70%, indicating that there is strong relative and absolute support (HILLIS & BULL, 1993) for the inclusion of both the aye-aye and the cheirogaleids in a lemuriform clade. Thus, despite the fact that previous morphological studies concluded that Malagasy primates were either di- or paraphyletic, this study finds that morphological characters can actually increase confidence in Malagasy primate monophyly. Furthermore, the phylogenetic result is compatible with several other molecular (BONNER *et al.*, 1980; DENE *et al.*, 1976a; DENE *et al.*, 1976b; KOOP *et al.*, 1989; PORTER *et al.*, 1995) and karyological (DUTRILLAUX, 1988; RUMPLER *et al.*, 1988) studies for which a comprehensive sample of strepsirrhines was examined, and with a recent synthetic view (MARTIN, 1990). Thus, given the strength of the combined morphological and DNA sequence results from this study, and their congruence with other genetic studies, the conclusion of Malagasy primate monophyly seems compelling indeed.

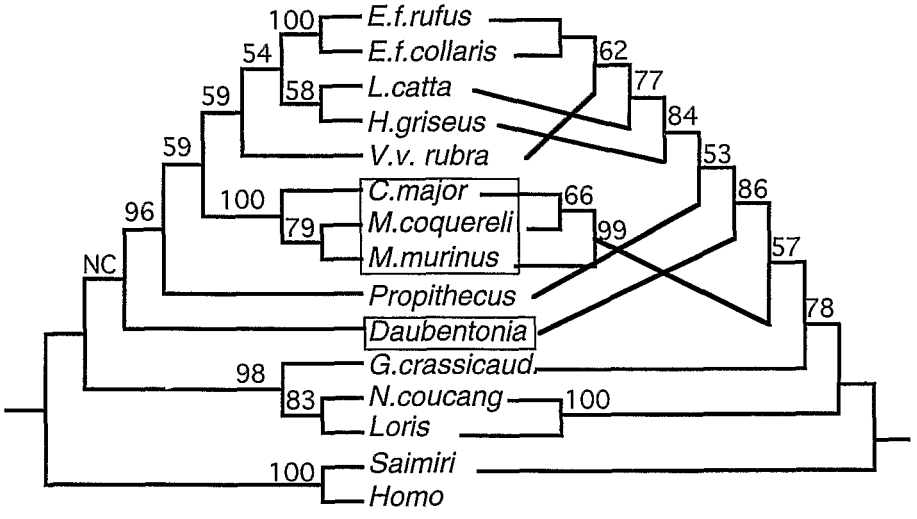
RATES AND DATES

According to both the complete and the third-positions-only data sets, a molecular clock appears to have been in effect for cytochrome *b* in the strepsirrhines. In the case of the complete data set, for which many of the characters have evolved under strong selection pressures, there is a marked differential in evolutionary rates between the anthropoid and strepsirrhine lineages. Whereas the anthropoid lineage has evolved at an average rate of .257 changes per site per lineage, the strepsirhines have evolved much more slowly at an average of .169 changes per site per lineage. Despite this discrepancy between the two lineages, the strepsirrhines have clearly evolved under a « local clock » model (BAILEY *et al.*, 1991) as revealed by the per cent standard deviation of individual rates within that clade (9.2%). The third-positions-only data set, in which mutations are by and large neutral, does not show a significant discrepancy in evolutionary rates between anthropoids and strepsirrhines. Indeed, the rates of substitution are virtually identical, with anthropoids evolving at an average rate of 1.71 changes per site per lineage and strepsirrhines evolving at a rate of 1.70 changes per site per lineage. As before, the evolutionary rates within the strepsirhine lineage are nearly uniform (per cent standard deviation of 5.0).

These results therefore offer the opportunity for a comparison of relative internodal branch lengths within the strepsirrhine clade, which should then correspond to relative divergence times. This is accomplished by measuring a particular branch length and then determining its percentage of the total length, from the basal node to the average of the terminal taxa (Fig. 3). For both the complete and the third-position-only data sets, the length of the branch that separates the ancestral strepsirrhine node (node B) from the ancestral primate node (node A) is only a small fraction of the averaged total distance of the strepsirrhine taxa from the ancestral primate node (2.5% and 1.7% respectively). The surprising brevity of this branch can be interpreted in one of two ways. First, it is possible that because of the rapid pace of mitochondrial DNA evolution, cytochrome *b* has accumulated so many mutations that the entire gene is saturated by multiple hits, to a point beyond the power of distance algorithms to correct for them. In other words, the short branch could be an artifact. Alternatively, the short branch may reflect a relatively very short time interval that elapsed between the time that the primate ancestor evolved and the time that the strepsirrhine ancestor evolved. There are two lines of evidence to suggest that the latter explanation is in fact accurate. First, the branching topology of the distance tree is in perfect agreement with the maximum parsimony tree and with the tree derived with a maximum likelihood algorithm and second, a detailed analysis of patterns of character change relative to phylogenetic distance indicates that cytochrome *b* is still informative at the level of strepsirrhine/anthropoid divergence (YODER *et al.*, submitted-b).

One potential problem with this analysis is that the internodal distances separating the primates from the various eutherian outgroups are also very short (not shown), again suggesting that perhaps the short internodes are artifactual rather than informative. In this light, it makes sense to compare the cytochrome *b* results to those from other molecular studies of the eutherian radiation. There have been numerous molecular studies that have tried to unravel the branching order of the major eutherian lineages but have either failed to do so or have produced conflicting hypotheses (for reviews, see BENTON, 1988; IRWIN & WILSON, 1993; NOVACEK, 1992). The molecular data as well as morphological and paleontological evidence therefore seem to support SIMPSON'S view (1978) that these lineages diverged and radiated so rapidly that reconstruction of

the precise phylogenetic pattern would prove extremely difficult. The results of the cytochrome *b* analysis are therefore perfectly compatible with this now widely-held view, again suggesting that the short internodes are real rather than artifactual.



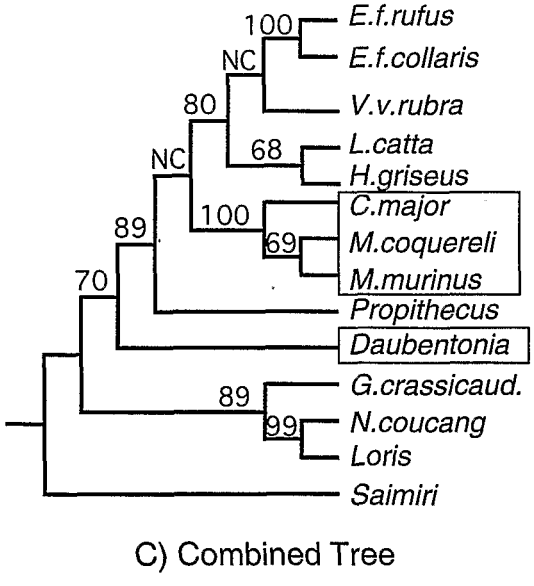


Fig. 1. Phylogenetic hypotheses of strepsirrhine relationships based on (A) DNA sequences from the complete cytochrome *b* gene with transversions weighted 10 times more than transitions; (B) 125 morphological and behavioral characters; (C) equal weighting of combined cytochrome *b* and morphological data sets. Problematic taxa, Cheirogaleidae (the mouse and dwarf lemurs) and *Daubentonia* (the aye-aye), are highlighted in gray. Numbers represent bootstrap values; NC (no confidence) is placed on nodes with bootstrap values $\leq 50\%$. Figures adapted from Yoder (submitted-a)

Assuming that the relative branch lengths correspond to the actual duration of internodal separation, we would like to use this information to recover the geological dates of phylogenetic divergences. This requires calibration of the tree with a geological date, usually estimated from the first appearance of a known fossil taxon associated with the phylogenetic tree in question. Unfortunately, such calibration is problematic for at least three reasons: First, it is often true that fossils have not been recovered for a particular group; second, if fossils have been recovered they may in fact be mis-identified or their affinities incorrectly assigned (*e.g.*, the initial association of the plesiadapiforms with the primates, KAY *et al.*, 1992); and third, due to the effects of sampling error, the first known appearance of a taxon in the fossil record will usually be a significant underestimate of actual first appearance. Nonetheless, if actual geological dates are to be hypothesized, the clock must be calibrated by some means or another, regardless of the possible inaccuracies. The most important step in presenting this type of temporal hypothesis is that the assumptions and the ramifications of the assumptions be clearly stated.

In the strepsirrhine case, numerous assumptions must be made before the clock can be calibrated. The strepsirrhine fossil record is very poor, with most of the known fossils post-dating the split between galagos and true lorises (MACPHEE & JACOBS, 1986). Consequently, the best solution would be to calibrate the clock at the level of the ancestral primate, but again, due to a paucity of appropriate fossils, the precise date is highly controversial. In fact, the range of dates that has been propounded presents a span of nearly 20 million years; whereas MARTIN (1993) argues for a divergence time of 80 mya, GINGERICH & UHEN (1994) suggest a time of 63 mya. Alternatively, absolute rates of nucleotide change have been proposed for cytochrome *b*, third position transversions. But again, the range of proposed rates is too large to be of particular use. In a study of large-bodied artiodactyls, IRWIN *et al.* (1991) calculated a rate of 0.5% change per million years. A study of murid rodents (SMITH & PATTON, 1993), however, yielded an estimate of 1.7% change per million years. The more than three-fold discrepancy in hypothesized rates undoubtedly relates to an actual rate discrepancy, but it is probably also confounded by the vagaries of the fossil record and the fossil dates that were chosen to calibrate the two different studies.

It follows from the previous discussion that there is no definitive means for calibrating the strepsirrhine, cytochrome *b* clock. The safest option therefore is to accept the most conservative (*i.e.*, most recent) estimate of primate origins and calibrate the clock accordingly, keeping in mind that the distance analysis provides an estimate of *relative* times of divergence that are subject to future modification in response to new paleontological discoveries. Even using the most recent hypothesis of primate origins at 63 mya, a surprisingly ancient estimate of either 61 mya (with all codon positions) or 62 mya (with third positions only) is calculated for strepsirrhine origins. Thus, according to either analysis of cytochrome *b* sequences, the tooth-combed primates originated sometime in the middle Paleocene.

THE MALAGASY PRIMATE RADIATION

The two data sets are also in agreement with regard to the timing of Malagasy primate origins. The analysis of the complete data sets indicates that the Malagasy primates began to diversify by 53 mya whereas the analysis of third position sites indicates a date of approximately 55 mya. The analysis of evolutionarily-constrained

sequences (the first and second position sites within the complete data set) is therefore concordant with the analysis of sequences that are more likely to reflect the neutral rate of evolution in cytochrome *b* (the third position sites). Thus, lemurs arrive on the island of Madagascar by earliest Eocene which suggests that they began their radiation before or contemporaneous with the radiation of the adapiform primates in Europe and North America. Such a view is compatible with the hypothesis that the adapid lineage evolved in parallel with, rather than ancestral to, the evolution of extant primate lineages (MARTIN, 1993).

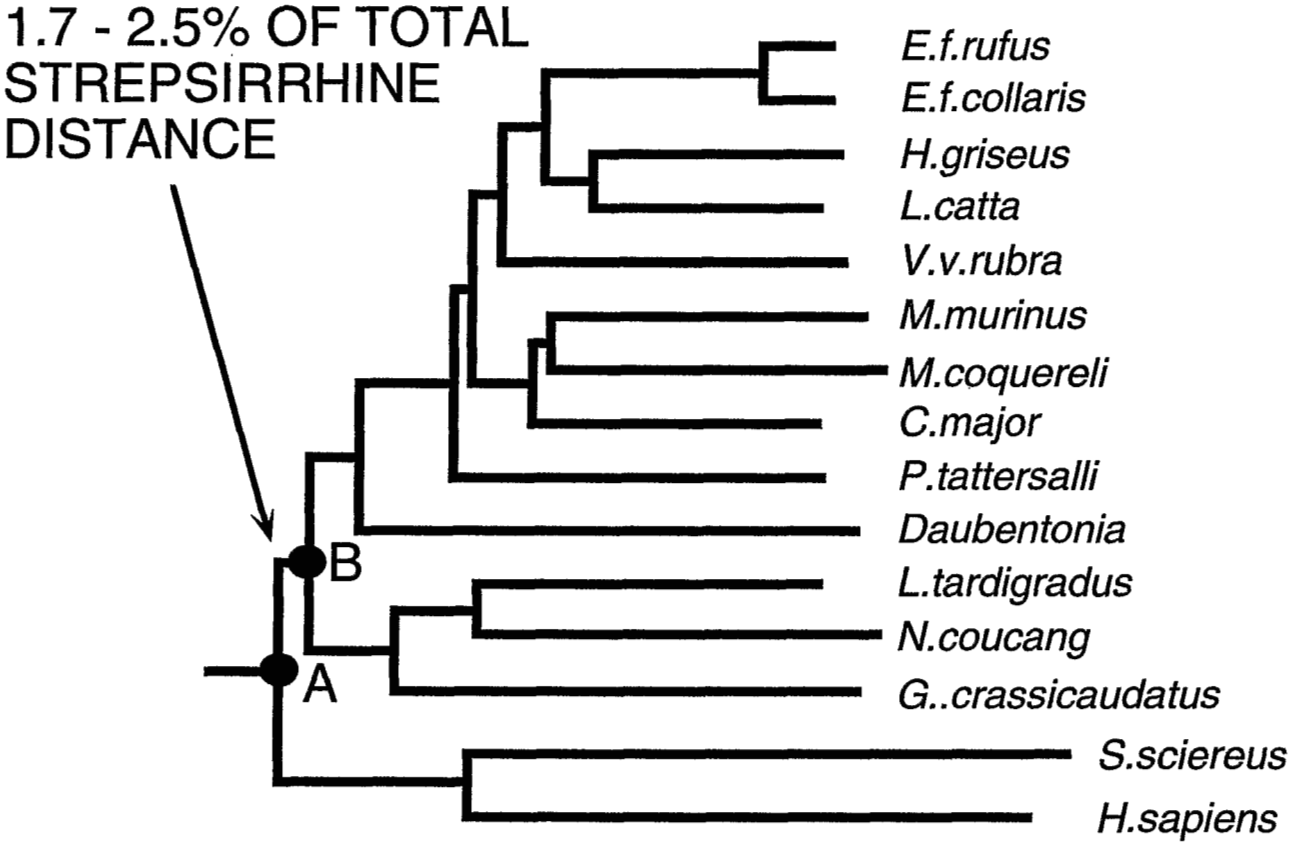


Fig. 2. Schematic illustration of distance analysis of complete cytochrome *b* data set. Branches are drawn to approximate relative branch lengths. Lengths are measured in the horizontal plane only. Node A is ancestral primate node; node B is ancestral strepsirrhine node. See text for further discussion of branch length significance.

BIOGEOGRAPHIC IMPLICATIONS

Lemuriforms are the only primates to inhabit the island of Madagascar, making it unlikely that the primate clade as a whole originated there. Thus, the lemuriform predecessor must have come from somewhere else; the question is, where? To answer this question, it is necessary to determine (or at least hypothesize) the geographic origins of the ancestral strepsirrhine. As previously mentioned, the fossil record has been of little use for this purpose, nor do comparisons outside of the Strepsirrhini offer much insight. Haplorhine primates (the living sister group of the strepsirrhines) are found in both

Africa and Asia and there is active debate on which of these continents the primate order was likely to have originated (BEARD *et al.*, 1994; GINGERICH, 1990). Consequently, an examination of the phylogeny and geographic distribution of living strepsirrhines (with attention to the distribution and age of fossil taxa where possible) is the best and only method for determining the geographic origin of the ancestral strepsirrhine.

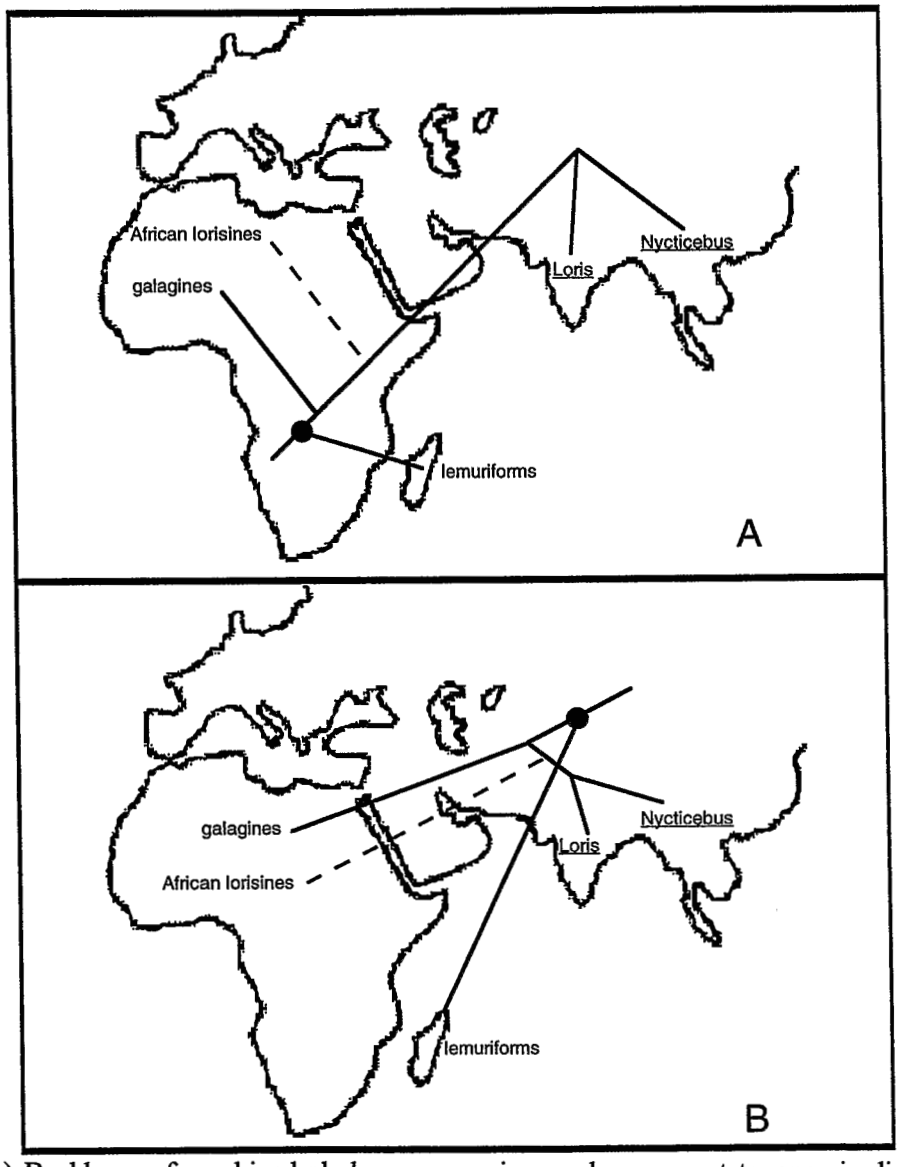


Fig. 3. (A) Backbone of combined phylogeny superimposed on current taxonomic distributions. The ancestral strepsirrhine node (solid circle) is located on African continent to minimize intercontinental migrations of putative ancestral populations. African lorisines are represented by dashed line because they are not included in combined analysis. The illustrated branching sequence of African lorisines is supported by morphological evidence (YODER, 1989, 1984) indicating that the lorisines are monophyletic. (B) Phylogeny mapped on to current taxonomic distributions as in 3A, but ancestral strepsirrhine node (solid circle) is forced on to Asia. This mapping requires at least three intercontinental migrations of putative ancestral populations.

Figure 3a is a schematic illustration of the backbone of the combined parsimony tree superimposed on current species distributions, drawn to minimize the inferred number of migrations from one land mass to another. Thus, because both lorisines and galagines are found in Africa, but not in Asia, the root of the strepsirrhine clade falls in Africa. According to this scenario, the initial split between the lemuriform and lorisiform stem lineages occurred in Africa, followed by a west to east migration of a lemuriform progenitor to Madagascar. The lorisiform lineage split into its component galagine and lorisine lineages in Africa, with one lorisine lineage migrating north, out of Africa, into Asia. Once in Asia, this lineage split into the genera *Nycticebus* (now found in South east Asia) and *Loris* (now found in India and Sri Lanka).

Alternatively, if strepsirrhines are shown to have originated in Asia (Fig. 3b), at least three intercontinental migrations (perhaps four, if as morphological evidence suggests (YODER, 1989, 1994), the African lorisines are two independent lineages off of the lorisine stem) and at least two lineage extinctions (galagos and lemurs in Asia) are required to explain current species distributions. Moreover, it is hard to imagine that a primordial lemur could have survived the extraordinary voyage from Asia to Madagascar under any circumstances. Although it has been suggested that India might have served as the source of primate colonizers to Madagascar, it seems unlikely given accepted paleocontinental reconstructions (SMITH *et al.*,1994). Madagascar and India were similarly isolated from other land masses for at least 40 million years before even the most ancient estimate (*e.g.*, 80 mya) of primate origins. Thus, the weight of both the neontological and paleontological evidence falls in support of African origins for the Strepsirrhini.

THE ANCESTRAL LEMUR

The previous analyses have demonstrated that the diverse primate fauna of Madagascar is almost certainly the product of a single colonization of an ancestral primate that arrived from Africa, probably during or before the early Eocene. It is certain, however, that there was no land bridge or other terrestrial means for such a migration at this time or within the previous tens of millions of years. Thus the question persists: How did lemurs manage to cross the formidable water barrier that we now know as the Mozambique channel? The only imaginable answer to this question is the same one that has been proposed for decades: lemurs, as well as many other terrestrial Malagasy animals, must have arrived via rafting on tangles of vegetation. The lemurs are thus the products of a classic Simpsonian « sweepstakes » migration.

The size and lifestyle of the ancestral lemur must have played an important role in its ability to withstand such a journey, but again, due to the lack of strepsirrhine fossils, there is no concrete evidence of how this animal looked or behaved. A comparison of the extant and recently-extinct lemurs offers little to go on either. Because of their tremendous variation in size, behavior, and ecology, it is difficult to formulate an idea of the likely primitive condition. Phylogenetic analysis can help to reconstruct this information. When we examine the sister group of the Malagasy primates, the Afro/Asian lorisiforms, the notable similarities between the two clades are between the dwarf and mouse lemurs and the lorisiforms. The members of both groups are small, insectivorous/omnivorous, nocturnal, and have unusually low metabolic rates. In fact, as discussed earlier in this paper, these and other similarities are so striking that several authorities concluded that the cheirogaleids and lorisiforms form a clade that excludes all

other Malagasy primates. The now overwhelming evidence from various regions of the genome, as well as from morphology, indicates that this cannot be the case, however. This leaves only two possibilities: the similarities are either elaborate convergences or they are the remnants of an ancestral strepsirrhine condition (CHARLES-DOMINIQUE & MARTIN, 1970). The criterion of parsimony clearly favors the latter interpretation. It is therefore likely that the earliest strepsirrhines, as well as the ancestral Malagasy primate, were small, nocturnal, insectivorous/omnivorous, active arboreal primates with hypometabolic rates. Such an animal, it seems, would be ideally suited to survive an ocean voyage on even a moderate-sized raft of tangled vegetation or perhaps within the confines of a rotten tree.

It is reassuring to note that several other papers presented at this symposium, either directly or indirectly, favor the hypothesis that fauna reached Madagascar from Africa via rafting. WARREN and CROMPTON (this volume), based on their analysis of the metabolic demands of locomotion, concluded that the ancestral lemuriform must have possessed a depressed metabolism and was therefore « preadapted for surviving rafting across the Mozambique Channel ». RACEY and STEPHENSON (this volume) also observed patterns of distinct hypometabolism, but in the tenrecs rather than the lemurs. Thus, there is evidence that the ability to exhibit torpor might have been characteristic of another group of founding Madagascar mammals. Finally, FISHER (this volume) concluded that the nesting characteristics of certain of the ants of Madagascar, as well as those that are notably absent, are compatible with the hypothesis that ants first arrived via rafting. It seems then that this symposium has served its function well. It has brought together information and specialists from diverse fields of biology and has helped to create a synthetic view of the mechanisms by which fauna might have made the seemingly unlikely trip from Africa to Madagascar.

ACKNOWLEDGMENTS

This work would not have been possible without the advice and support of Drs. Matt Cartmill, Maryellen Ruvolo, Kathleen Smith, and Rytas Vilgalys. The project was funded by NSF grants BNS-9002112 and DEB-9303313 and by grants from the Leakey Foundation. I would also like to thank the symposium organizer, Dr. Wilson R. Lourenço, for bringing together a diverse group of biologists who are nonetheless unified in their interest in and concern for Madagascar's past, present and future.

REFERENCES

ADKINS, R.M., & R.L. HONEYCUTT, 1994. Evolution of the primate cytochrome *c* oxidase subunit II gene. Journal of Molecular Evolution, 38:215-231.

BAILEY, W.J., D.H.A. FITCH, D.A. TAGLE, J. CZELUSNIAK, J.L. SLIGHTOM, & M. GOODMAN, 1991. Molecular evolution of the ψη-globin gene locus: gibbon phylogeny and the hominoid slowdown. Molecular Biology and Evolution, 8:155-184.

BEARD, K.C., T. QI, M.R. DAWSON, B. WANG, & C. LI, 1994. A diverse new primate fauna from Eocene fissure-fillings in southeastern China. Nature, 368:604-609.

BENTON, M.J., 1988. The relationships of the major group of mammals: new approaches. Trends in Ecology and Evolution, 3:40-45.

BONNER, T.I., R. HEINEMANN, & G.J. TODARO, 1980. Evolution of DNA sequences has been retarded in Malagasy primates. Nature, 286:420-423.

CARTMILL, M., 1975. Strepsirhine basicranial structures and the affinities of the Cheirogaleidae. *In:* W. P. Luckett & F. Szalay, (eds.), Phylogeny of the Primates:a multidisciplinary approach. pp. 313-354. Plenum Press, New York.

CHARLES-DOMINIQUE, P. & R.D. MARTIN, 1970. Evolution of lorises and lemurs. Nature, 227:257-260.

DENE, H., M. GOODMAN, W. PRYCHODKO, & G.W. MOORE, 1976a. Immunodiffusion systematics of the primates: the Strepsirhini. Folia Primatologica, 25:35-61.

DENE, H.T., M. GOODMAN, & W. PRYCHODKO, 1976b. Immunodiffusion evidence on the phylogeny of the primates. *In:* M. Goodman & R. E. Tashian, (eds.), Molecular Anthropology. pp. 141-170. Plenum, New York.

DUTRILLAUX, B., 1988. Chromosome evolution in primates. Folia Primatologica, 50:134-135.

EAGLEN, R.H., 1980. The systematics of living Strepsirhini, with special reference to the Lemuridae. unpublished Ph.D. dissertation. Duke University.

FELSENSTEIN, J., 1981. A likelihood approach to character weighting and what it tells us about parsimony and compatibility. Biol. J. Linn. Soc., 16:183-196.

FELSENSTEIN, J., 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. Evolution, 39:783-791.

FELSENSTEIN, J., 1993. PHYLIP (Phylogeny Inference Package). Seattle: Department of Genetics, University of Washington.

FISHER, B.L., 1996. Origins and affinities of the ant fauna of Madagascar. *In*: W.R. Lourenço (ed.), Biogéographie de Madagascar. pp. 457-465. Editions de l'ORSTOM, Paris.

GINGERICH, P.D., 1990. African dawn for primates. Nature, 346:411.

GINGERICH, P.D., & M.D. UHEN, 1994. Time of origin of primates. Journal of Human Evolution, 27:443-445.

GROVES, C.P., 1989. A Theory of Human and Primate Evolution. Oxford University Press, London.

HILLIS, D.M. & J.J. BULL, 1993. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. Syst. Biol, 42:182-192.

IRWIN, D.M., T.D. KOCHER, & A.C. WILSON, 1991. Evolution of cytochrome *b* in mammals. Journal of Molecular Evolution, 32:128-144.

IRWIN, D.M. & A.C. WILSON, 1993. Limitations of molecular methods for establishing the phylogeny of mammals, with special reference to the position of elephants. *In:* F. S. Szalay, M. J. Novacek, & M. C. McKenna, (eds.), Mammal Phylogeny. pp. 257-267. Springer-Verlang, New York.

KAY, R.F., J.G.M. THEWISSEN & A.D. YODER, 1992. Cranial anatomy of *Ignacious graybullianus* and the affinities of the Plesiadapiformes. American Journal of Physical Anthropology, 89:477-298.

KOOP, B.F., D.A. TAGLE, M. GOODMAN & J.L. SLIGHTOM, 1989. A molecular view of primate phylogeny and important systematic and evolutionary questions. Molecular Biology and Evolution, 6:580-612.

MACPHEE, R.D.E. & L.L. JACOBS, 1986. *Nycticeboides simpsoni* and the morphology, adaptations, and relationships of Miocene Siwalik Lorisidae. Contributions to Geology, University of Wyoming, Special Paper, 3:131-161.

MARTIN, R.D., 1990. Primate Origins and Evolution: a phylogenetic reconstruction. Princeton University Press, Princeton, 804p.

MARTIN, R.D., 1993. Primate origins: plugging the gaps. Nature, 363:223-234.

NOVACEK, M.J., 1992. Mammalian phylogeny: shaking the tree. Nature, 356:121-125.

OXNARD, C.E., 1981. The uniqueness of *Daubentonia*. American Journal of Physical Anthropology, 54:1-21.

PORTER, C.A., I. SAMPAIO, H. SCHNEIDER, M.P.C. SCHNEIDER, J. CZELUSNIAK & M. GOODMAN, 1995. Evidence on primate phylogeny from e-globin gene sequences and flanking regions. J. Mol. Evol., 40:30-55.

RACEY, P.A. & P.J. STEPHENSON, 1996. Reproductive and energetic differentiation of the Tenrecidae of Madagascar. *In*: W.R. Lourenço (ed.), Biogéographie de Madagascar. pp. 307-319. Editions de l'ORSTOM, Paris.

RUMPLER, Y., S. WARTER, J.J. PETTER, R. ALBIGNAC & B. DUTRILLAUX, 1988. Chromosomal evolution of Malagasy lemurs XI. Phylogenetic position of *Daubentonia*. Folia Primatologica, 50:124.

SANDERSON, M.J., 1989. Confidence limits on phylogenies: the bootstrap revisited. Cladistics, 5:113-129.

SANDERSON, M.J., 1995. Objections to bootstrapping phylogenies: a critique. Systematic Biology, 44:299-320.

SCHWARTZ, J.H. & I. TATTERSALL, 1985. Evolutionary relationships of living lemurs and lorises (Mammalia, Primates) and their potential affinities with European Eocene Adapidae. Anthrop. Papers Amer. Mus. Nat. Hist., 60:1-100.

SCHWARTZ, J.H., I. TATTERSALL & N. ELDREDGE, 1978. Phylogeny and classification of the primates revisited. Yearbook of Physical Anthropology, 21:95-133.

SIMPSON, G.G., 1978. Early mammals in South America: fact, controversy, and mystery. Proc. Am. Philos. Soc., 122:318-28.

SMITH, A.G., D.G. SMITH & B.M. FUNNEL, 1994. Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines. Cambridge University Press, Cambridge, 99p.

SMITH, M.F. & J.L. PATTON, 1993. The diversification of South American murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontine tribe. Biol. J. Linn. Soc., 50:149-177.

SWOFFORD, D.L., 1993. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Smithsonian Institution, Washington.

SZALAY, F.S. & C.C. KATZ, 1973. Phylogeny of lemurs, galagos and lorises. Folia Primatologica, 19:88-103.

TATTERSALL, I. & J.H. SCHWARTZ, 1974. Craniodental morphology and the systematics of the Malagasy lemurs (Primates, Prosimii). Anthropological Papers of the American Museum of Natural History, 52:141-192.

WARREN, R.D. & R.H. CROMPTON, 1996. Lazy leapers : energetics, phylogenetic inertia and the locomotor differentiation of the Malagasy primates. *In*: W.R. Lourenço (ed.), Biogéographie de Madagascar. pp. 259-266. Editions de l'ORSTOM, Paris.

YODER, A.D., 1989. A phylogenetic systematic study of the true lorises. Amer. J. Phys. Anth., 78 (Supplement, abstract):327.

YODER, A.D., 1992. The applications and limitations of ontogenetic comparisons for phylogeny reconstruction: the case of the strepsirhine internal carotid artery. Journal of Human Evolution, 23:183-195.

YODER, A.D., 1994. Relative position of the Cheirogaleidae in strepsirhine phylogeny: a comparison of morphological and molecular methods and results. American Journal of Physical Anthropology, 94:25-46.

YODER, A.D., M. CARTMILL, M. RUVOLO, K. SMITH & R. VILGALYS (submitted-a). Ancient single origin of Malagasy primates. Proceedings of the National Academy of Sciences.

YODER, A.D., M. RUVOLO & R. VILGALYS (submitted-b). Finding the signal in cytochrome *b*: phylogeny and molecular evolutionary dynamics in strepsirrhine primates. Molecular Biology and Evolution.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 259-266

LAZY LEAPERS : ENERGETICS, PHYLOGENETIC INERTIA AND THE LOCOMOTOR DIFFERENTIATION OF THE MALAGASY PRIMATES

Ruth D. WARREN [1] & Robin H. CROMPTON [2]

[1] *Deutsches Primatenzentrum, Kellnerweg 4, D-37077 Göttingen,* GERMANY

[2] *Department of Human Anatomy and Cell Biology - The University of Liverpool, PO Box 147, Liverpool L69 3BX,* UNITED KINGDOM

ABSTRACT. - The separation of Madagascar from the African mainland is generally thought to have substantially predated the earliest known euprimates in Africa and the northern continents. There now seems little alternative to the implantation of primates on Madagascar by the « sweepstakes » route: rafting. The width of the Mozambique Channel even in the late Cretaceous period seems to have been such that survival of sufficient founders to establish a viable population requires explanation. In the absence of fossil evidence of Malagasy lemurs from the Eocene and earlier, we must base our reconstruction of the early adaptive radiation on the island from neontology. The radiation of living strepsirhine primates on Madagascar is distinctly different from those on mainland Africa, and in East and S.E. Asia. While the Malagasy radiation is more diverse, it curiously appears to lack the small, saltatory animalivores occupying the lowest strata of primary forest, which are found today in large parts of Africa and S.E. Asia, and which have close resemblance to one of the domininant morphotypes among the Eocene northern-continent primate radiations. The most specialized leapers found on Madagascar are much larger, and at least partially folivorous. Moreover, they include species which have amongst the lowest metabolic rates among placental mammals. This paradox suggests that low metabolic rates, and the seasonal torpor which is present in many of the mouse and dwarf lemurs, may have been key to the implantation of the lemurs on Madagascar. Whether or not this is so, the combination of low metabolic rates, and a frugivorous/folivorous diet with the hindlimb dominated locomotion which characterizes the whole order, has closely constrained the nature of the radiation, not only of the living lemurs, but their relatives among the subfossil lemurs.

KEY WORDS.- Strepsirhini, Haplorhini, Prosimians, *Lepilemur*, *Avahi*

RESUME.- Il est généralement accepté que la séparation entre Madagascar et l'Afrique aurait substantiellement supprimé les euprimates les plus primitifs d'Afrique et des continents septentrionaux. Il reste ainsi, peu d'alternatives à l'implantation des primates à Madagascar, sinon par la voie des radeaux. La largeur du canal du Mozambique était très importante, même au Crétacé supérieur, ainsi les possibiltées de survie des éléments fondateurs mérite d'être expliquée. En raison de l'absence des fossiles de Lémuriens malgaches du Eocène, ou plus anciens, nous devons baser la reconstruction de l'évolution adaptative primitive dans l'île, à partir de la néontologie. L'évolution des Primates Strepsirhine actuels de Madagascar est nettement différente de celle observée pour les primates du continent africain et de l'Est et S.E. de l'Asie. Bien que l'évolution des éléments malgaches soit plus diverse elle semble curieusement lacunaire en ce qui concerne les petits animalovores sauteurs qui occupent l'étage le plus bas des forêts primaires, et qui sont à présent trouvés dans des larges régions de l'Afrique et du S.E. de l'Asie. Ces éléments ont une grande ressemblance avec un des morphotypes dominants dans l'évolution des primates de l'Eocène du continent septentrional. Les « leapers » les plus spécialisés trouvés à Madagascar sont plus grands et au moins partiellement folivores. De plus, le groupe

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

comporte des espèces qui ont des taux métaboliques parmi les plus bas retrouvés chez les mammifères à placenta. Ce paradoxe peut suggèrer que le faible taux métabolique et la torpeur saisoniere présentée par plusieurs éléments du groupe, pourrait être la clé de l'implantation des Lémuriens à Madagascar. Que cette suggestion soit vraie ou non, la combinaison du faible taux métabolique et d'une diète frugivore/folivore avec le type de locomotion qui caractérise l'ordre, aurait certainement contraint le type d'évolution, non seulement des Lémuriens actuels mais aussi de leurs ancètres subfossiles.

MOTS-CLES.- Strepsirhini, Haplorhini, Prosimians, *Lepilemur*, *Avahi*

Whether or not Madagascar broke away from the African mainland, as traditionally held, or drifted across from India after that continent had parted with Gondwanaland, as has been suggested recently (STOREY *et al.* 1995), it is clear that by about 85-120 MYA (*i.e.* by the Cretaceous) the Mozambique Channel and the Indian Ocean were both already sufficiently large to act as a significant barrier to settlement of Madagascar by Palaeocene or Eocene euprimates. This leaves only two options for the origins of the prosimian radiation of Madagascar. Firstly, that the ancestor or ancestors of this radiation were already in place on Madagascar by the time of the separation of Madagascar. Or, secondly, that the radiation was derived from an ancestor or ancestors that drifted across to Madagascar on rafts of vegetation, the so-called « sweepstakes route ».

In either case, in considering the origins and evolution of the Malagasy prosimians, we must first ask whether they are a real biological entity, that is, whether they are monophyletic. Majority opinion today holds that the tarsiers are more closely related to monkeys and apes than they are to other prosimians, and should therefore be grouped with the anthropoids in Haplorhini, leaving Malagasy lemurs (the infraorder Lemuriformes) and the bushbabies and lorises (the infraorder Lorisiformes) in the clade Strepsirhini (reviewed in MARTIN, 1990). However, evidence from the basicranium has suggested to some that mouse and dwarf lemurs (Cheirogaleidae) and the bushbabies and lorises (Lorisidae) have a special relationship (CARTMILL, 1975). But the living and subfossil Malagasy lemurs are linked by common possession of an intrabullar ectotympanic; while all lorisids have a tympanic at the entrance to the bulla (MARTIN 1990). Taken together with molecular data implying a common ancestor to all Malagasy primates (YODER, this publication), genetic work suggesting that all living lemur karyotypes can be derived from a single common karyotype distinct from the pattern seen in the lorisids (DUTRILLEAUX *et al.*, 1986) and further biochemical evidence of close relationship of the cheirogaleines with the Malagasy lemurs (DENE *et al.*, 1976), it seems that Cheirogaleidae do belong with the Lemuriformes and not with Lorisiformes. Resemblances of the carotid circulation in mouse and dwarf lemurs to that seen in Lorisiformes may be either retentions from a common strepsirhine ancestor or a parallel result of small body size (MARTIN, 1990). These arguments are only strengthened by recent discoveries in North Africa of fossils including *Plesiopithecus* and *Afrotarsius* from the Fayum, which suggest that the Lorisiform-Lemuriform division, as well the haplorhine-strepsirhine division, is as old as the Eocene (SIMONS & RASMUSSEN, 1994; SIMONS, in press; RASMUSSEN & BIELA, in press), and by other discoveries (*e.g.* GODINOT & MAHBOUBI, 1992) suggesting that the simian-tarsier division may be as old as the late Eocene.

If the strepsirhines are indeed monophyletic, and we reject (as we probably should until evidence becomes available) separation of Lorisiformes and Lemuriformes by the late Cretaceous) we can consider the implantation and radiation of primates on

Madagascar to be a consequence of rafting of a single small founder population. The probability of such an event is greater if the founder population was composed of a small-bodied species like the living mouse lemurs, and indeed CHARLES-DOMINIQUE and MARTIN (1970) have argued persuasively that the mouse lemurs, and the adaptively rather similar Demidoff's bushbabies, represent a good model for the ancestral stock of primates of modern aspect, and hence, of the strepsirhines. However, a viable population would be unlikely to have been established if just two or three individuals had survived the crossing. How could sufficient founders have survived? In this paper, we argue that the adaptive radiation as a whole is characterised by relatively low basal metabolic rates, and a tendency for torpor in periods of unfavourable environmental conditions. This adaptation not only enhanced the survival chances of the founders, but has constrained and guided the ecological and locomotor diversification of the Malagasy lemurs.

The radiation of living strepsirhine primates on Madagascar (Lemuriformes) is more diverse than that on mainland Africa and East and South East Asia. For example, although both Lemuriformes and Lorisiformes are numerically dominated by species which may be described as « vertical clingers and leapers » (VCLs, NAPIER & WALKER, 1967), or at least « hindlimb dominated » (ROLLINSON & MARTIN, 1981) those on Madagascar include folivores as well as insectivorous, gumnivorous and frugivorous species. The lower dietary diversity outside Madagascar is likely to be a consequence of post-Palaeocene extinctions and ecological replacement of all but nocturnal Lorisiformes by simians. On the other hand, the Malagasy primate fauna lacks vicars of the small specialist leaping species found today occupying the lower strata of primary and secondary forests in large parts of Africa (*Galago moholi*, *G. senegalensis* and *G. alleni*, Lorisidae, Lorisiformes, Strepsirhini) and the even more specialized animalivorous species of South East Asia (*Tarsius spp.*, Tarsiidae, Tarsiiformes, Haplorhini). Animalivory is the province of *Microcebus* (and other cheirogaleids) and *Daubentonia*, while the most specialized leapers found on Madagascar are much larger (800 g - 6 kg, *versus* 80 - 300 g for *Tarsius* and *Galago spp.*) and are at least partially folivorous. The specialist leapers among the Malagasy primates also differ in having a distinct morphological adaptation for leaping (increase in lower limb length by elongation of the femur rather than by an elongated tarsus, as in the Asian and African VCLs). The latter adaptation has been shown to be more efficient (ALEXANDER, 1995). Moreover, the specialized prosimian leapers of Asia and Africa are morphologically similar to species which constituted a large part of the Eocene northern-continent primate radiation, but the specialist Malagasy lemurs have no Eocene parallel. We might therefore conclude that the persistence of a less efficient system in all Malagasy VCLs indicates the influence of phylogenetic inertia, as well as less competition, on the adaptive radiation of primates that succeeded implantation of the founder population on Madagascar.

We have recently reported studies of the locomotion and locomotor energetics of two of the smallest specialized lemurid leapers, *Lepilemur edwardsi*, and *Avahi occidentalis*, living in sympatry at Ampijoroa (WARREN & CROMPTON, in press, submitted manuscript). We showed that *L. edwardsi* had much smaller home ranges and nightly travel distance than *A.occidentalis*, climbed more and used larger, more vertical supports. On the other hand, *Avahi* leaped more often and further, utilized smaller supports, at lower angles to the horizontal, and occupied a higher stratum in the same trees. We showed that the behaviour of the two species could be related to the dietary difference between the two species, *Avahi* feeding selectively on younger leaves, fruit and flowers, *Lepilemur* feeding indiscriminantly on older leaves. We then compared the energetic cost of locomotion in these two Malagasy species to that in two species of

Galago, including *G. moholi* (WARREN & CROMPTON, in press, submitted manuscript) and to *Tarsius bancanus*. The former is one of the most specialized African VCLs, and the latter the Asian equivalent. We showed that *Avahi* had the highest absolute energy cost of locomotion, and the highest cost relative to its resting metabolic costs, and *L. edwardsi* had the lowest absolute costs of locomotion and a low relative cost similar to *Tarsius*. But while *Tarsius*, as a small bodied obligate animalivore, gains relatively large energy rewards for a successful hunt, *L. edwardsi* feeds on an energy poor diet, which needs fermentation in the gut to be fully utilizable, and may also need to detoxify its old-leaf food. *Tarsius* can afford to spend a high proportion of its energy on locomotion, as the locomotion brings high rewards: for *Lepilemur*, it does not, and *Lepilemur* cannot afford to invest extensively in leaping.

Both fermentation and detoxification impose their own energy costs, and are associated with relatively low basal metabolic rates (MCNAB, 1978). Usually, a low-quality, bulky diet is typical of the largest primates, but both *Avahi* and *Lepilemur* are near the lower empirical threshold of body size for folivory in primates (KAY, 1984). Moreover, their leaping locomotion imposes relatively high energy demands as it is a non-cyclic mode of locomotion, unlike walking or running and energy can only be carried over from one leap to the next if it is stored as elastic strain energy: internally, in tendons, or externally, in branches. To date there is no evidence that this occurs in large saltatory primates (DEMES *et al.*, 1995) and it seems unlikely in most small mammals (BIEWENER *et al.*, 1981)

A clue to the manner in which *L. edwardsi* may balance its energy budget is found in its choice of sleeping site during the day. While *Avahi* sleeps in huddles on relatively exposed tree forks, high up in the trees, and only moves to more sheltered sites during the hottest part of the day, we found that *L.edwardsi* always sleeps in holes in trees, and while most sleeping holes are found at about 4-5 metres above the forest floor, it may often be found in holes at less than a metre above ground level. Since the entrance to these holes is of usually quite large, such low sleeping sites obviously expose *Lepilemur* to predation by the most important terrestrial predator on Malagasy lemurs, the fossa, *Cryptoprocta ferox*. The smallest Malagasy primates, the mouse lemurs, have long been known to live in tree holes, and SCHMID (in press) has reported that at Kirindy, both species, *M. murinus* and *M. myoxis*, are often found in holes near ground level. She has shown that all three also go into periods of torpor during which their body temperature may drop to as little as 7°C, and their basal metabolic rates drop considerably, and associated the low sleeping holes with the need to reduce body temperature by going into the coldest part of the forest. These periods of torpor increase in drier seasons, when food is less available. Kirindy, like Ampijoroa, is Western dry deciduous forest. Here, the trees are slow growing, short in stature and often with relatively low diameter at breast height. The highly seasonal west coast of Madagascar has protracted periods without rain and many trees lose their leaves completely for half of the year. Insect and reptile numbers also rapidly decline in this period, as insects hibernate or overwinter as eggs and cocoons. In the Western dry forest, some insectivore-frugivores among the Malagasy lemurs (including *Cheirogaleus medius*) hibernate for the driest three months of the year and may also go into daily torpor (MCCORMICK, 1981). At Kirindy, SCHMID and GANZHORN (in press) have shown that *Lepilemur ruficaudatus* have the lowest recorded resting metabolic rate of any mammal yet measured. Thus, both Cheirogaleidae and Lepilemuridae appear to use torpor and low basal metabolic rates as a response to dietary energy shortages. However, low metabolic rates are not confined to these two families: *Eulemur fulvus*, although primarily frugivorous, has a metabolic rate well below

the expectation from KLEIBER's relationship (1961; MCNAB & WRIGHT, 1987). Amongst other Malagasy folivores, the fact that *Hapalemur spp.* eat cyanide-bearing bamboos would suggest (MCNAB, 1978) that they too are also likely to be found to have low metabolic rates for their size, while the precocious teething of the indriids (GODFREY *et al.*, in press.) suggests that they encounter seasonal shortages of food, and need to reduce lactation time.

Since torpor, low metabolic rates, and other indications of a need to survive seasonal shortages of energy are found in several families of Malagasy lemurs, it is parsimonious to conclude that these features, among Cheirogaleidae, are not the consequence of a characteristic which has been acquired by this group independently and in parallel with similar developments in at least the Lepilemuridae, but of one which was present in the ancestor of all Malagasy prosimians. We may also suggest that living Cheirogaleidae are likely to have changed least during their evolution from the common ancestral stock (CHARLES-DOMINIQUE & MARTIN, 1970). In possessing the characteristic of an ability to reduce basal metabolic energy requirements during seasonal scarcities in food supply, they were preadapted for surviving rafting across the Mozambique Channel. Low metabolic rates are not, however, confined to the Lemuriformes: *Loris* and *Nycticebus* have rates only 42% and 53% respectively of values to be expected from Kleiber's relationship (1961, MCNAB & WRIGHT, 1987) although rates in *Galago* are close to expectations from body mass.

Cheirogaleidae are also among the least specialized lemurs with respect to their locomotor system: as one of us has shown (CROMPTON, 1980, 1995, in press; OXNARD *et al.*, 1990; CROMPTON *et al.*, 1993) their elongated trunk makes it difficult, in leaping, for them to take off at the distance- or energy-efficient angle of 45°, or to rotate their bodies in flight so that the long hind limbs can be used to absorb landing forces. Thus, we should expect that differences in the kinematics of leaping should exist between the more specialized leapers among Lemuriformes, as a corollary of their distinct phylogenetic history. We have recently shown (WARREN & CROMPTON, in press, submitted manuscript) that *Avahi* shares with other Indriidae (DEMES & GÜNTHER, 1989) the ability to use the forelimb to rotate the body in flight, which *Lepilemur* lacks, and have further suggested that in this aspect, as in the more frequent use of forelimb-powered « ladder-climbing », it is reflecting a tendency towards suspensory postures and forelimb-powered locomotion found in the two other living indriids, *Indri* and *Propithecus,* (especially *P. tattersalli*; pers. obs.) which may at least in part be a response to the requirements of selective feeding on flowers and young leaves at large body size. The subfossil indriids *Babakotia* and *Palaeopropithecus* represent two progressive stages in the complete abandonment of leaping in favour of suspension by one lineage of very large indriids, while *Indri* represents the other extreme of richochetal thigh-powered leaping, at smaller body size (JUNGERS *et al.* 1991). We would suggest that there must be some threshold along the body size range in Indriidae beyond which leaping locomotion in pursuit of a selective diet of leaves is no longer energetically feasible, and/or mechanically tolerable, as it clearly is in the living indriids. Equally, in its hindlimb-powered climbing and greater use of vertical supports, *Lepilemur edwardsi* shows the same « vertical clinger and climber » behaviour suggested for its subfossil relative, the giant lemur *Megaladapis,* by JUNGERS (1977). Again, we would predict a threshold of increased body size where *Lepilemur* could not compensate adequately for the increased costs of locomotion by dormancy or reduced metabolic rates, and where leaping would be totally abandoned for clinging and hindlimb-powered climbing on vertical supports (in particular).

CONCLUSIONS

Thus, we would argue that the absence of an avatar in Madagascar for the small-bodied specialist leaper-animalivores of the African and Asian undergrowth, like *Tarsius* and *G. moholi*, and their apparent ecological replacement by the unspecialized frugivore-animalivore *Microcebus,* is a consequence of filtering-out of high-metabolic rate, high-energy-consumption primates during implanting of the ancestral Malagasy lemur stock on Madagascar, and the suitability of *Microcebus*-like abilities for torpor for survival in the dry forest typical of the rain-shadowed Western coast of Madagascar (where the ancestor would presumably have landed).

ACKNOWLEDGEMENTS

Our fieldwork has been funded by The Royal Society, the NERC, The Worldwide Fund for Nature (Hong Kong) and by the L.S.B. Leakey Foundation. RHC's fieldwork in Sabah was carried out in collaboration with Mr. P.M. Andau and the Department of Tourism and Wildlife of the Sabah Government. Our research at Ampijoroa was carried out in collaboration with UNESCO-PNUD and The University of Majunga under a Procès-Verbale of the Commission Tripartite and the Accord between the Department des Eaux et Forêts of the Government of the Republic of Madagascar and Jersey Wildlife Preservation Trust.

REFERENCES

ALEXANDER, R. McN., 1995. Leg design and jumping technique for humans, other vertebrates and insects. Phil. Trans. R. Soc. Lond., B: 235-248.

BIEWENER, A., R. McN. ALEXANDER & N.C. HEGLUND, 1981. Elastic strain energy in the hopping of kangaroo rats. J. Zool., 195: 369-383.

CARTMILL M., 1975. Strepsirhine basicranial structures and the affinities of the Cheirogaleidae. *In:* W.P. Luckett, W.P. & F.S. Szalay, (eds.) Phylogeny of the Primates. pp. 313-54. Plenum Press: New York,.

CHARLES-DOMINIQUE, P. & R.D. MARTIN, 1970. Evolution of lorises and lemurs. Nature, 227: 257-260.

CROMPTON, R.H., 1980. A leap in the dark: locomotor behaviour and ecology in *Galago senegalensis* and *Galago crassicaudatus*. Ph.D. Thesis, Harvard University, Cambridge, Mass.

CROMPTON, R.H., 1995. « Visual predation », habitat structure, and the ancestral primate niche. *In:* L. Alterman, G.A. Doyle & M.K. Izard, (eds.) Creatures of the Dark, Plenum Press, New York.

CROMPTON, R.H., W.I. SELLERS & M.M. GÜNTHER, 1993. Energetic efficiency and ecology as selective factors in the saltatory adaption of prosimian primates. Proc. R. Soc.Lond., B: 254: 41-45.

DUTRILLEAUX, B., J. COUTURIER, M. MULERIS, Y. RUMPLER & E. VIEGAS-PEQUIGNOT, 1986. Relations chromosomiques entre sous-ordres et infra-ordres et schéma évolutif général des primates. Mammalia, 50: 108-21.

DEMES, B. & M.M. GÜNTHER, 1989. Biomechanics and Allometric scaling in primate Locomotion and Morphology. Folia primatol., 53: 125-141.

DEMES, B., W.L. JUNGERS, T.S. GROSS & J.G. FLEAGLE, 1995. Kinetics of Leaping Primates: Influence of Substrate Orientation and Compliance. Am. J. Phys. Anthropol., 96:419-429.

DENE, H.T., M. GOODMAN & W. PRYCHODKO, 1976. Immunodiffusion evidence on the phylogeny of the primates. *In*: M. Goodman, R.E. Tashian, & J.H. Tashian (eds.) Molecular Anthropology. pp. 171-95.Plenum Press: New York.

GODFREY, L.R., W.L. JUNGERS, P.C. WRIGHT & J.L. JERNVALL (in press). Dental development in giant lemurs: Implications for their evolution and ecology. Proceedings of the International Conference on the Biology and Conservation of Prosimians, Chester, September 1995. Folia primatologica.

GODINOT, M. & M. MAHBOUBI, 1992. Earliest known simian primate found in Algeria. Nature, 357: 324-326.

JUNGERS, W.L., 1977. Hindlimb and pelvic adaptations to vertical climbing and clinging in *Megaladapis*, a giant subfossil prosimian from Madagascar. Yrbk. Phys. Anthropol., 20: 508-524.

JUNGERS, W.L., L.R. GODFREY, E.L. SIMONS, P.S. CHATRATH & B. RAKOTOSAMIMANANA, 1991. Phylogenetic and functional affinities of *Babakotia* (Primates), a fossil lemur from northern Madagascar. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 88:9082-9086.

KAY, R. F., 1984. On the use of anatomical features to infer foraging behavior in extinct primates. *In*: R.S. Rodman & J.G.H. Cant (eds.), Adaptations for Foraging in Non-human Primates, pp. 21-53. Columbia University Press, New York.

KLEIBER, M., 1961. The Fire of Life. Wiley: New York.

MARTIN, R.D., 1990. Primate Origins and Evolution. Chapman and Hall: London.

McCORMICK, S.A., 1981. Oxygen consumption and torpor in the fat-tailed dwarf lemur (*Cheirogaleus medius*): rethinking prosimian metabolism. Comp. Biochem. Physiol., 68A: 605-610.

McNAB, B.K., 1978. Energetics of Arboreal Folivores: Physiological Problems and Ecological Consequences of Feeding on an ubiquitous Food Supply. *In*: G.G. Montgomery (ed.) Ecology of Arboreal Folivores, pp. 153-162. Smithsonian Institution Press:Washington D.C.

McNAB, B.K. & P.C. WRIGHT, 1987. Temperature regulation and oxygen consumption in the Phillippine Tarsier, *Tarsius syrichta*. Physiol. Zool., 60(5): 596-600.

NAPIER, J.R. & A.C. WALKER, 1967. Vertical clinging and leaping - a newly recognised category of locomotor behaviour of Primates. Folia. Primatol., 6: 204-219.

OXNARD, C.E., R.H CROMPTON & S.S.LIEBERMAN, 1990. Animal Lifestyles and Anatomies. University of Washington Press, Seattle.

RASMUSSEN, D.T. & K. BIELA (in press) The evolutionary history of lorisiform primates. Proceedings of the International Conference on the Biology and Conservation of Prosimians, Chester 1995. Folia primatologica.

ROLLINSON, J.M.M. & R.D. MARTIN, 1981. Comparative aspects of primate locomotion, with special reference to arboreal cercopithecines. Symp. Zool. Soc. Lond., 48:377-427.

SCHMID, J. (in press). Daily Torpor in Mouse Lemurs, *Microcebus spp.*: Metabolic rate and Body Temperature.Proceedings of the International Conference on the Biology and Conservation of Prosimians, Chester 1995. Folia primatologica.

SCHMID, J. & J. GANZHORN (in press). Resting metabolic rates of *Lepilemur mustelinus ruficaudatus*. Ecology.

SIMONS, E.L. (in press). The prosimian fauna of the Fayum Eocene/Oligocene Deposits of Egypt. Proceedings of the International Conference on the Biology and Conservation of Prosimians, Chester 1995. Folia primatologica.

SIMONS, E.L. & D.T. RASMUSSEN, 1994. A remarkable cranium of *Plesiopithecus teras* (Primates, Prosimii) from the Eocene of Egypt. Proc. Natl. Acad. Sci USA, 99:9946-9950.

STOREY, M., J.J. MAHONEY, A.D. SAUNDERS, R.A. DUNCAN, S.P. KELLEY & M.F. COFFIN, 1995. Timing of Hot Spot-Related Volcanism and the Breakup of Madagascar and India. Science, 276:852-855.

WARREN, R.D. & R.H. CROMPTON (in press). Diet, Body Size and Energy costs of Locomotion in Saltatory Prosimians. Proceedings of the International Conference on the Biology and Conservation of Prosimians, Chester 1995. Folia primatologica.

WARREN, R.D. & R.H. CROMPTON (submitted manuscript). Lazy leapers: locomotor behaviour and ecology of *Lepilemur edwardsi* and *Avahi occidentalis*.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 267-274

GENETIC ANALYSIS OF *LEPILEMUR MUSTELINUS RUFICAUDATUS* POPULATIONS USING RAPD MARKERS

Michael LEIPOLDT [1], Astrid SCHLITZ [1], Jörg U. GANZHORN [2], & Jürgen TOMIUK [1]

[1] *Section of Clinical Genetics, Institute of Anthropology and Human Genetics, University of Tübingen, Wilhelmstr. 27, 72074 Tübingen,* GERMANY

[2] *Deutsches Primatenzentrum, Kellnerweg 4, 37077 Göttingen,* GERMANY[1]

ABSTRACT.- The genetic heterogeneity within and among natural populations of the brown weasel lemur, *Lepilemur mustelinus ruficaudatus,* was studied by random amplification of polymorphic DNA (RAPD). The populations are located in western Madagascar and have been subject to different degrees of fragmentation. By using six random primers in arbitrarily primed (AP-) PCR a total of 153 RAPD products were compared in a sample of 48 individuals. In the data at hand, there was no effect of population size on genetic variability. However, on the basis of nucleotide diversity the degree of molecular variability reflects a trend towards non-random mating behavior.

KEY-WORDS.- *Lepilemur mustelinus ruficaudatus,* Prosimiae, RAPD, Nucleotide Diversity, Population Genetic Structure, Habitat Fragmentation

RESUME.- L'hetérogénéité génétique à l'intérieur et entre des populations naturelles du Lémurien *Lepilemur mustelinus ruficaudatus* a été étudiée par l'amplification au hasard de ADN polymorphique (RAPD). Les populations sont localisées dans la région occidentale de Madagascar et ont subi différents niveaux de fragmentation. Par l'utilisation de six marqueurs arbitrairement marqué (AP-) PCR un total de 153 produits RAPD ont été comparés dans un échantillon de 48 individus. Dans les données disponibles aucun effet de taille de la population sur la variabilité génétique n'a été observé. Cependant, basé sur la diversité des nucléotides, le degré de variabilité moléculaire observé reflet des tendances vers un comportement d'accouplement non hasardeux.

MOTS-CLES.- Lepilemur mustelinus ruficaudatus, Prosimiae, RAPD, Nucléotide, Diversité, Structure génétique de la population, Fragmentation de l'habitat

INTRODUCTION

Over the last few centuries the forests of Madagascar became increasingly fragmented (BURNEY & MACPHEE, 1988; NELSON & HORNING, 1993a,b). However, there are not only man-made fragments, but the range of many species is subdivided by natural barriers such as the central high plateau or rivers. These barriers probably had important consequences for the evolution of the present biogeographic pattern, but the underlying mechanisms are poorly understood (BATTISTINI & RICHARD-VINDARD, 1972;

[1] address for correspondence

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

TATTERSALL, 1982; RICHARD & DEWAR, 1991; MARTIN, 1995; GANZHORN, submitted). In order to understand effects of habitat fragmentation on the differentiation of lemur species, we studied effects of natural and man-made fragmentation on genetic characteristics of *Lepilemur mustelinus ruficaudatus*.

MATERIAL AND METHODS

ANIMALS, MATERIAL SAMPLING AND DNA ISOLATION

Lepilemur mustelinus ruficaudatus of four different populations were captured from their day shelters in 1993 and 1994 near Morondava in western Madagascar. The locations of the sites are shown in figure 1. « Kirindy » represents a large forest bloc with a substantial population of *Lepilemur*. The two fragments « Manamby North/North » and « Manamby North/South » have been cut off from the northern forest bloc some 30-40 years ago. The resulting fragment was then subdivided by a new road around 1987. It is unclear to what extent this road represents an effective barrier for dispersal. « Manamby South » is south of the Morondava River. At present, this looks like a clear barrier for *Lepilemur*, at least in the small area where there is still forest left on either side of the river. More population statistics are given in Table I.

Table I. Geographical coordinates, size and population statistics for subpopulations of *Lepilemur mustelinus ruficaudatus*;P = mean and standard error of nucleotide diversity within populations calculated according to CLARK and LANIGAN (1993)

	Kirindy	Manamby North/North	Manamby North/South	Manamby South	Manamby combined
Abbreviation	Kirindy	MNN	MNS	MS	Manamby
Lat./Long.	20°04'/44°40'	20°24'/44°50'	20°26'/44°50'	20°28'/44°49'	
Size [km^2]	300	6-10	6	50	
Population size	60.000	100-200	60-110	3.000	
P	0.011±0.0027	0.012±0.0028	0.014±0.0030	0.007±0.0023	0.017±0.0038
Sample size	20	6	16	6	28

Skin samples were obtained by ear clipping from 48 individuals of *Lepilemur*. In some cases blood samples were added to the corresponding skin biopsy. The biopsies were used for DNA isolation after having been kept at ambient temperatures for up to 10 months in Queen's buffer (SEUTIN *et al.*,1991). DNA was isolated by standard

procedures (SAMBROOK *et al.*, 1989). DNA recovery was 5.0 to 30µg depending on biopsy size and blood admixture. The DNA obtained appeared high-molecular weight (>50kbp) and undegraded independent of the storage time in Queen's buffer as judged by electrophoresis in 0.5% agarose gels.

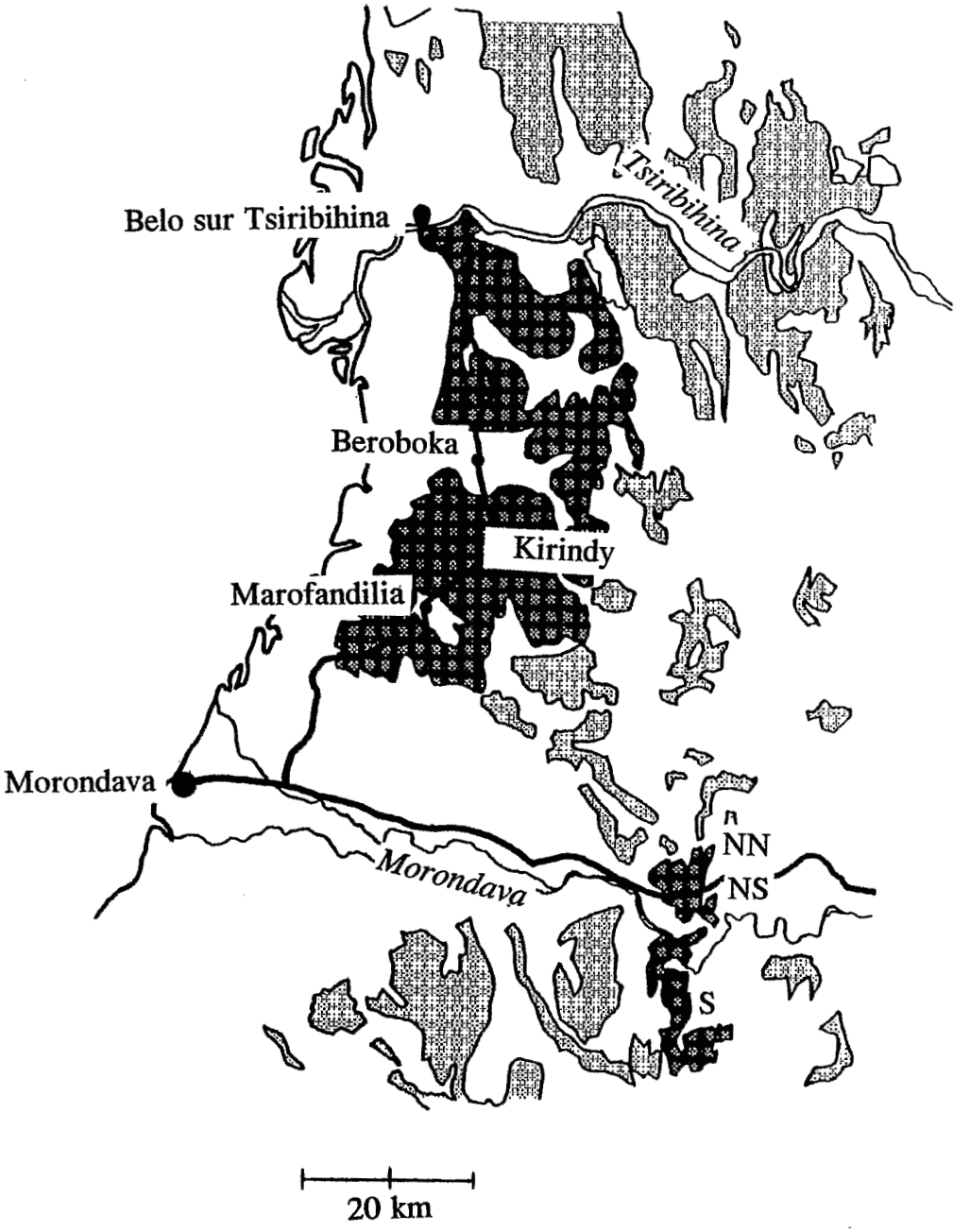


Fig. 1. Location of study sites in western Madagascar. The highlighted areas represent primary forest. Study sites are shaded darker than other forest. NN, NS, and S mark the forests called Manamby North/North, Manamby North/South, and Manamby South, respectively. Names in italics mark rivers.

RAPD - FINGERPRINTING

A total of 40 random 10-mer primers (Operon Technologies, Alameda,CA, USA, set A and H) were initially tested to find out the most informative ones. As the majority of primers produced clearly distinguishable patterns of amplification products on DNA of *Lepilemur,* we used the primers A01, A02, A04, A18, H14 and H17 for further analysis (Table II). Each amplified 20 to 31 bands with molecular weights from 0.3 kb to 3.0 kb. To ensure comparability and reproducibility of polymorphisms, at least two samples from previous amplifications were repeated in subsequent PCRs. Negative controls, containing no target DNA, were included in each PCR. Only bands were scored that appeared distinct, and reproducible. The size and distribution of RAPD bands was estimated using pBR 328/Bgl II and Hinf I digested DNA (Boehringer, Mannheim, Germany) as a molecular weight size marker, which was included twice in each electrophoretic run. The size of a particular RAPD product was calculated individually for each DNA sample. Details of RAPD-conditions are described by LEIPOLDT *et al.* (submitted,a).

Table II. Nucleotide sequence of random primers used for RAPD on genomic *Lepilemur* DNA

Primer designation	Nucleotide sequence
OPA - 01	5'- CAGGCCCTTC - 3'
OPA - 02	5' - TGCCGAGCTG - 3'
OPA - 04	5' - AATCGGGCTG - 3'
OPA - 18	5' - AGGTGACCGT - 3'
OPH - 14	5' - ACCAGGTTGG - 3'
OPH - 17	5' - CACTCTCCTC - 3'

STATISTICAL ANALYSIS

RAPD bands at each position on the gel were scored as either present or absent. The banding patterns were converted into a presence/absence matrix for each DNA sample and each primer separately. « 0 » means absence and « 1 » indicates presence of a particular band. Using the six random primers A01, A02 , A04, A18, H14 and H17 a total of 153 bands were obtained. The data matrix for all six primers was used for the

statistical analysis. On the basis of this matrix the nucleotide diversity (P) within populations and the nucleotide divergence (d) between populations were calculated using the RAPDDIP program written by CLARK and LANIGAN (1993). Nucleotide diversity was calculated on the basis of the cumulated data for all six primers.

RESULTS

RAPD profiles were produced on 48 samples of total DNA using six different single primers (Table II). Initially, we screened 40 single decamer primers with one DNA sample: four of them repeatedly failed to amplify any product, 26 reproducably allowed the amplification of multi - band RAPD patterns. For the analysis of the whole sample we chose arbitrarily two primers (OPA-04, OPH-14) which yielded medium numbers of banding profiles (20 - 23), and four primers (OPA-01, OPA-02, OPA-18, OPH-17) which produced a high number of bands (26 - 31). In total, 153 RAPD bands were observed: 129 and 137 in the samples from Kirindy and Manamby, respectively. Seventeen bands proved to be specific for Kirindy, 25 bands were Manamby-specific, *i.e.* were uniquely observed in only one of the two populations (Table III).

Table III. Total number, number of common and population-specific RAPD bands obtained with different primers on *Lepilemur* DNA

	Number of bands scored in			Population specific	
	Total sample	Kirindy	Manamby	Kirindy	Manamby
OPA - 01	31	24	28	3	7
OPA - 02	26	20	24	3	7
OPA - 04	23	21	21	2	2
OPA - 18	26	25	23	3	1
OPH - 14	20	18	17	3	2
OPH - 17	27	21	24	3	6
Total	153	129	137	17	25

The nucleotide diversity within the population is higher in the pooled sample of Manamby (1.7%) than in Kirindy (1.1%). The nucleotide divergence between these two populations of *Lepilemur* is 1.7% (Table IV). If the Manamby data are split into subgroups corresponding to the forest fragments, the mean nucleotide diversity varies between 0.7% and 1.4% in the samples from Manamby South (MS) and Manamby North/South (MNS), respectively. The population from Manamby North/North (MNN) shows an intermediate value of 1.2%. Comparison of the Manamby subgroups shows only slight differences (1.1 - 1.4%) of nucleotide divergence (d). The values of

divergence between the Manamby populations are almost identical to the d - values obtained by comparing the complete Kirindy data to the data of each of the Manamby subgroups (1.2 - 1.4%). Thus, except for the lower nucleotide diversity in the *Lepilemur* - population of Manamby South, genetic heterogeneity on the nucleotide level does not differ considerably within and between the populations.

Table IV. Nucleotide divergence (mean and standard error) between populations of *Lepilemur*, calculated according to CLARK and LANIGAN(1993); abbreviations as listed in Table I.

	MNS	MS	Kirindy
MNN	0.014±0.003	0.011±0.003	0.014±0.003
MNS		0.013±0.004	0.014±0.002
MS			0.012±0.002
Manamby			0.017±0.003

DISCUSSION

Since its first description as a method to detect genetic polymorphism that can be used as genetic markers in gene mapping and cloning of specific chromosomal regions (WILLIAMS *et al.*, 1990; MICHELMORE *et al.*, 1991; TELENIUS *et al.*, 1992), RAPD has been widely used for genetic analyses to characterize genomes from various sources (WELSH & MCCLELLAND, 1993; WILLIAMS *et al.*, 1993). The advantages of RAPD in the study of genetic variation over methods like RFLP -, VNTR - analysis, DNA - fingerprinting and DNA - sequencing are that (1) the number of loci that can be investigated is almost unlimited due to the large number of different random primers, (2) the genomes are analyzed randomly, *i.e.* representatively without discrimination between coding and non-coding sequences, and (3) analysis can be done without prior knowledge of DNA sequences of a particular organism. Practical disadvantages have been reported, though, such as nongenetic artifacts in RAPD patterns (RIEDY *et al.*, 1992; ELLSWORTH *et al.*, 1993) that could make interpretation difficult especially in pedigree analysis and thus demand methodological precautions to guarantee reproducibility and exclusion of artifactual bands (WILLIAMS *et al.*, 1993; BIELAWSKI *et al.*, 1995).

The present study applied RAPD to relate genetic diversity in free ranging populations of *Lepilemur mustelinus ruficaudatus* (*L.m.r.*) to differing degrees of habitat fragmentation. Six random primers produced 153 bands, some of which were specific for subpopulations. The nucleotide diversity within the total group of all 48 individuals is 0.014. If the sample is analyzed separately depending on the origin of the animals, similar P - values were obtained in the population of Kirindy (0.011) and the pooled samples from Manamby (0.017). The three subpopulations from Manamby had values between 0.007 and 0.014. Based on these values, fragmentation of the habitat of *L.m.r.* does not seem to have induced markable changes in the genetic structure of the populations analyzed.

The genetic variability of *L.m.r.* populations is similar to nucleotide diversities of 0.011 and 0.009 found in natural populations of *Microcebus murinus* and *M. rufus*, respectively (LEIPOLDT *et al.*, submitted,a). Comparable data for other free-ranging mammals are lacking, but compared to nucleotide diversity values of 0.001 to 0.003 in North American snake populations (GIBBS *et al.*, 1994), genetic diversity appears high in *L.m.r.* populations. This could be a general feature of *Lepilemur* spp. and possibly also for other lemur species which show substantial variability even in their karyotypes (RUMPLER & ALBIGNAC, 1978; ISHAK *et al.*, 1992). Genetic studies on *Lepilemur* populations of the same study area performed on 22 enzyme loci by protein electrophoresis can help to interpret the RAPD data (LEIPOLDT *et al.*, submitted,b). It suggests that the high degree of genetic diversity as identified by RAPD, can be the result of a process of genetic differentiation not visible morphologically.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank « La Commission Tripartite » du Gouvernement Malgache, le Ministère de l'Enseignement Supérieur, le Laboratoire de la Primatologie et des Vertébrés de E.E.S.S. d'Antananarivo, le Ministère pour la Production Animale et des Eaux et Forêts, and le Centre de Formation Professionelle Forestière at Morondava for their collaboration and the permission to work in Madagascar. We are very grateful to E. Rakotovao for indispensible help in the field. The support of P. Kaiser during the present study is acknowledged. This work was supported by the Deutsche Forschungsgemeinschaft.

REFERENCES

BATTISTINI, R. & G. RICHARD-VINDARD (eds.), 1972. Biogeography and Ecology in Madagascar. Dr. W. Junk B.V., Publishers, The Hague.

BIELAWSKI, J.P., K. NOACK & D.E. PUMO, 1995. Reproducible amplification of RAPD markers from vertebrate DNA. BioTechniques, 18: 856-860.

BURNEY, D.A. & R.D.E. MACPHEE, 1988. Mysterious island: What killed Madagascar's large native animals? Natural History, 97: 46-55.

CLARK, A.G. & C.M.S. LANIGAN, 1993. Prospects for estimating nucleotide divergence with RAPDs. Molecular Biol. Evol., 10: 1096-1111.

ELLSWORTH, D.L., K.D. RITTENHOUSE & R.L. HONEYCUTT, 1993. Artefactual variation in randomly amplified polymorphic DNA banding patterns. BioTechniques, 14: 214-217.

GANZHORN, J.U. (submitted). Nested patterns of species composition and its implications for lemur biogeography in Madagascar. Folia Primatol.

GIBBS, H.L., K.A. PRIOR & P.J. WEATHERHEAD, 1994. Genetic analysis of populations of threatened snake species using RAPD markers. Molecular Ecology, 3: 329-337.

ISHAK, B., S. WARTER, B. DUTRILLAUX & Y. RUMPLER, 1992. Chromosomal rearrangements and speciation of sportive lemurs (*Lepilemur* species). Folia Primatol., 58: 121-130.

LEIPOLDT, M., S. GRAUMANN; S. ATSALIS, J.U. GANZHORN, P.M. KAPPELER, J. SCHMID & J. TOMIUK (submitted,a). Speciation in Madagascar mouse lemurs revealed by RAPD-fingerprinting. Syst. Zool.

LEIPOLDT, M., R. RIES, M. WEIS, V. LOESCHKE, J.U. GANZHORN & J. TOMIUK (submitted,b). Genetic diversity of *Lepilemur mustelinus ruficaudatus*, a nocturnal lemur of Madagascar. Cons. Biol.

MARTIN, R.D. (in press). Prosimians: from obscurity to extinction? *In:* L. Alterman, K. Izard & G. A. Doyle (eds.) Creatures of the Dark. Plenum Press, New York.

MICHELMORE, R.W., I. PARAN & R.V. KESSELI, 1991. Identification of markers linked to disease-resistance genes by bulked segregant analysis: A rapid method to detect markers in specific genomic regions by using segregating populations. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 88: 9828-9832.

NELSON, R. & N. HORNING, 1993a. AVHRR-LAC estimates of forest area in Madagascar, 1990. Int. J. Remote Sensing, 14: 1463-1475.

NELSON, R. & N. HORNING, 1993b. Forest/non-forest classificatrion of Madagascar from AVHRR data. Int. J. Remote Sensing, 14: 1445-1446.

RICHARD, A.F. & R.E. DEWAR, 1991. Lemur ecology. Ann. Rev. Ecol. Syst., 22: 145-175.

RIEDY, M.F., W.J. HAMILTON III & C.F. AQUADRO, 1992. Excess of non-parental bands in offspring from known primate pedigrees assayed using RAPD PCR. Nucleic Acids Res., 20: 918.

RUMPLER, Y. & R. ALBIGNAC, 1978. Chromosome studies of the *Lepilemur*, an endemic Malagasy genus of lemur: contribution of the cytogenetics to their taxonomy. J. Hum. Evol., 7: 191-196.

SAMBROOK, J., E.F. FRITSCH & T. MANIATIS, 1989. Molecular Cloning: a Laboratory Manual. Ed. 2. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York.

SEUTIN, G., B.N. WHITE & P.T. BOAG, 1991. Preservation of avian blood and tissue samples for DNA analyses. Can. J. Zool., 69: 82-90.

TATTERSALL, I., 1982. The primates of Madagascar. Columbia Univ. Press, New York.

TELENIUS, H., N.P. CARTER, C.E. BEBB, M. NORDENSKJOLD, B.A.J. PONDER & A. TUNNACLIFFE, 1992. Degenerate oligonucleotide-primed PCR: general amplification of target DNA by a single degenerate primer. Genomics, 13: 718-725.

WELSH, J. & M. MCCLELLAND, 1993. Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. Nucleic Acids Res., 18: 7213-7218.

WILLIAMS, J.G.K., A.R. KUBELIK, K.J. LIVAK, J.A. RAFALSKI & S.V. TINGEY, 1990. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. Nucleic Acids Res., 18: 6531-6535.

WILLIAMS, J.G.K., M.K. HANAFEY, J.A. RAFALSKI & S.V. TINGEY, 1993. Genetic analysis using random amplified polymorphic DNA markers. Meth. Enzymol., 218: 704-740.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 275-282

HAIRY-EARED DWARF LEMUR (*ALLOCEBUS TRICHOTIS*) DISCOVERED IN A HIGHLAND RAIN FOREST OF EASTERN MADAGASCAR

Nasolo RAKOTOARISON [1], Helmut ZIMMERMANN [2], & Elke ZIMMERMANN [3]

[1] *Department Faune, Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza, BP 4096, Antananarivo 101,* MADAGASCAR

[2] *AK Natur- und Artenschutz in den Tropen, A.-Wolf-Str. 39, 70597 Stuttgart,* GERMANY

[3] *AG Biokommunikation, Deutsches Primatenzentrum, Kellnerweg 4, 37077 Göttingen,* GERMANY[1]

ABSTRACT.- Original data is presented on the discovery of an almost extinct lemur species, *Allocebus trichotis*, from a previously unknown distribution range in a highland rain forest of Eastern Madagascar. The biogeographic and conservational consequences and interests are also discussed.

KEY WORDS.- Distribution, Cheirogaleidae, *Allocebus*, Vocalization, Conservation, Evolution

RESUME.- Des données originelles sont présentées concernant la decouverte d'une espèce de Lémurien pratiquement éteinte, *Allocebus trichotis*, dans une région de répartition prealablement inconnue dans des forêts humides des terres hautes à l'Est de Madagascar. Les consequences et l'intérêt aussi bien pour la biogéographie que pour la conservation sont également discutés.

MOTS-CLES.- Distribution, Cheirogaleidae, *Allocebus*, Vocalization, Conservation, Evolution

INTRODUCTION

One of the most scarcely known Malagasy lemurs is the nocturnal hairy-eared dwarf lemur, *Allocebus trichotis*. This species is heavily threatened by the continued destruction of the eastern rain forests (MITTERMEIER *et al.*, 1994). It was given the highest priority rating in the IUCN/SSC Primate Specialist Group's Lemurs of Madagascar (MEIER *et al.*, 1991) and was put in the IUCN Red List as a critically endangered species. Until 1990, our knowledge upon this species was confined to only 5 museum specimens with unclear and unreliable origin and it was believed to be totally extinct (PETTER *et al.*, 1977). Then, MEIER and ALBIGNAC (1991) rediscovered *A. trichotis* in northeastern Madagascar in the tropical lowland rain forest area of Mananara. They provide a first description of live animals and stressed basic information on habitat, sleeping sites, nutrition, and conservation status. Later on, RUMPLER *et al.*

[1] Corresponding author: PD Dr. Elke Zimmermann, Deutsches Primatenzentrum, Kellnerweg 4, 37077 Göttingen, GERMANY

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

(1995) investigated its karyology and found no differences to the *Microcebus/Cheirogaleus/Mirza* clade.

Up to now, this cryptic and highly endangered nocturnal lemur species was only known from the primary lowland rain forest area around Mananara in northeastern Madagascar. Conducting a field study on the distribution of mouse lemurs in central eastern Madagascar, we discovered this species for the first time in a highland rain forest area in eastern Madagascar, in the vicinity of a very popular touristic area, the area of Andasibe.

We give here a first account on its discovery in this area along with further information on its distribution, morphology, ecology and behaviour and also provide a first description of its vocalization. The information presented is based on three survey studies in october 1994 and april and september 1995 and interviews with local villagers. Additionally, further data on its biology were gained by two animals housed at Parc botanique and zoologique de Tsimbazaza (PBZT), Antananarivo, Madagascar.

RESULTS AND DISCUSSION

DISTRIBUTION

To date, published information on *A. trichotis* localities is restricted to the area of Mananara. We discovered this species for the first time in a highland primary rain forest area, the area of the Forêt de Vohidrazana, close to the very popular touristic area of Andasibe.

During a nocturnal census in the area southward of the river of Sandrasoa, one of us (NR) spotted four A. trichotis by headlamp about 2 km west of the railway station of Fanovana. Exploring tree holes of dead trees in this area lateron, we found a sleeping tree of this species. Four animals slept together in the same hole of a dead fallen tree from which two escaped. The other two could be caught and are kept until now in PBZT.

Interestingly, recent and yet unpublished findings provided new evidence for a more widespread occurrence of *A. trichotis* in Madagascar. A sighting of three animals was made in the Reserve naturelle integrale de Zahamena (RAKOTOARISON, 1995). One animal could be captured there. Further possible sightings were made in Cap Masoala (STERLING & RAKOTOARISON, pers. observ.) and in the Reserve Speciale d'Anjanaharibe-Sud (SCHMID, pers. observ.). A distribution map with known and suggested localities is presented in figure 1.

Altogether, these reports support the working hypothesis that *A. trichotis* possesses a broader distribution range in eastern Madagascar than previously assumed. Its cryptic and nocturnal life style in the dense primary rain forest, however, and its overall similarity to *Microcebus rufus*, to which it often lives in sympatry, makes its detection difficult. Thus, according to our interviews with local villagers in the area of Ambavaniasy only some of them distinguish *Allocebus trichotis* from *Microcebus rufus*. « Antsidy mavo » (Antsidy = mouse-like lemur, mavo = grey) is then used for the first species, « Antsidy mena » (mena = red) for the latter.

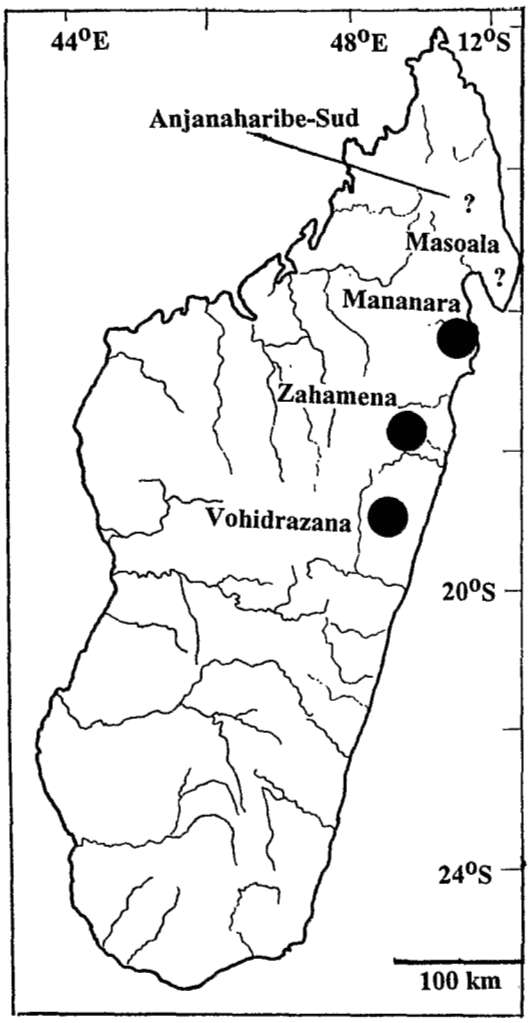


Fig. 1. Geographical distribution of *A. trichotis* based on recent sightings (dots= sightings confirmed by caught animal; ? = sightings unconfirmed)

MORPHOMETRIC DESCRIPTION

A summary of the morphological measurements taken from two animals captured in the rain forest, Forêt de Vohidrazana, and from one animal in R.N.I de Zahamena along with a comparison to existing data is provided in table I. Compared to the existing data, the adult male of Vohidrazana is larger and has a shorter tail than the animals of the lowland forest. Its phenotype corresponds well to the description already given by MEIER *et al.* (1991).

Habitat, sleeping site and sleeping groups

The habitat of *A. trichotis* in the area of Forêt de Vohidrazana are slopes with primary highland rain forest vegetation of an altitude between 680 and 1235 m . The canopy height ranges between 15 and 20 m. We found and caught *Microcebus rufus* in sympatry. Several *Indri indri* groups were heard. According to interviews with local

villagers the following lemur species are found in the same range : *Hapalemur* ssp., *Lepilemur* ssp., *Avahi* ssp., *Cheirogaleus* ssp., *Propithecus* ssp., *Varecia variegata* and *Eulemur fulvus*.

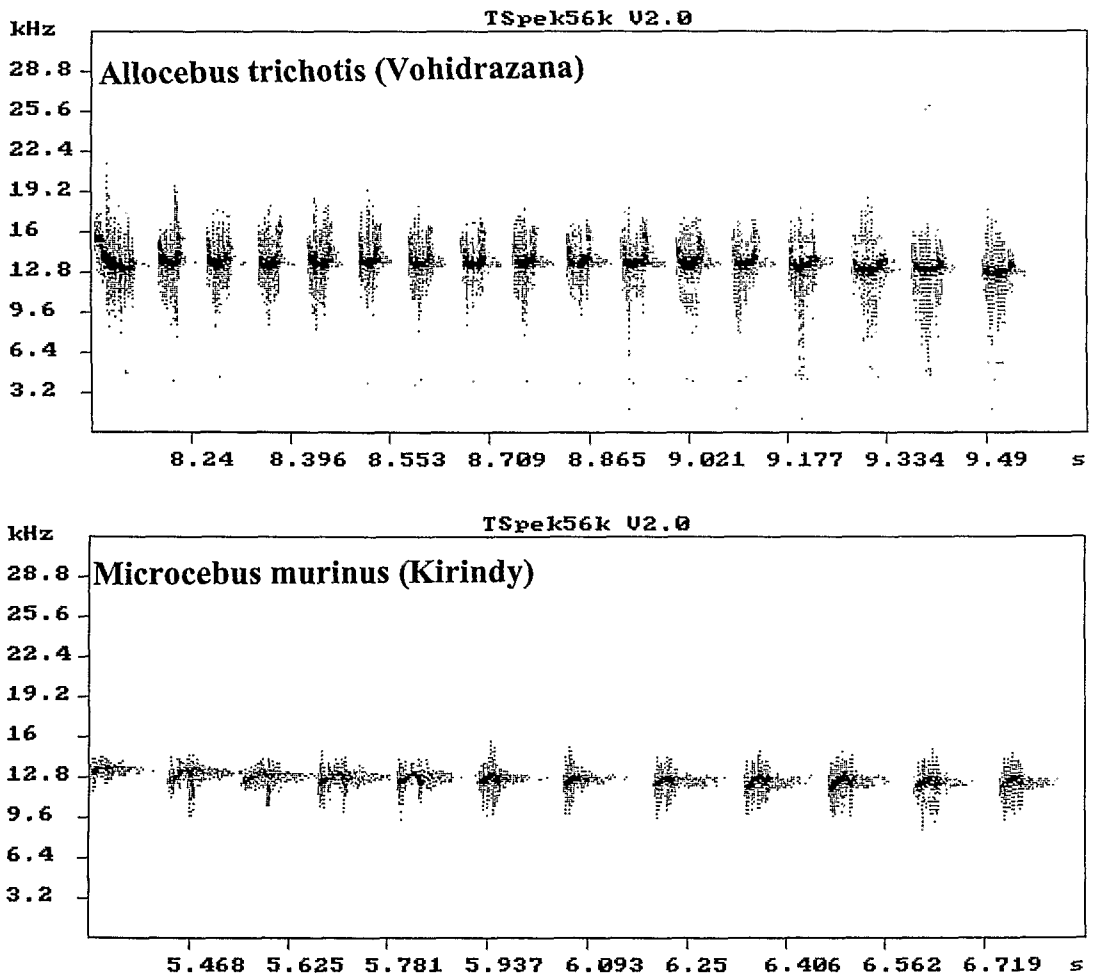


Fig. 2. Sonagram of an attention call of *A. trichotis* and a context-homologous call of *Microcebus murinus* (calls were recorded with Sennheiser MKH 416 microphone on a TDK MA90 Metall cassette, Sony professional walkman WM-D-6C).

The eight located *Allocebus* were all found at the edge of the primary rain forest. Sightings of four animals were made in dense vegetation at a height of 4 to 6 m by means of a headlamp during a nocturnal census. Four animals were found during the day, resting inside a hole in a relatively large dead tree trunk. From these, two adult animals escaped, one adult and one juvenile male were caught by hand. From these animals measurements were taken. The sleeping site of these four animals (site 1 in table II) as well as two further sleeping sites where local villagers have caught this species are characterized in table II.

Seasonality

Reliable information upon seasonality in activity and reproduction of wild and captive animals is lacking (MEIER *et al.*, 1991).

We have measured body weights and testes sizes of the adult male kept in PBZT over six consecutive months to get first data upon potential seasonal changes. Results are presented in table III. They imply a seasonal activity and reproduction mode for this species with a time of increased body weight and reduced activity in the drier and colder season from Mai to August. Testes regressed to a non-measurable size during this period. They start to increase again in early September. According to local villagers, *A. trichotis* can be hardly found from June to September. It emerges again from the end of September/beginning of October and can be seen until Mai. These findings provided some evidence for both, seasonality in general activity and seasonality in breeding activity similar to that found in Microcebus (ZIMMERMANN, 1995).

Vocalization

Nothing is known upon social and communication behaviour in *A. trichotis*. We recorded attention calls of the two animals maintained in PBZT and analyzed them by means of computer spectrography. **A sonagram is presented in figure 2**, measurements of the acoustic characteristics in table IV.

Call structure of the short whistle series is harmonic and similar to that of *Mirza ssp.* and *Microcebus ssp.* and quite distinct to *Phaner* (ZIMMERMANN, in press), a trend implying closer affinities to the *Microcebus/Mirza* than to the *Phaner* clade.

CONSERVATION

Until now, the area where we discovered *A. trichotis* is unprotected. The primary highland rain forest is currently logged with increasing rate by local villagers for tavy culture. For effective future preservation of this rare and highly endangered species, three major actions are being undertaken simultaneously:

1. Habitat protection

Habitat protection is a vital need and more effective by creating a network of protected areas. We are currently discussing with VITA (Volunteers in Technical Assistance) and governmental agencies (ANGAP) to enlarge the Parc National de Mantadia towards the south to preserve a part of the primary highland rain forest where Allocebus was found.

2. Long-Term Field Studies

Longterm field studies are urgently needed to improve conservation programs for this species in the near future. Thus, we have already started surveys especially in the area of Ambavaniasy, Andasibe and Mantady to get information upon the present distribution, population density and status of this species in the highland primary rain forests. Furthermore, the biology, life history and population variability of both lowland and highland rain forest populations have to be studied and compared to get information on habitat requirements, predation pressures, feeding ecology, social organisation, communication and taxonomic status.

3. Breeding Programs

We have already initiated a breeding program for this species in captivity to enlarge our present knowledge of the taxonomy, behavior, physiology and genetics. It should be expanded to enhance the possibility for exchanging animals of known origin for the establishment of self-sustaining populations in captivity.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank the following persons and institutions for their help and support: Our field guide Rasamoelina (called Rasamy) and the local villagers of Ambavaniasy for informations, the « Commission Tripartite » of the Malagasy government and the Direction des Eaux et Forêts for their permission to conduct this study, the Parc botanique et zoologique de Tsimbazaza, in particular, the head of the Department Faune, Gilbert Rakotoarisoa, for their help in keeping the animals, the German Primate Center (DPZ) and the German Research Council (AZ Zi 345/ 1, 8-1,2) for financial support, and Hans-Jürg Kuhn and Yves Rumpler for important discussions and comments.

REFERENCES

MITTERMEIER, R.A., I. TATERSALL, W.R. KONSTANT, D.M. MEYERS & R.B. MAST, 1994. Lemurs of Madagascar. Conservation International, Washington.

MEIER, B. & R. ALBINGNAC, 1991. Rediscovery of *Allocebus trichotis* in North East Madagascar. Folia Primatol., 56:57-63.

PETTER, J.J., R. ALBIGNAC & Y. RUMPLER, 1977. Faune de Madagascar 44: Mammifères Lémuriens (Primates Prosimiens). ORSTOM and CNRS, Paris.

RAKOTOARISON, N., 1995. First Sighting and Capture of the Hairy-eared Dwarf Lemur (*Allocebus trichotis*) in the Nature Strict Reserve of Zahamena. Report to Conservation International, May 1995, unpubl.

RUMPLER Y., S. WARTER, M. HAUWY, B. MEIER, A. PEYRIERAS, R. ALBIGNAC, J.-J. PETTER & B. DUTRILLAUX, 1995. Cytogenetic Study of *Allocebus trichotis*, a Malagasy Prosimian. Am. J. Primatol., 36: 239-244.

ZIMMERMANN, E., 1995. Loud Calls in Nocturnal Prosimians: Structure, Evolution and Ontogeny. *In:* E. Zimmermann, J.D. Newman & U. Jürgens (eds.), Current Topics in Primate Vocal Communication. pp. 47-72. Plenum Press, New York.

ZIMMERMANN, E. 1995. Vocal Communication in Nocturnal Prosimians. *In*: L. Alterman, G.A. Doyle & K. Izard (eds.), Primates of the Dark. Plenum Press, New York (in press).

Table I. Measurements of hairy-eared dwarf lemurs at different localitites

Animals	M (ad) *	M (sad) *	M (sad) **	M (sad)***	M(ad)***	M(ad)***	F (ad)***	F (ad)***
Body weight (g)	65 [1]	36 [1]	45[2]	58	75[3], 98[4]	98[4]	80[3], 78[4]	90[4]
Interorbital distance,mm	9.6	-	8.9	4	7	8	6	9
Extraorbital distance,mm	23.4	-	23.2	24	23	27	30	25
Head length, mm	38.3	34.5	35.7	-	-	-	-	-
Head width, mm	25.85	21.9	23.3	-	-	-	-	-
Ear length, mm	17.9	15	16.3	-	-	-	-	-
Ear width, mm	19.2	11.35	15.2	-	-	-	-	-
Hindfoot length, mm	25.5	23.6	36	-	-	-	-	-
Tail length, mm	140	113	120	135	195	160	165	150
Body length, mm	120	55	80	-	-	-	-	-
Head/body length, mm	178.3	147.5	157.7	140	125	135	145	130

Locality: *Vohidrazana, **Zahamena, ***Mananara (2); 1=July, 2=March, 3=September, 4= February ; M= male, F= female, ad=adult, sad= subadult

Table II. Characterization of sleeping holes of *A. trichotis*

Hole	Tree height	Height hole	Diameter tree at hole	Diameter Entrance	Depth Hole
1	8m	2.15m	0.637m	0.042m	0.61m
2	12 m	1.4 m	0.715 m	0.045-0.05 m	0.42 m
3	15m	1.45m	1.62m	0.14m	1.00m

Table III. Seasonal changes in body weight and testes sizes of an adult *A. trichotis* male in captivity

Month	APR	MAI	JUN	JUL	AUG	SEP
Body weight (g)	65	78	85	65	60	60
Testes width (mm)	9.1	-	-	-	-	11.3
Testes length (mm)	8.9	-	-	-	-	10.5

Table IV. Acoustic characteristics of attention calls in *A. trichotis* (n= 10 series/N=2 males)

		Fundamental frequency (kHz)			Unit duration (ms)			Interunit interval (ms)		
		Mean(SD)	Min	Max	Mean(SD)	Min	Max	Mean(SD)	Min	Max
Onset	Start	12.842(0.923)	11.62	15.04	53(14)	31	75	40(11)	28	63
	Peak	16.128(0.327)	15.52	16.64						
Middle	Start	12.832(0.47)	11.84	13.44	39(6)	31	44	46(7)	31	56
	Peak	16.546(0.821)	15.52	17.6						
End	Start	12.329(0.936)	10.4	13.92	49(9)	31	59	64(12)	44	84
	Peak	14.892(1.394)	12.8	16.64						

	Mean	Min	Max
Series duration (ms)	1525(185)	1125	1703
Units/sec	12.4(0.7)	12	14
Number units/ series	18.7(2)	14	21

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 283-293

THE HOLOCENE DISTRIBUTION OF *HYPOGEOMYS* (RODENTIA: MURIDAE: NESOMYINAE) ON MADAGASCAR

Steven M. GOODMAN [1] & Daniel RAKOTONDRAVONY [2]

[1] *Field Museum of Natural History, Roosevelt Road at Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605,* U.S.A. *& WWF, Aires Protégées, B.P. 738, Antananarivo (101),* MADAGASCAR (SMG)

[2] *Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo, B.P. 906, Antananarivo (101)* MADAGASCAR (DR)

ABSTRACT. - Subfossils from Holocene deposits on Madagascar contain remains of two endemic rodents, *Hypogeomys antimena* and *H. australis*. *H. antimena* is currently restricted to a limited area of forest north of Morondava and the subfossil remains indicate that over the past 1,400 years its range extended at least 475 km further south. *H. australis* was still extant 4400 years ago, and it once occurred from southeastern Madagascar north to at least the Antsirabe region.

KEY-WORDS.- *Hypogeomys*, Nesomyinae, Range contraction, Extinction, Madagascar

RESUME.- Des dépôts de l'Holocène contiennent des restes subfossiles de deux rongeurs endémiques malgaches: *Hypogeomys antimena* et *H. australis*. Actuellement, la distribution géographique d'*H. antimena* est limitée à une zone forestière restreinte au nord de Morondava. Des restes subfossiles indiquent cependant qu'il y a 1400 ans environ, son aire de répartition s'étendait d'au moins 475 km vers le sud de Madagascar. *H. australis* s'est éteint il y a 4400 ans, mais à un moment donné, l'espèce était présente depuis l'extrême sud-est de Madagascar jusqu'au moins la région d'Antsirabe vers le nord.

MOTS-CLES. - *Hypogeomys*, Nesomyinae, Distribution réduite, Extinction, Madagascar

INTRODUCTION

Over the past few millennia the fauna of Madagascar has undergone dramatic changes. Paleontologists are still trying to understand the extent, impact, and causes of these changes, but it is clear that numerous vertebrates have gone extinct and the distributions of others have greatly contracted. Few extant mammals on Madagascar have a more geographically limited range than the Malagasy Giant Jumping Rat *Hypogeomys antimena*. Paleontological evidence indicates that during the Quaternary this genus had a much broader distribution on the island. The purpose of this paper is to review the taxonomy and history of subfossil *Hypogeomys* and to present some ideas on why members of this genus may have disappeared from portions of their former ranges.

Hypogeomys belongs to the subfamily Nesomyinae (Family Muridae), an endemic group of Malagasy rodents (MUSSER & CARLETON, 1993). All of the native rodents of the island are placed in the Nesomyinae, although it is unknown if this subfamily is monophyletic. The modern distribution of *H. antimena*, the only living species within the

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

genus, is restricted to a narrow coastal zone of dry deciduous forest north of Morondava (Fig. 1). *H. antimena* has several unusual morphological and behavioral adaptations. It has unusual social behavior, is herbivorous, and digs deep extensive subterranean burrows in sandy soil (COOK *et al.*, 1991; VEAL, 1992; SOMMER, 1994).



Fig. 1. Map of the Holocene and current distribution of *Hypogeomys* spp. on Madagascar. Circles = general localities mentioned in text, squares = subfossil sites of *Hypogeomys antimena*, and triangles = subfossil sites of *H. australis*.

In 1869, A. GRANDIDIER (p. 339) described *Hypogeomys antimena* from the region « sur les rives du Tsidsibon [=Tsiribihina] et de l'Andranoumène [=Andranomena], deux rivières du Ménabé indépendant » (portions in brackets after CARLETON & SCHMIDT [1990, p. 25]). Subfossils of *H. antimena* have been previously reported from two localities on the Mahafaly Plateau, southwestern Madagascar, both outside of this species' known modern range. In 1937 LAMBERTON (p. 18) described remains of *H. antimena* from Ankazoabo Cave (24°34'S, 43°55'E), about 15 km N of Itampolo, and 475 km S of Morondava. Further, MACPHEE (1986) recovered material of *H. antimena* in Mitoho Cave (24°03'S, 43°45'E), Lake Tsimanampetsotsa, which is about 70 km N of Itampolo. No radiocarbon date is available for these *Hypogeomys* subfossils, but based on C^{14}-dates of similar types of subfossils, all are of Quaternary age, presumably Holocene. The basis for the record reported by CHANUDET (1975 : 235) of *H. antimena* from Ampasambazimba (18°39'S, 46°01'E) on the central high plateau, about 100 km W of Antananarivo, is unknown.

In 1903 G. GRANDIDIER described a subfossil species, *Hypogeomys australis*, based on material found by Alluaud in Andrahomana Cave (25°50'S, 46°40'E), 40 km W of Tolagnaro, and now housed in the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN). The type specimens illustrated by Grandidier (1903) of *H. australis* are a right

mandible (MNHN MAD 1646) and right maxilla (MNHN MAD 1647), both specimens have complete molar dentition. The teeth of the latter specimen are distinctly more worn than the former, and they presumably represent two individuals (Fig. 2a & b). The excavations of Alluaud in the Andrahomana Cave were continued by Sikora (GRANDIDIER, 1902; CHANUDET, 1975) and a collection of over 40 *Hypogeomys* bones were obtained which are now held in the Natural History Museum, London (BMNH). Only one other record of *H. australis* has been traced. LAMBERTON (1946, plate IIIf) published a photograph of a rodent bone labelled, « fémur de l'*Hypogeomys australis*. » The bone is inscribed with the locality « Beloha » (25°10'S, 45°03'E), which is a subfossil site in extreme southern Madagascar that Lamberton worked in 1932. This specimen has not been located.

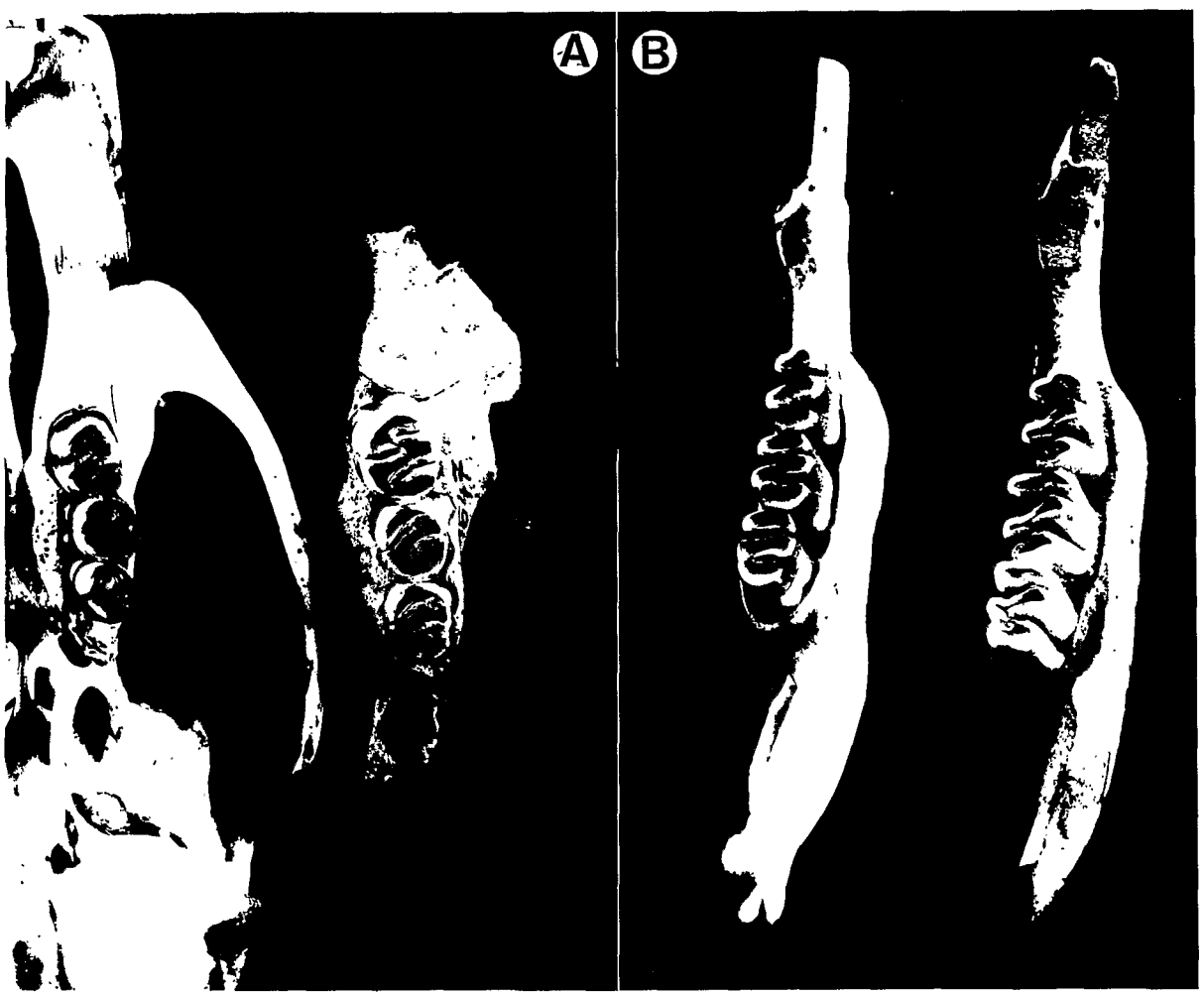


Fig. 2. a) View of maxillary tooth rows of recent *Hypogeomys antimena* (left) collected in the Kirindy Forest, Morondava (Field Museum of Natural History [FMNH] 151995) and the type of *Hypogeomys australis* (right) excavated from Andrahomana Cave (MNHN MAD 1647) and b) view of mandibles of *antimena* (left) from Kirindy (FMNH 151995) and type of *australis* (right) from Andrahomana (MNHN MAD 1648). Photograph by Diane White.

G. GRANDIDIER (1912) described a second subfossil species, *Hypogeomys boulei*, from remains recovered at Ampasambazimba. When this material was reviewed by LAMBERTON (1946, p. 40), it was determined to be of an extinct « aardvark, » *Plesiorycteropus madagascariensis*, a genus which has been recently revised and allocated to a new order of mammals (MACPHEE, 1994).

In the MNHN there are other specimens referable to *Hypogeomys*. These include a tibia (MAD 355) from Tsirave (21°50'S, 45°07'E), located near the Mangoky River and about 165 km inland from Morombe; a proximal half of a tibia (1931.6) from Ampoza, (22°20'S, 44°44'E), east of Ankazoabo and about 125 km southeast of Morombe; and three tibia (MAD 356-358) obtained near Antsirabe (19°51'S, 47°02'E), on the central high plateau.

DISCUSSION

IS *HYPOGEOMYS AUSTRALIS* A DISTINCT SPECIES?

Sufficient material of modern *Hypogeomys antimena* from the Morondava region and subfossil *H. australis* from the Andrahomana Cave is available for morphometric comparison (Table I). Within the modern *antimena* sample there is no evidence of sexual dimorphism and in all subsequent analyses males, females, and unsexed specimens have been combined. In virtually all cases, there is little to no overlap in the bone measurements of the Morondava and Andrahomana samples and they are statistically different from one another. *Australis* was a distinctly larger animal than *antimena*, although the two were similar in tooth and cusp structure.

SPECIFIC ALLOCATION OF *HYPOGEOMYS* SUBFOSSILS FROM CENTRAL MADAGASCAR

The material recovered from near Antsirabe consists of two completely ossified tibia and one partially ossified tibia. The total length of the two ossified bones (MNHN MAD 358 and 356) exceeds the known range of *antimena* from Morondava and falls within the range of *australis* from Andrahomana Cave (Fig. 3, Table I). The proximal tibia of one of the two ossified specimens is partially broken while the proximal width of the second tibia (MAD 358) falls within the range of *australis*. There is no significant difference in the distal tibia width between the two species (Table I). The proximal portion of a tibia from Ampoza falls within the size range of *antimena*. The specimen from Tsirave is unossified, but in general size and shape appears to be assignable to *antimena* (Fig. 4). On the basis of the available material, it appears that *Hypogeomys australis* once occurred at sites near Tolagnaro in the southeast and north to at least the Antsirabe region, while the distribution of *antimena* once extended much further south than the current limited range near Morondava (Fig. 1).

RADIOCARBON DATING

Two AMS radiocarbon dates are available for material of *Hypogeomys*. A small fragment from the Ampoza (MNHN 1931.6) tibia assigned to *antimena*, produced a date of 1350 ± 60 BP (Beta-72676 CAMS-13677) and a piece of *australis* bone from Andrahomana Cave (BMNH M.7395) yielded a date of 4440 ± 60 BP (Beta-73370, CAMS-14053).

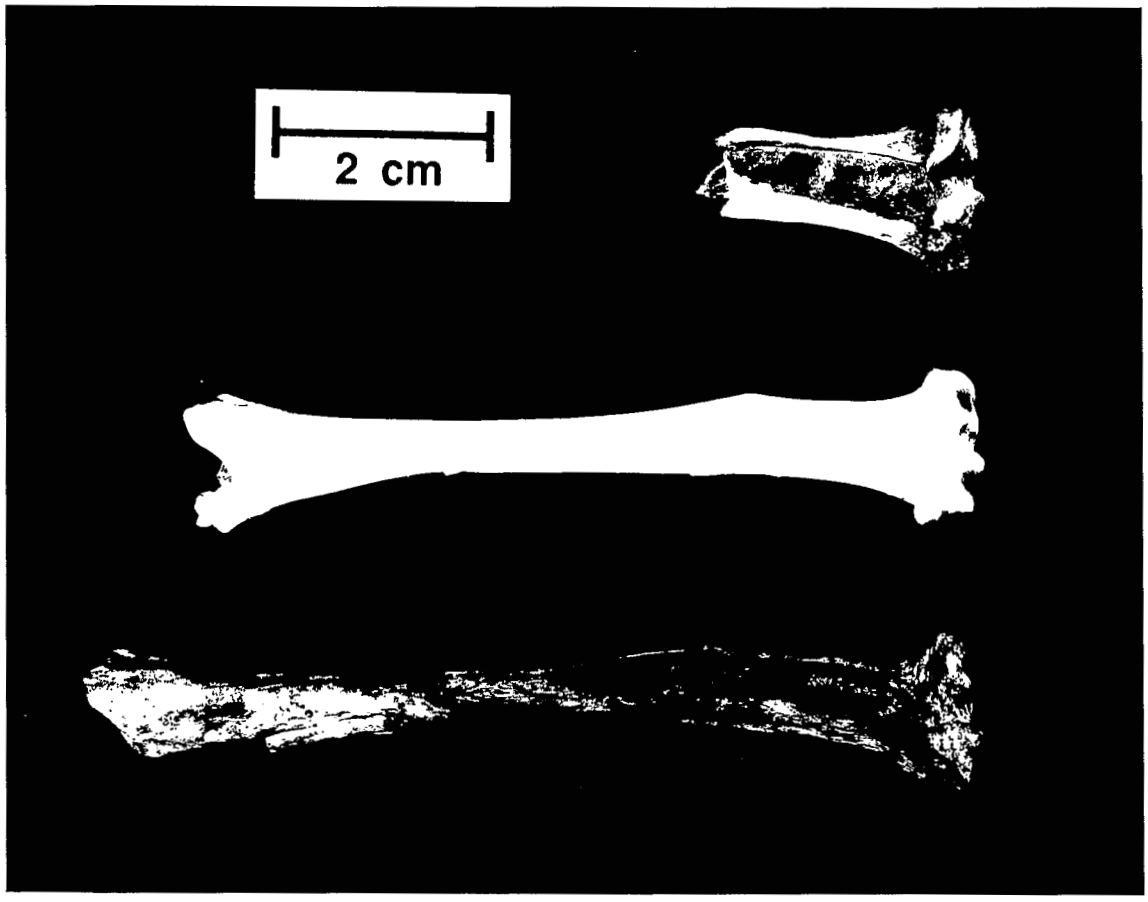


Fig. 3. Tibia (from left to right) of *Hypogeomys antimena* collected from the subfossil site of Ampoza (MNHN 1931.6), modern *antimena* from the Kirindy Forest (FMNH 151995), and *Hypogeomys australis* obtained from a subfossil site near Antsirabe (MNHN MAD 356). Photograph by Diane White.

WHAT FACTORS LED TO THE DRAMATIC CHANGE IN THE DISTRIBUTION OF *HYPOGEOMYS* SPP.?

Since nothing is known about the natural history of *Hypogeomys australis* it is difficult to extrapolate clues to understand its disappearance. However, like *antimena*, *australis* is presumed to have lived in excavated burrows in areas with friable or sandy soils. In modern times *H. antimena* is restricted to a limited region and specific habitat -

coastal deciduous dry forest mixed with baobabs on sandy or lateritic soils (COOK *et al.*, 1991). Further, they tend to occur in forests where the floor is largely covered with leaf litter. The average annual rainfall near Morondava is 800 mm (DONQUE, 1975). This is in contrast to the Mahafaly Plateau, where the flora is composed of sub-arid thorn scrub, dominated by a highly specialized xerophytic flora, with virtually no leaf litter, and an annual average rainfall of less than 350 mm (DONQUE, 1975; KOECHLIN *et al.*, 1974; MACPHEE, 1986). Although both of these forest types belong to the Western Region, they show many floristic differences (HUMBERT, 1954; WHITE, 1983).

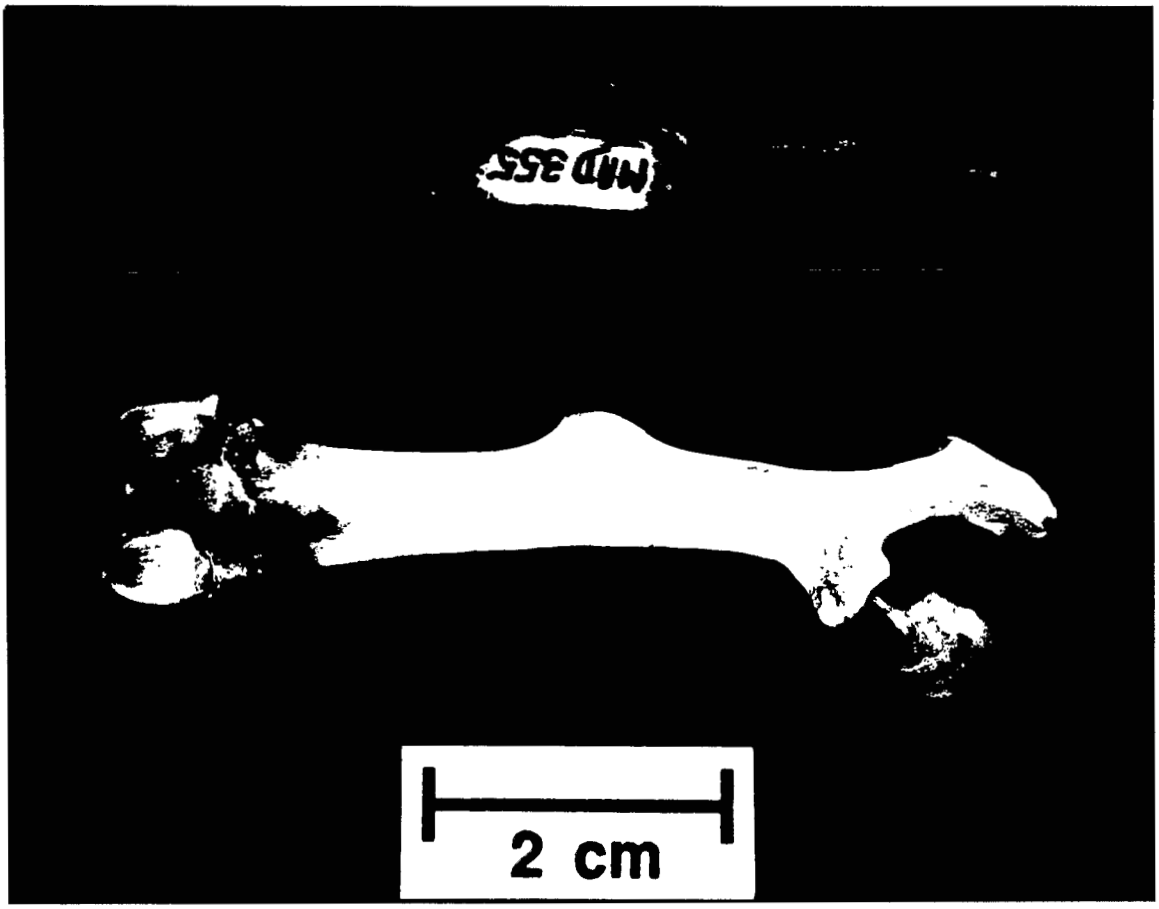


Fig. 4. Femurs of (left to right) of a subfossil, subadult *Hypogeomys antimena* from Tsirave (MNHN MAD 355) and modern *H. antimena* from the Kirindy Forest (FMNH 151995). Photograph by Diane White.

One of the problems in trying to interpret the habitat formerly occupied by *Hypogeomys antimena* in the Mahafaly Plateau region, is to understand exactly where it occurred. The plateau is a broad expanse of exposed and extremely rugged limestone with relatively pristine sub-arid thorn scrub. The western escarpment is covered with limestone debris, and then abruptly drops about 100 m in elevation to the Lake Tsimanampetsotsa plain and to an area of pulverized chalk grading into coastal sand dunes (see diagram in PERRIER DE LA BATHIE, 1934, p. 165). Mitoho Cave, the site at

which MACPHEE recovered material of *H. antimena*, is located near the base of the escarpment and within a kilometer of the lake edge. Ankazoabo Cave is also on the edge of the Mahafaly Plateau escarpment (LAMBERTON, 1937, p. 13). Since extant *H. antimena* dig deep subterranean burrows in friable soils, it is presumed that the animals formerly occurring in the Mahafaly Plateau region inhabited the sandy coastal plain to the west of the escarpment (DURANTON, 1975), rather than the jagged rocky plateau, and either visited the caves in search of freshwater or were deposited there as remains of predators' meals. Bones of large carnivores (*Cryptoprocta*) and a large extinct eagle (*Aquila*) have been identified from Mitoho and Ankazoabo caves (LAMBERTON, 1937; MACPHEE, 1986, GOODMAN; 1994). The soils near Ampoza, further inland, are made up of friable sandy ground, which would meet the habitat requirements of *H. antimena*.

An intriguing question is what caused the dramatic change in the distribution of *H. antimena* over a relatively short period of time? This species experienced a range reduction of hundred of kilometers in less than 1400 years. Three possibilities can be offered: natural ecological change, specifically aridification; human-induced habitat modification; or local extinction caused by human hunters (DEWAR, 1984):

1) Ecological change - There is good evidence that in the past few millennia southwestern Madagascar has become distinctly drier. The dramatic effects of this aridification are supported by the extinction or local disappearance of several vertebrates that required more mesic conditions than currently available in the region (MACPHEE, 1986; GOODMAN & RAKOTOZAFY, in review). BURNEY (1993) analyzed a pollen core, representing a 5,000 year sequence, taken from a coastal area near Ambolisatra, about 35 km N of Toliara. His analysis shows that this region until about 3,000 years ago was distinctly more mesic, and over the course of the following 1,000 years there is evidence of aridification. At a point in the stratigraphic column C^{14}-dated to about 1900 B.P., he found a dramatic increase in grass pollen and a decrease in woody plant pollen. BURNEY'S research demonstrates that even before evidence of extensive human habitat modification, the coastal region of southwestern Madagascar underwent a dramatic transformation. Thus, it is plausible that the local extinction of *H. antimena* from the region was a direct result of Holocene aridification and floral shifts in southwestern Madagascar. For example, critical elements in the diet of this animal may have disappeared.

2) Human-induced habitat change - The assumption here is that human disturbance, either through cutting or burning of natural vegetation, caused the degradation or total destruction of critical habitat required for *H. antimena*. The sandy plain to the west of the Mahafaly Plateau has been extensively modified by humans and is currently used by pastoralists to graze their cattle herds, and portions are regularly burned to stimulate herb growth. Although much of the area has been cleared of its former original vegetation, there are several relatively intact coastal forests resting on sandy soils, such as Hatokaliotsy (~22,000 ha), composed of sub-arid thorn scrub (NICOLL & LANGRAND, 1989). It is possible that human fragmentation of forest habitat led to the local extirpation of populations of *Hypogeomys antimena*. However, this seems unlikely in itself since a population of *antimena* remains north of Morondava in the relatively small and degraded Réserve Spéciale d'Andranomena (6,400 ha), while larger areas of forest occur to the west of the Mahafaly Plateau, such as Hatokaliotsy, and further inland the forests of Vohibasia (~19,000 ha) and Zombitsy (21,500 ha) near Ampoza lack this species (GOODMAN & GANZHORN, 1994). Given the distribution of sandy soils on the island, populations of *Hypogeomys* spp. would have had naturally fragmented distributions.

3) Human hunting pressure - given the lack of midden remains or information on the sequence of early human colonization in southwestern Madagascar (DEWAR & WRIGHT, 1994), the potential effect of hunting pressure on *Hypogeomys* is impossible to assess. However, amongst all of the local tribes inhabiting this region the consumption of rodent meat is strictly taboo. In January 1994 older inhabitants of the Vezo village Efoetse, not far from Mitoho Cave, were asked if they knew anything about a large rodent inhabiting the region - their unanimous response was negative. Further, Barra tribesmen living near the forests close to Ampoza were unfamiliar with large forest rodents. Thus, any memory of *Hypogeomys* occurring in these areas no longer lingers in local oral history.

CONCLUSIONS

On the basis of subfossil remains *Hypogeomys antimena* formerly occurred in the sandy plain to the west of the Mahafaly Plateau and inland areas of southwestern Madagascar, close to 500 kilometers south of its modern range. There is evidence that over the past few millennia this region has under gone natural aridification, and subsequently there was human modification of the environment. Natural and perhaps « finally human-induced factors » can account for the disappearance of this species from southwestern Madagascar. An extinct species, *H. australis*, once lived in the Tolagnaro area north to at least Antsirabe. There is no evidence that these two species lived in sympatry.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to R. VOSS, American Museum of Natural History, New York; T.L. Mcfadden, Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts; J. Cuisin, D. Goujet and H. Lelievre, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris; N. Rakotoarison, Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza, Antananarivo; B. Rakotosamimanana, Université d'Antananarivo; and A. Currant and P. Jenkins, The Natural History Museum, London, for access to material under their care. O. Langrand kindly provided critical comments on an earlier version of this paper. The radiocarbon dating was financed by a grant from WWF.

REFERENCES

BURNEY, D.A., 1993. Late Holocene environmental changes in arid southwestern Madagascar. Quaternary Research, 40:98-106.

CARLETON, M.D. & D.F. SCHMIDT, 1990. Systematic studies of Madagascar's endemic rodents (Muroidea:Nesomyinae): an annotated gazetteer of collecting localities of known forms. American Museum Novitates, no. 2987.

CHANUDET, C., 1975. Conditions géographiques et archéologiques de la disparition des subfossiles malgaches. Mémoire de Maîtrise, Univ. de Bretagne Occidentale, Brest.

COOK, J.M., R. TREVELYAN, S.S. WALLS, M. HATCHER & F. RAKOTONDRAPARANY, 1991. The ecology of *Hypogeomys antimena*, an endemic Madagascan rodent. Journal of Zoology, 224:191-200.

DEWAR, R.E., 1984. Extinctions in Madagascar: the loss of the subfossil fauna. *In:* P.S. Martin & R.G. Klein, (eds.), Quaternary extinctions: a prehistoric revolution. pp. 574-593. University of Arizona Press, Tucson.

DEWAR, R.E. & H. WRIGHT, 1993. The culture history of Madagascar. Journal of World Prehistory, 7:417-466.

DONQUE, G., 1975. Contribution géographique à l'étude du climat de Madagascar. Nouvelle Imprimerie des Arts Graphiques, Antananarivo.

DURANTON, J.-F., 1975. Recherches phytosociologiques dans le sud et le sud-ouest de Madagascar. Heck S.A., La Varenne.

GOODMAN, S.M., 1994. The enigma of antipredator behavior in lemurs: evidence of a large extinct eagle on Madagascar. International Journal of Primatology, 15:129-134.

GOODMAN, S. M. & L.M.A. RAKOTOZAFY (in press). Subfossil birds from coastal sites in western and southwestern Madagascar: a paleoenvironmental reconstruction. *In*: S. M. Goodman & B. D. Patterson (eds.), Natural and human-induced change on Madagascar. Smithsonian Inst., Press, Washington.

GOODMAN, S. M. & J. U. GANZHORN. 1994. Les petites mammifères. *In*: S. M. Goodman & O. Langrand (eds.), Inventaire biologique de forêt de Zombitse. Centre d'Information et de Documentation Scientifique et Technique, Antananarivo, Série Sciences biologiques, No. Spécial.

GRANDIDIER, A., 1869. Descriptions de quelques animaux nouveaux découverts pendant l'année 1869, sur la côte ouest de Madagascar. Revue et Magasin de Zoologie, Paris, sér. 2, 21:337-342.

GRANDIDIER, G., 1902. Observations sur les lémuriens disparus de Madagascar. Collections Alluaud, Gaubert, Grandidier. Bull. Mus. d'Hist. Nat., Paris, 7:497-505 and 587-592.

GRANDIDIER, G., 1903. Description de l'*Hypogeomys australis*, une nouvelle espèce de rongeur subfossile de Madagascar. Bull. Mus. d'Hist. Nat., Paris, 9:13-15.

GRANDIDIER, G., 1912. Une nouvelle espèce subfossile d'*Hypogeomys*, l'*H. Boulei* G.G. Bull. Mus. d'Hist. Nat., Paris, 18:10-11.

HUMBERT, H. 1954. Les Territoires phytogéographiques de Madagascar: Leur cartographie. CNRS, Paris.

KOECHLIN, J., J.-L. GUILLAUMET & P. MORAT, 1974. Flore et végétation de Madagascar. J. Cramer, Vaduz.

LAMBERTON, C., 1937. Fouilles paléontologiques faites en 1936. Bull. Acad. Malgache, nouv. sér., 19:1-19.

LAMBERTON, C., 1946. Contribution à la connaissance de la faune subfossile de Madagascar. Note XV. Le *Plesiorycteropus madagascariensis* Filhol. Bull. Acad. Malgache, 25 (1942-1943):25-53.

MACPHEE, R.D.E., 1986. Environment, extinction, and Holocene vertebrate localities in southern Madagascar. National Geographic Research, 2:441-455.

MACPHEE, R.D.E., 1994. Morphology, adaptations, and relationships of *Plesiorycteropus*, and a diagnosis of a new order of Eutherian mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., no. 220.

MUSSER, G.G. & M.D. CARLETON, 1993. Family Muridae. *In:* D.E. Wilson & D.M. Reeder, (eds). Mammal species of the world (second edition). pp. 501-755. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

NICOLL, M.E. & O. LANGRAND, 1989. Madagascar: Revue de la conservation et des aires protégées. WWF, Gland, xvii + 374 p.

PERRIER DE LA BATHIE, H., 1934. Au sujet de l'âge de la faune à *Aepyornis* et hippopotames. Mém. Acad. Malgache, 17:162-168.

SOMMER, S., 1994. Ökologie und Sozialstruktur von *Hypogeomys antimena*, einer endemischen Nagerart im Trockenwald Westmadagaskars. Diplomarbeit der Fakultät für Biologie der Universität Tübingen.

VEAL, R.H., 1992. Preliminary notes on breeding, maintenance, and social behaviour of the Malagasy Giant Jumping Rat *Hypogeomys antimena* at Jersey Wildlife Preservation Trust. Dodo, 28:84-91.

WHITE, F., 1983. The vegetation of Africa. UNESCO, Paris.

Table I. Cranial and post-cranial measurements of adult *Hypogeomys antimena* from the Morondava region and *H. australis* from Andrahomana, and other *Hypogeomys* subfossils.

	IOB	LM 1-3	LM1	LM2	LM3	Lm 1-3	Lm1	Lm2	Lm3
antimena-type MNHN 1888.6	11.5	13.5	4.8	4.5	4.0	14.8	4.3	4.7	4.8
antimena modern	10.5 ± 0.65 9.0-11.5, 26	13.2 ± 0.48 12.0-14.1, 26	4.7 ± 0.33 3.8-5.1, 25	4.1 ± 0.32 3.2-4.6, 25	3.6 ± 0.05 3.2-4.0, 24	14.2 ± 0.49 13.4-15.3, 24	4.8 ± 0.41 3.9-5.5, 24	4.4 ± 0.27 3.8-4.8, 25	4.3 ± 0.34 3.6-4.9, 24
australis-types MNHN 1647		15.3	5.8	4.5	4.8				
MNHN 1646						17.7	5.2	4.7	4.7
australis	10.4	15.3	5.6 ± 0.17 5.4-5.8, 4	4.8 ± 0.25 4.5-5.1, 4	4.5 ± 0.36 4.1-4.8, 3	17.6, 17.7	5.7 ± 0.42 5.2-6.4, 10	4.9 ± 0.29 4.6-5.5, 8	5.2 ± 0.52 4.6-5.9, 7
T-statistic	-	-	**	**	**		**	**	**

	FEM-TL	FEM-WP	FEM-WD	TIB-TL	TIB-WP	TIB-WD	HUM-TL
antimena	63.8 ± 2.9 59.7-69.9, 9	17.5 ± 0.65 16.8-18.5, 9	14.1 ± 0.63 13.4-15.5, 9	72.7 ± 1.41 71.2-75.0, 8	14.5 ± 0.77 13.0-15.4, 8	12.0 ± 1.51 9.8-13.5, 8	43.7 ± 1.60 41.7-46.2, 8
australis	72.1 ± 1.66 69.9-75.1, 10	19.9 ± 0.92 18.6-21.5, 13	16.5 ± 0.67 15.6-17.5, 9	82.3 ± 2.71 80.3-86.9, 5	17.1 ± 0.24 16.9-17.4, 4	11.7 ± 1.49 10.0-13.4, 10	50.8 ± 1.67 48.1-52.7, 6
T-statistic	**	**	**	**	*	n.s.	**
Other material Antsirabe				81.1, 82.8 [75.8]	16.8, [14.3] [13.3]	10.3, 10.5 [9.5]	
Ampoza					15.4		

Key to cranial measurements: IOB=interorbital breadth, LM 1-3=length of maxillary tooth row, LM1=length of first upper molar, LM2=length of second upper molar, LM3=length of third upper molar, Lm 1-3=length of mandible tooth row, Lm1=length of first lower molar, Lm2=length of second lower molar, Lm3=length of third lower molar.

Key to post-cranial measurements: FEM=femur, TIB=tibia, HUM=humerus, TL=total length, WP=width proximal, WD=width distal. Measurements in brackets are approximate.

Key to T-statistics: - = no statistics calculated, n.s. = not significant, * = $p > 0.05$, ** = $p > 0.001$

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 295-302

ECOLOGY AND SOCIAL STRUCTURE OF *HYPOGEOMYS ANTIMENA*, AN ENDEMIC RODENT OF THE DRY DECIDUOUS FOREST IN WESTERN MADAGASCAR

Simone SOMMER

Univ. Tübingen, Dept. Behav. Ecol., Beim Kupferhammer 8, 72070 Tübingen, GERMANY

ABSTRACT.- The geographic range of *Hypogeomys antimena*, the largest endemic rodent of Madagascar, was recently restricted to the dry deciduous forest of Western Madagascar. Between 1992 and 1995 collected capture/re-trapping and telemetry data indicate that the rodent lives in a monogamous social system. Range size is determined by the season, presence of offspring and the occurence of the main predator *Cryptoprocta ferox.*

KEY WORDS.- Ecology, Social structure, Endemic rodent, *Hypogeomys antimena*, Madagascar

RESUME.- La répartition géographique d'*Hypogeomys artimena*, le plus gros rongeur endémique de Madagascar, a été récemment limitée aux forêts sèches caducifolées de l'ouest de Madagascar. Entre 1992 et 1995 des méthodes de capture/repiégage et de télémétrie ont permis l'assemblement des données indiquant que ces rongeurs vivent dans un système social monogame. L'importance du rayon de dispersion est déterminé par la saison, la présence d'une portée et par l'occurance du prédateur principal, *Cryptoprocta ferox.*

MOTS-CLES.- Ecologie, Structure sociale, Rongeur endémique, *Hypogeomys antimena*, Madagascar

INTRODUCTION

Hypogeomys antimena Grandidier, the Malagasy Giant Jumping Rat, is the largest endemic rodent of Madagascar. The herbivorous rodent is strictly nocturnal and spends the day in long deep burrows. The facts so far known about its biology like pair bonds, 1-2 offspring per year, lack of sexual dimorphism and the results of a nine-week trapping and radiotracking field study (COOK, TREVELYAN, WALLS, HATCHER & RAKOTONDRAPARANY, 1991) are typical characteristics of monogamy, a rare social system occuring only in 3% of mammals. By using the methods of mark/re-trapping and radio-telemetry during different seasons investigations in the proposed social system and the ecology of *Hypogeomys antimena* were carried out.

DISTRIBUTION

The modern distribution of *Hypogeomys antimena* is restricted to the narrow coastal zone of dry deciduous forest, no more than 1000 km² between the rivers Andranomena and Tsiribihina (Fig. 1). However, paleontological evidence indicates that

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

during the Quaternary *Hypogeomys antimena* had a much broader geographical range on the island and that the genus consisted of at least two species (GOODMAN & RAKOTONDRAVONY, in press).

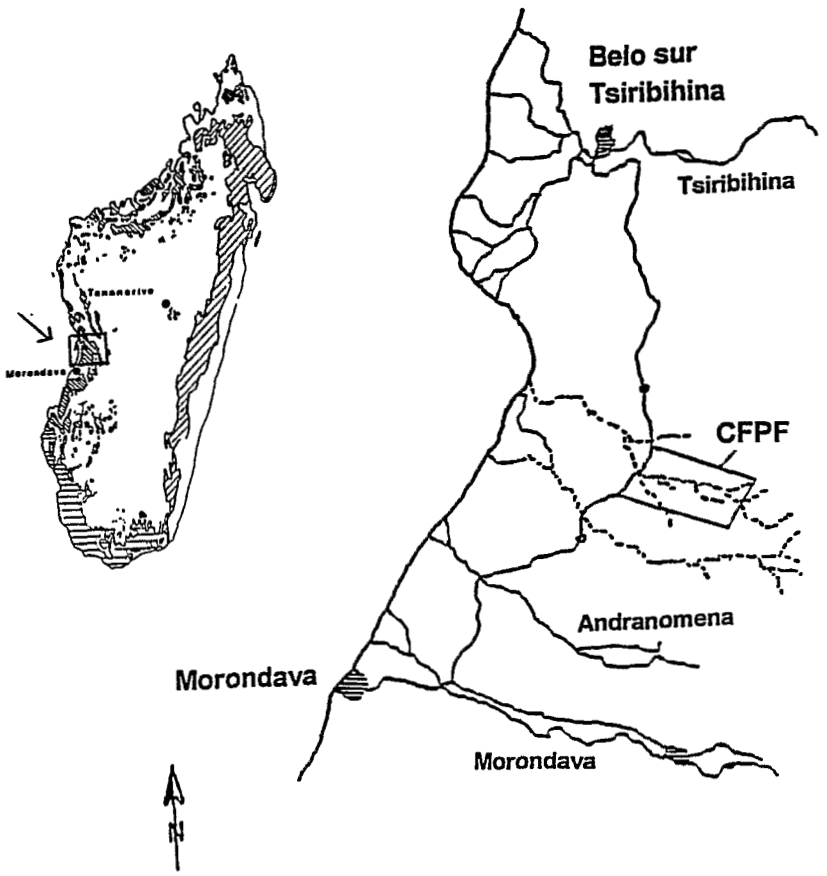


Fig. 1. Recent distribution of *Hypogeomys antimena* at the western coast of Madagascar between the rivers Andranomena und Tsiribihina. Location of the study site on the forestry concession of the Centre de Formation de Morondava (CFPF). Scale 1:500 000.

METHODS

The field work took place between October 1992 and January 1993, February and April 1994, March and June 1995. The study area was 2500m x 400m in 1992 and 1994. This area was increased by another 700m x 900m in 1995. A grid system was established as reference. Burrows of *H. antimena* were initially located by systematic search. At least two Tomahawk Live Traps, (51cm x 19cm x 19cm, Tomahawk, Wisconsin) were placed in front of all holes of a burrow for several nights till no more new animals were trapped. Captured animals were anaesthetized, sexed, weighed, measured and individually marked by ear-tattoos or passive integrated transponders. Further blood samples were taken for genetic work. Up to 19 animals from neighbouring burrows were fitted with radio-collars. Throughout the whole nocturnal activity period of the rodents each animal was

located once per hour in 4-5 consecutive nights per month. Range size, shape, and overlap were analyzed by minimum-convex-polygon technique.

RESULTS AND DISCUSSION

1) SOCIAL STRUCTURE

a) Morphological correlates

Between October 1992 and June 1995 a total of 115 different animals was trapped in 28 burrows. There were no significant sex differences in the ratio and body measurements (Table I). The relative testis size (length of a single testis divided by male body length) was compared with the results of 16 other rodent species with respect to their mating system (HESKE & OSTFELD, 1990) and can be considered as small. The combination of no sexual dimorphism together with small testes is characteristic for a monogamous social system.

b) Pair bonding and parent/offspring bonding

There-trapping data of some burrows that were investigated and active since October 1992 are presented in Table II. The other burrows show similar patterns. The re-trapping data indicate

1) Burrows are inhabited either by pairs or families (male, female, subadult and/or juvenile). If an additional animal with adult weight is present, normally it is not yet reproductive. These animals often could be trapped in another burrow during the following re-trapping period (*e.g.* B6: 05R, 03L; B8: 39R; B14: 04L).

2) Pair bonds might continue for more than one reproductive season. Male and female of B8, B9, B11 were still in the same pairs and remained associated during both breeding and non-breeding periods.

3) Changes in the pair bonds and high « turn-over » rate of burrows might be explained by the high predation rate (see 2c).

4) Offspring show a delayed dispersal. They stay together with their parents for at least one more reproductive period (*e.g.* B8: 39R; B9: 08L) and seem to leave in the third year (*e.g.* B8: 39R, 180m). Sexual maturation is probably not reached before the age of two years.

5) Migration distance was between 120m and 400m (248m ± 119m, n=9)

c) Spatial distribution

The radiotracking data show that males and females from neighbouring burrows have similarly sized but mutually exclusive home ranges. Home ranges of burrow mates however overlapped in every night extensively. Ranges of subadults are smaller and within the ranges of the parents (Fig. 2).

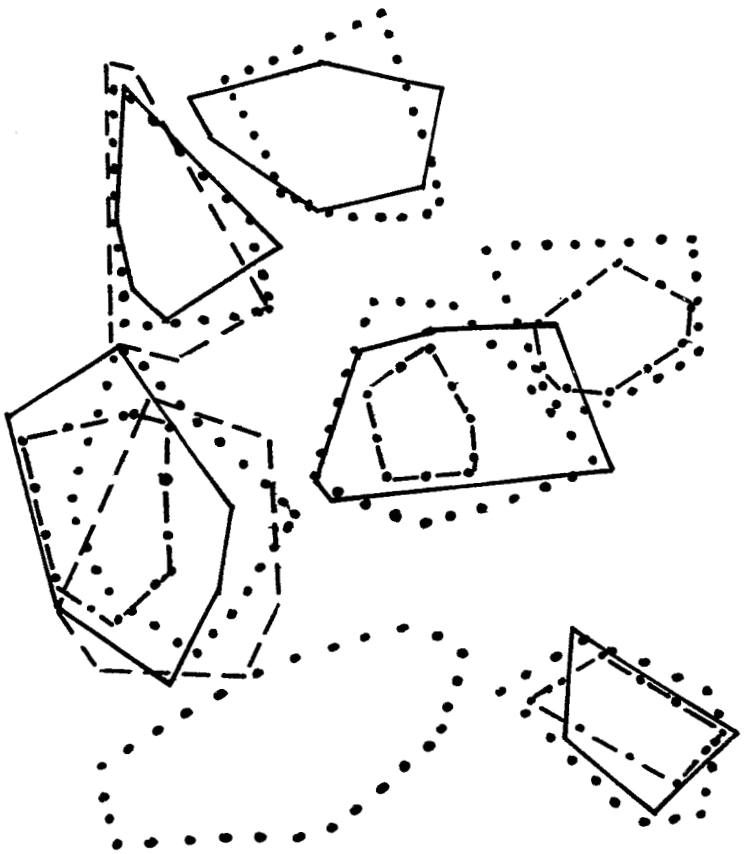


Fig. 2. Example of the distribution of total home ranges of adult males _____, adult females °°°°°°, females (previous offspring, still in the natal burrow) ------, subadults -°-°-° of 7 neighbouring burrows in April 1995. Scale 1:50.

2) DETERMINATION OF HOME RANGE SIZE

The size of the home ranges is determined by different factors:

a) Dry season - rainy season

During the dry season in October before offspring were born, home ranges were larger than during the rainy season (November, December) after birth of the young (Fig.

3). The larger home ranges during the dry season could be explained by the scarcity of food (fruits, leaves, young shoots) and the lower protein content of fruit.

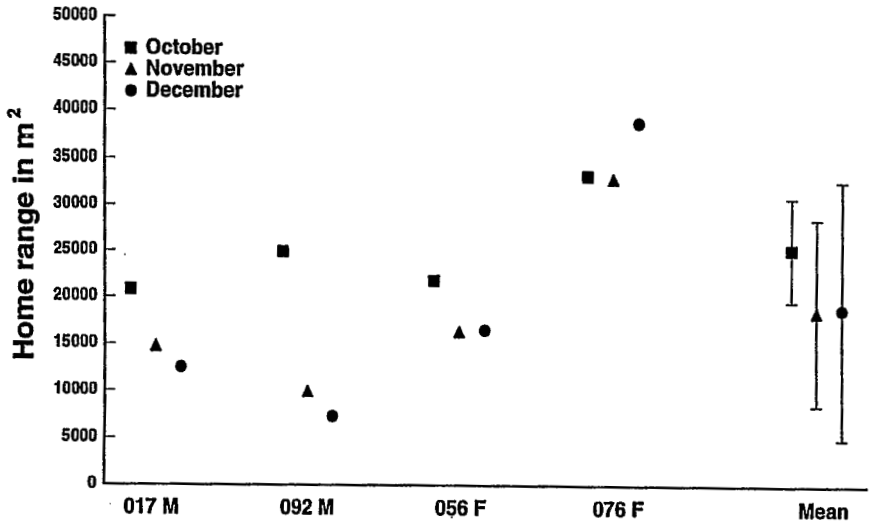


Fig. 3. Total home ranges (in m²) during the dry (Oct) and the rainy season (Nov, Dec). On the abscissa the radiocollar-numbers of the individuals, the sex and the mean (± StD) of the 4 animals that were radiotracked during the whole period are given.

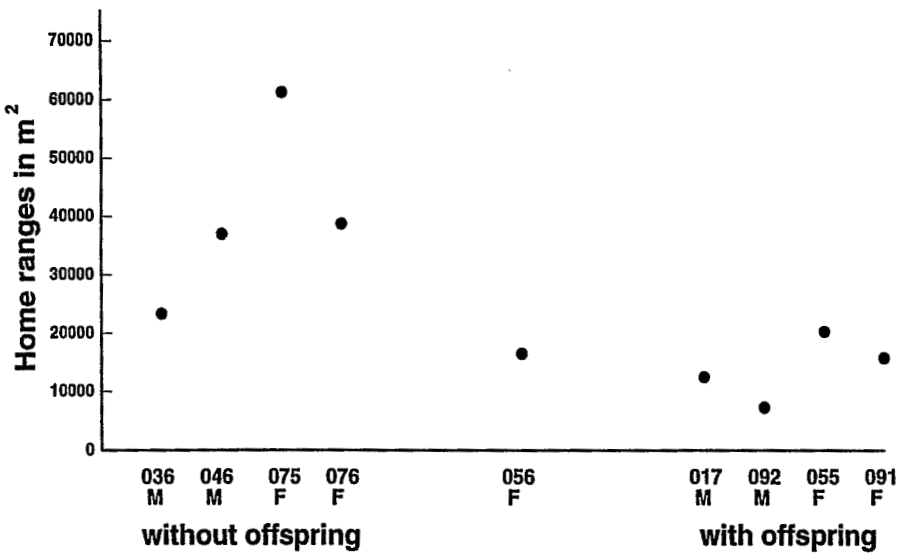


Fig 4. Total home range (in m²) of animals with and without offspring in December. On the abscissa the radiocollar-numbers of the individuals and the sexes are given.

b) Presence of offspring

Birth season of *Hypogeomys* starts with the onset of the hot rainy season (end of November). In December animals with young used significantly smaller areas than animals without offspring (Fig. 4, t= -3.13, p=0.02). In the case of female 056 the reproductive state was unclear but telemetry data suggest presence of an offspring. The

defendability of the home range is a necessary condition to detect potential intruders. It depends on the ability of an animal to monitor the boundaries with sufficient frequency and depends therefore on the size of the range (MITANI & RODMAN, 1979). Reduction of the home range size after birth of offspring and the resulting increase in defend ability might be an adaption to protect the offspring.

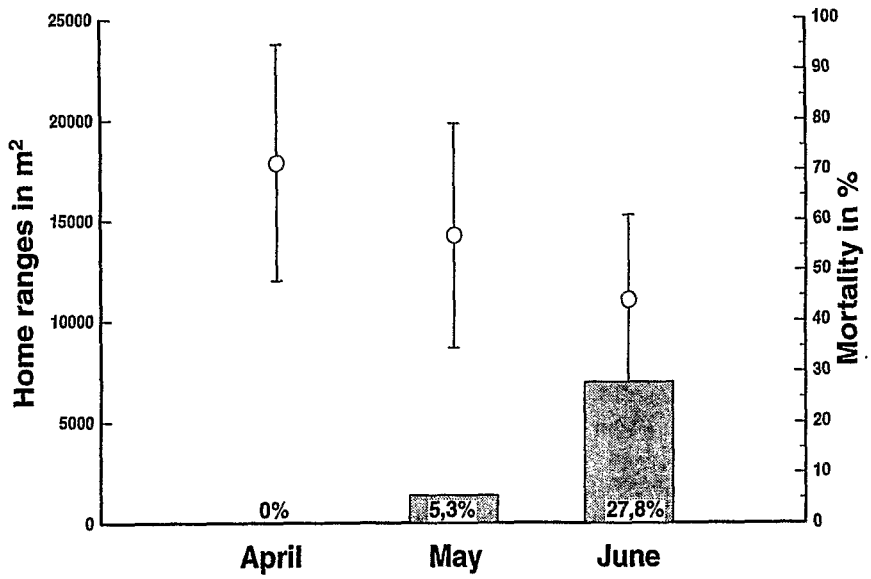


Fig. 5. Total home range (Mean ± StD in m², left ordinate) and mortality caused by *Crypoprocta ferox* (in %, right ordinate) between April and June 1995. In addition one animal was eaten by the boa (*Acrantophis spec.)*

c) presence of the main predator *Cryptoprocta ferox*

If *Cryptoprocta ferox* is present faeces can easiliy be found on the pistes and in the grid system. Three persons found independently fresh faeces and/or have seen an animal first time this year on 25th April 1995 in different parts of the study area. First *Hypogeomys*-radiocollar with the characteristic biting signs was found on 26th April 1995. *Hypogeomys* significantly reduces its home range after the arrival of the main predator (Fig. 5, Friedman two-way analysis of variance, $P<0,01$, $n=12$).

CONCLUSIONS

1) *Hypogeomys* lives in a **monogamous** social system. This is indicated by the morphological correlates (lack of sexual dimorphism, small relative testis size) and the results of capture/recapture and radio-tracking. Pair bonds might continue for more than one reproductive season. The only 1-2 offspring/pair/year show a delayed dispersal and late sexual maturity. The home ranges of males and females are mutually exclusive and only burrow mates have overlapping home ranges.

2) Home range sizes are first determined by the season. They are larger during the dry season than during the rainy season. Further range size is determined by the presence

of offspring. Animals without offspring have larger ranges than animals with offspring. In addition the presence of the main predator *Cryptoprocta ferox* has a main impact on ranging behaviour. The range sizes are reduced in relation to increasing predation mortality.

ACKNOWLEDGEMENTS

I am grateful to the « Commission Tripartite » of the Malagasy Government, the Laboratoire de Primatologie et des Vertébrés de l'Université d'Antananarivo, the Ministère pour la Production Animale et des Eaux et Forêts for their collaboration and permission to work in Madagascar. Thanks to the Centre de Formation Professionnelle Forestière de Morondava for their hospitality and permits to work on their concession. I thank J. Ganzhorn, J. Burkhardt and K. Schmidt-Koenig for their valuable advice, help and unflagging support. The work was supported by WWF International and Madagascar, Stifterverband für die Deutsche Wissenschaft, LGFG and DAAD.

REFERENCES

COOK, J.M., R., TREVELYAN, S.S., WALLS, M. HATCHER & F. RAKOTONDRAPARANY, 1991. The ecology of *Hypogeomys antimena*, an endemic Madagascan rodent. J. Zool., 224: 191-200.

GOODMAN, S.M. & D. RAKOTONDRAVONY, 1996. The holocene distribution of *Hypogeomys* (Rodentia: Muridae: Nesomyinae) on Madagascar. *In*: W.R. Lourenço (ed.), Biogéographie de Madagascar. pp. 283-293. Editions de l'ORSTOM, Paris.

HESKE, E.J. & R.S. OSTFELD, 1990. Sexual dimorphism in size, relative size of testes, and mating system in North American voles. J. Mamm., 71: 510-519.

MITANI, J.C. & P.S. RODMAN, 1979. Territoriality: the relation of ranging pattern and home range size to defendability, with an analysis of territoriality among primate species. Behav. Ecol. Sociobiol., 5: 241-251.

Table I. Examples of the body measurements of adult *Hypogeomys antimena* (Mean ± StD).

	Males	**Females**	
Body mass (kg)	1.11 ± 0.11 (N=19)	1.12 ± 0.12 (N=25)	n.s
Body length (cm)	30.41 ± 1.28 (N=17)	30.30 ± 1.48 (N=21)	n.s
Tail length (cm)	22.59 ± 1.68 (N=19)	23.30 ± 1.27 (N=25)	n.s
Ear length (cm)	6.10 ± 0.46 (N=19)	6.00 ± 0.35 (N=25)	n.s
Hindfoot length (cm)	7.31 ± 0.24 (N=18)	7.32 ± 0.18 (N=24)	n.s

Table II. Re-trapping data 1992 - 1995. For each animal the number of the ear-tattoo (R= marked in 1992, L= marked in 1994, T= marked in 1995), the sex (F= female, M= male) and the age (Ad= adult, Ad# = adult weight, but not yet reproductive, SA= subadult, Juv= juvenile) are given. *= re-trapped in the same burrow as in the previous year. += re-trapped in a different burrow, x= dispersal/migration untill the following re-trapping period.

Burrow-Code	December 1992				March 1994				April - June 1995			
B1	54R	F	Ad		13L	F	Ad		01T	M	Ad	
	59R	M	Ad		59R	M	Ad	*				
					16L		SA					
					15L		Juv					
B4	45R	F	Ad		05R	F	Ad	+	39R	F	Ad	+
	47R	M	Ad						02T	M	Ad	
B6	48R	F	Ad		48R	F	Ad	*	03T	F	Ad	
	50R	M	Ad		06L	M	Ad		06L	M	Ad	*
	05R	F	Ad	x	03L	F	Ad	x				
					07L	M	SA					
B8	23R	F	Ad		23R	F	Ad	*	23R	F	Ad	*
	20R	M	Ad		20R	M	Ad	*	04T	M	Ad	
	39R		Juv		39R	F	Ad#	* x				
	40R		Juv		02L	M	Ad#					
B9	19R	F	Ad		19R	F	Ad	*	19R	F	Ad	*
	17R	M	Ad		17R	M	Ad	*	17R	M	Ad	*
	15R	M	Ad		08L		Juv		08L	F	Ad#	*
									05T	M	SA	
									06T		Juv	
B11	38R	F	Ad		38R	F	Ad	*	38R	F	Ad	*
	24R	M	Ad		24R	M	Ad	*	24R	M	Ad	*
					17L	M	Ad		07T	F	SA	
					18L		SA		08T	F	SA	
B12	12R	F	Ad		14L	F	Ad		14L	F	Ad	*
	06R	M	Ad		20L	M	Ad		30L	M	Ad	+
	46R		Juv		21L		Juv		09T	F	SA	
									10T		Juv	
B14	10R	F	Ad		10R	F	Ad	*	10R	F	Ad	*
	08R	M	Ad		04L	F	Ad		11T	M	Ad	
									04L	F	Ad	* x
									12T		Juv	

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 303-306

BIOGEOGRAPHIE DES RONGEURS DE MADAGASCAR

Daniel RAKOTONDRAVONY

Département de Biologie Animale, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo. B.P. 906 Antananarivo 101, MADAGASCAR

ABSTRACT.- The rhodent fauna of Madagascar comprises in all seven recognized genera, and one now being described. The number of extant species has recently been increased from 10 to 16 as a result of a revision of their classification. The elevation of the three subspecies of *Nesomys* to species rank, as well as the discovery in the field of four new Eliurus and two new species that probably belong to a new genus, however, will bring the total number of extant species to 24. Data from recent field inventories show that the distribution of most species is larger than previously recorded. At least two species are also known from subfossils. Older and more recent archeological studies also show a wider distribution in the past for species belonging to the extant genera, in particular *Hypogeomys*, which is now confined to a very restricted region. Moreover, the former distribution of this genus (or perhaps even the extant species) included areas where forests no longer exist today.

KEY-WORDS.- Rhodent, *Nesomys*, *Hypogeomys*, Madagascar, Biogeography

RESUME.- La faune des rongeurs de Madagascar est constituée par sept genres plus un nouveau en cours de description. A la suite d'une révision le nombre des espèces actuelles est récemment passé de dix à seize. Cependant, le passage au rang d'espèces des trois sous-espèces de *Nesomys*, ainsi que la découverte de quatre nouveaux *Eliurus* et deux nouvelles espèces appartenant probablement à un genre nouveau, portera le nombre total des espèces à vingt quatre. Les données récentes montrent une plus large distribution de la plupart des espèces connues. Il existe aussi au moins deux espèces subfossiles. Les fouilles archéologiques récentes et anciennes indiquent également une distribution plus large d'espèces appartenant aux genres actuels, en particulier *Hypogeomys* qui est maintenant confiné dans une région très restreinte. De plus, il est aussi démontré que l'ancienne distribution de ce genre (ou peut-être même de l'espèce) comporte des régions où il n'existent plus actuellement de forêt.

MOTS-CLES.- Rongeurs, *Nesomys*, *Hypogeomys*, Madagascar, Biogéographie

INTRODUCTION

Il y a plusieurs siècles, la couverture végétale de Madagascar était nettement plus importante qu'actuellement. Elle permettait aux différentes espèces de rongeur d'occuper presque toute l'île avec des possibilités de communication sans barrières écologiques notables. Elles auraient occupée des niches écologiques variées dans la forêt et peut-être même dans les zones de savane: 1 - terriers souterrains, au pied des arbres, ou entre leurs racines. 2 - trous dans les bois morts ou dans les gros troncs; 3 - nids en haut des arbres, etc.

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

OBSERVATIONS

La faune des rongeurs malgaches comprend dix genres dont deux introduits et huit endémiques dont un genre nouvellement décrit. Un des rongeurs introduits a colonisé tous les milieux existants; il s'agit de *Rattus rattus* qui occupe actuellement forêts, savanes, milieux dégradés, champs, maisons et bâtiments, etc. L'autre espèce du même genre, *R. norvegicus*, est limitée aux villes portuaires et aux grandes villes centrales connectées aux précédentes par les chemins de fer. La troisième espèce introduite est la souris domestique, *Mus musculus*. Elle est répandue dans tout Madagascar, mais surtout à proximité de l'homme. Dans la nature, elle habite les milieux dégradés et les savanes. Elle ne se trouve jamais en pleine forêt naturelle.

La distribution des rongeurs endémiques est encore mal connue. Les inventaires systématiques sont peu nombreux. On sait que la majorité ne peut vivre qu'en forêt naturelle peu perturbée. Nous avons cependant capturé quelques espèces dans des milieux très dégradés ou même dans des champs de cultures situés près de la forêt. Voici quelques exemples :

- *Brachyuromys ramirohitra* a été capturé dans les zones de « tavy » abandonnées à Ranomafana (CREIGHTON, 1987; *in litt.*);

- A Ampijoroa, *Eliurus myoxinus* fut piégé dans des champs de canne à sucre, observé et capturé dans des maisons d'habitation. Il fut aussi piégé au bord d'une très petite forêt galerie à côté de laquelle s'étend une large superficie de savane (RAKOTONDRAVONY & RANDRIANJAFY-RASOLOARISOA, sous-presse).

- En 1993, nous avons capturé *Nesomys rufus* dans des champs de manioc situés près de la forêt à Andranomay.

- Au mois de Mars 1995, Howkins et Ratsimanosika ont capturé une nouvelle espèce appartenant au genre *Eliurus* dans une savane rocheuse loin de la forêt et dans une forêt-galerie au Parc National de l'Isalo.

- *Macrotarsomys bastardi* a pu être piégé dans une savane boisée dans la région d'Ihosy.

En dehors de ces quelques cas, toutes les autres espèces de rongeurs endémiques ont été piégées dans la forêt naturelle peu perturbée. La distribution géographique des espèces endémiques actuelles peut être trouvée dans CARLETON et SCHMIDT (1990), CARLETON (1994), CONSERVATION INTERNATIONAL (1995), GOODMAN et GANZHORN (1994), GOODMAN et RAKOTONDRAVONY (1996), RAKOTONDRAVONY (1992; observ. pers.), RAKOTONDRAVONY et RASOLOARISOA (sous-presse), RANDRIANJAFY-RASOLOARISOA (1993). L'analyse de ces publications et observations permet les remarques suivantes :

1 - Les forêts pluviales du domaine oriental sont plus riches en rongeurs endémiques que les autres régions de l'île. Voici les espèces rencontrées dans les forêts humides de l'est et du centre:

- *Brachytarsomys albicauda;*
- *Brachytarsomys villosa;*
- *Brachyuromys betsileoensis;*
- *Brachyuromus ramirohitra;*
- *Eliurus tanala;*
- *Eliurus webbi;*
- *Gymnuromys roberti;*
- *Eliurus majori;*

- *Eliurus ellermani;* - *Eliurus minor;*
- *Eliurus penicillatus;* - *Eliurus petteri;*
- *Nesomys rufus;* - *N. audeberti;*

- *Montecalomus Kopmani,* un nouveau genre et une nouvelle espèce nouvellement décrite en 1995 (CARLETON & GOODMAN, sous-presse).

2 - Les espèces de l'Est n'existent pas à l'Ouest, à l'exception d'*Eliurus minor*, et les espèces de l'Ouest ne se rencontrent pas à l'Est. Voici les espèces de la forêt sèche caducifoliée de l'ouest: *Eliurus myoxinus, E. minor* (RAKOTONDRAVONY & RANDRIANJAFY-RASOLOARISOA, sous-presse; RANDRIANJAFY-RASOLOARISOA, 1993), *Hypogeomys antimena, Macrotarsomys ingens, M. bastardi, Nesomys lambertoni.*

3 - Certaines espèces sont largement distribuées dans toutes les forêts de l'Est. C'est le cas d'*Eliurus webbi, E. minor, E. tanala, Nexomys rufus et N. audeberti*. Ces espèces peuvent se rencontrer depuis l'extrême sud-est de l'île (Fort-Dauphin), jusqu'au grand nord: Anjanaharibe Sud, près d'Andapa et Montagne d'Ambre. La distribution varie avec l'altitude, peuvant aller depuis le niveau de la mer jusqu'à plus de 2000 m. *Eliurus minor* peut vivre à toutes les altitudes connues. Les espèces de l'ouest vivent surtout à de basses altitudes (inférieure à 500 m). La plupart des captures de *Nesomys audeberti* ont eu lieu à une altitude inférieure à 900 m. Il en est de même pour *Eliurus webbi,* sauf quelques exceptions. La plupart des espèces de la région orientale et du centre vivent entre 800 et 1800 m d'altitude. *Montecalomus kopmani* est une espèces de haute montagne (1800 à 2600 m) (CARLETON & GOODMAN, sous-presse). Connue seulement de l'Ankaratra et de l'Andringitra.

4 - D'autres espèces sont à distribution restreinte, comme *Hypogeomys antimena* que l'on ne trouve que dans la forêt de Kirindy située entre le fleuve Tsiribihina et la rivière Andranomena au nord de Morondava. De même, *Nesomys lambertoni* existe seulement dans la forêt du Tsingy de Bemaraha. *Macrotarsomys ingens* est inféodé à la forêt de l'Ankarafantsika.

5 - Des restes subfossiles de l'Holocène indiquent cependant que le genre *Hypogeomys* connaissait dans le passé une distribution géographique plus large qu'actuellement (GOODMAN & RAKOTONDRAVONY, 1996). En particulier, il y a 1400 ans, l'aire de répartition d'*Hypogeomys antimena* s'étendait plus loin vers le sud, sur au moins 475 km. *Hypogeomys australis* s'éteignit il y a 4400 ans, mais au début de l'Holocène l'espèce avait une répartition allant depuis l'extrême sud-est de Madagascar jusqu'à la région d'Antsirabe dans le nord.

Comment pourrait-on expliquer cette diversité de distribution des espèces de rongeur à Madagascar? Pour les rongeurs introduits, tous commensales de l'homme, *Rattus rattus* a colonisé tous les milieux, *Rattus norvegicus* a une distribution beaucoup plus restreinte et *Mus musculus* ne frequente guère que les milieux habités. En ce qui concerne les rongeurs endémiques, l'isolement très ancien de Madagascar combiné aux différentes variations d'altitude, de climat et de végétation ont contribué à la diversification des espèces qui se sont spécialisées dans les différents types d'habitat existant. L'origine de certaines variations de milieu peut être attribuée à des phénomènes naturels comme les changements globaux du climat et les évènements géologiques. Mais ces variations peuvent aussi provenir des actions humaines comme la déforestation. Certaines espèces de rongeurs ont pu alors coloniser des milieux très variés. Ce sont des généralistes, comme *Eliurus minor, Eliurus myoxinus, Eliurus webbi, Nesomys rufus.*

D'autres se sont spécialisées dans des types d'habitat particulier; c'est le cas d'*Hypogeomys antimena, Macrotarsomys ingens, Montecalomus kopmani,* et de *Brachytarsomys albicauda.*

CONCLUSION

Beaucoup de recherches sont encore nécessaires pour bien connaître la biogéographie des rongeurs malgaches. En particulier, des inventaires sont indispensables dans les différentes forêts naturelles, protégées ou non. La découverte récente d'un nouveau genre et de plusieurs espèces nouvelles témoigne de l'insuffisance de ce type de recherches.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CARLETON, M.D., 1994. Systematic studies of Madagascar's Endemic Rodents (Muroidea: Nesomyinae): Revision of the genus Eliurus. American Museum Novitates, 3087: 55 pp.

CARLETON, M. D. & D., SCHMIDT, 1990. Systematic studies of Madagascar's Endemic Rodents (Muroidae: Nesomyinae): an Annoted Gazetteer of Collecting Localities of Known Forms. American Museum Novitates, 2987, 36 pp.

CARLETON, M. D. & S. M. GOODMAN (submited). Systematic studies of Madagascar's Endemic Rodents (Muroidea: Nesomyinae): a new genus and species from the Central Highlands. *In*: S. M. Goodman (ed.), A Floral and Faunal inventory of the eastern side of the Réserve Intégrale d'Andringita, Madagascar: with reference to elevational variation. Fieldiana.

GOODMAN, S. M. & J.U. GANZHORN, 1994. Les petits mammiferes. *In* S. M. Goodman & O. Langrand (eds.), Inventaire biologique de la forêt de Zombitse. Centre d'Information et de Documentation Scientifique et Technique, Antananarivo, Série Sciences Biologiques, No. spéciale.

GOODMAN, S. M. & D. RAKOTONDRAVONY, 1996. The Holocene distribution of *Hypogeomys* (Rodentia: Muridae: Nesomyinae) on Madagascar. *In*: W.R. Lourenço (ed.), Biogéographie de Madagascar. pp. 283-293. Editions de L'ORSTOM, Paris.

RAKOTONDRAVONY, D., 1992. Etude comparée de trois rongeurs des milieux malgaches: *Rattus norvegicus* Bereknhaout, (1769), *Rattus rattus* Linne. (1757) et *Eliurus sp.* (Biologie et dynamique des populations). Thèse Doct. 3ème cycle. Faculté des Seciences, Université d'Antananarivo, 281 pp.

RAKOTONDRAVONY, D., & V.N. RANDRIANJAFY-RASOLOARISOA (sous-presse). Rongeurs introduits et endémiques de Madagascar. Description, Répartition, Biologie et Ecologie. Rev. d'Ecol.

RANDRIANJAFY RASOLOARISOA, V. N. R., 1993. Contribution a l'étude bio-écologique du peuplement de micromammifères dans l'Ankarafantsika. Université d'Antananarivo. DEA. 45p.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 307-319

REPRODUCTIVE AND ENERGETIC DIFFERENTIATION OF THE TENRECIDAE OF MADAGASCAR

Paul A. RACEY [1] & Peter J. STEPHENSON [2]

[1] *Department of Zoology, University of Aberdeen, Aberdeen AB9 2TN,* U.K.

[2] *WWF Programme Office for Tanzania, PO Box 63117, Dar es Salaam,* TANZANIA

ABSTRACT.- The Tenrecidae of Madagascar comprises at least 26 species, all of which are endemic to the island. These species originated from founder stock that colonised from mainland Africa some 60 million years ago and underwent an extensive adaptive radiation to fill a wide range of niches. This paper reviews recent data to determine the energetic and reproductive differentiation that has occurred within this mammalian family and the factors that influenced evolutionary processes. Resting metabolic rate (RMR) is associated with body mass and ecological factors. Small tenrec species that occur in eastern and central forests have RMRs similar to those found in tropical shrews, whereas dry forest and arid zone species have lower than expected RMRs and enter daily or seasonal torpor. The body temperature (Tb) of non reproductive tenrecs is significantly lower than that of all other insectivores except golden moles. However, RMR and Tb are elevated in all species of tenrec during pregnancy and lactation, and this may be associated with an improvement in homeothermy. Intraspecific variation in gestation length may be related to the occurrence of daily torpor during pregnancy, a phenomenon previously recorded only in heterothermic microchiropteran bats. Adaptations for increased reproductive output within the constraints of a uniformly long gestation length and low Tb are discussed. It is concluded that a suite of ecological, climatic and phylogenetic traits are associated with the wide energetic and reproductive differentiation found within the Tenrecidae.

KEY-WORDS.- Adaptive radiation, Body temperature, Reproductive energetics, Resting metabolism, Insectivora

RESUME.- Les Tenrecidae de Madagascar comprennent au moins 26, espèces toutes endémiques. Ces espèces sont dérivées d'une race colonisatrice, arrivée du continent africain il y a une soixantaine de millions d'années. Aujourd'hui, les descendants de cette race occupent une large gamme de niches écologiques, grâce à une radiation *in-situ* extensive. Cet article rend compte des données récentes acquises sur la différentiation énergétique et reproductive qui s'est produite dans cette famille de mammifères, et des facteurs impliqués dans ces processus évolutifs. Le taux métabolique en repos (TMR) est corrélé au poids corporel et aux facteurs écologiques. Les espèces de petits tenrecs qui vivent dans les forêts centrales et orientales montrent des valeurs de TMR similaires à ceux des musaraignes tropicales. Au contraire, les espèces vivant dans les forêts sèches et dans les zones arides montrent des valeurs de TMR plus faibles que celles attendues; ces espèces montrent une torpeur quotidienne ou saisonnière. Les valeurs de température du corps (TC) des tenrecs dans la phase non-reproductive sont significativement inférieures a celles de toutes les autres espèces d'insectivores, à part la taupe dorée. Néanmoins, chez toutes les espèces de tenrecs, les valeurs de TMP et TC sont plus élevées pendant les phases de grossesse et de lactation; ceci est peut-être lié à une amélioration d'homothermie. La variation intraspécifique de la durée de gestation est peut-être liée à la torpeur quotidienne de la grossesse, phénomène considéré jusqu'à maintenant comme spécifiquement limité aux microchiroptères hétérothermiques. Les adaptations qui augmentent la production reproductive sous les contraintes d'une

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

faible TC et d'une durée de gestation uniforme et longue, sont discutées. En conclusion, il semble que des caractères écologiques, climatiques, et phylogénétiques sont liés à la différentiation extensive énergétique et reproductive qui se existe dans la famille Tenrecidae.

MOTS-CLES.- Radiation adaptative, Temperature corporelle, Energie reproductrice, Metabolisme du repos, Insectivora

INTRODUCTION

THE TENRECIDAE

The Tenrecidae (Mammalia: Insectivora) is an ancient lineage of eutherian mammals. The family is comprised of three subfamilies, the Tenrecinae and Oryzorictinae of Madagascar, with eight genera and 26 species, and the Potamogalinae (otter-shrews) of west and central Africa, with two genera and three species (GENEST & PETTER, 1974; CORBET & HILL, 1991; STEPHENSON, 1995). Some authorities classify otter-shrews as a separate family (*e.g.* EISENBERG, 1981). The Tenrecidae shows close affinities with the Chrysochloridae, the African golden moles (VAN VALEN, 1967), and it has been suggested that the Chrysochloridae and Tenrecidae were early offshoots from the lineage that gave rise to the Insectivora (EISENBERG, 1981).

Malagasy tenrecs originated on mainland Africa where fossil tenrecids have been found in the Miocene deposits of Kenya (BUTLER & HOPWOOD, 1957; BUTLER, 1969). Madagascar probably split from mainland Africa about 165 million years ago, and reached its present position around 121 million years ago during the Cretaceous (RABINOWITZ *et al.*, 1983). Since this separation predates the modern mammal fauna, all mammalian taxa must have colonized the island by crossing the Mozambique Channel. Although the earliest insectivores probably reached the island by rafting in the Palaeocene around 60 million years ago (SIMPSON, 1940), it is unclear which form or forms of tenrec first invaded Madagascar. The genus *Geogale* is represented in the fossil record on Africa (BUTLER & HOPWOOD, 1957) but it is too specialised to have given rise to the family and it is likely that there was more than one founding stock. The original tenrec colonists would have probably included unspecialised animals with a conservative body plan but, in isolation on Madagascar, they underwent an extensive adaptive radiation (EISENBERG & GOULD, 1970). Consequently, Malagasy representatives of the family are morphologically and ecologically diverse. They range in body mass from 4 g (*Microgale pulla*) to over 2 kg (*Tenrec ecaudatus*), and have evolved to inhabit niches in eastern rainforest (*e.g. Microgale talazaci, Hemicentetes semispinosus*), central plateau forest (*e.g. M. dobsoni, H. nigriceps*), and south-western dry forests (*e.g. Echinops telfairi, Geogale aurita*). Most species are terrestrial though species in the genus *Oryzorictes* are adapted for a semi-fossorial life style and *Limnogale mergulus* is aquatic.

The extensive adaptive radiation of the Tenrecidae led to the evolution of a variety of reproductive and energetic strategies within the family. For example, some species (*e.g. T. ecaudatus, H. semispinosus*) breed at an early age and produce large litters, whereas other species (*e.g. M. talazaci, G. aurita*) have smaller litters that exhibit relatively slow development rates (EISENBERG & GOULD, 1970; STEPHENSON, 1991,

1993; STEPHENSON *et al.*, 1994). Many species of tenrec are heterothermic so metabolic rate measured under standard conditions is referred to as resting metabolic rate (RMR) instead of basal metabolic rate (BMR) (STEPHENSON, 1991; STEPHENSON & RACEY, 1993a). Recent studies have shown that, although some species maintain RMR at a level below that expected from body mass (NICOLL & THOMPSON, 1987; STEPHENSON & RACEY, 1993a,b, 1994), other species maintain RMR at levels expected from body mass or even higher (STEPHENSON & RACEY, 1993b; STEPHENSON, 1994a,b). The diversity of reproductive strategies and variability in RMR within the Tenrecidae make this family an ideal model on which to investigate the influence of metabolic rate on life history strategy.

REPRODUCTIVE ENERGETICS OF EUTHERIAN MAMMALS

RMR (or BMR in homeothermic species) is a frequently used physiological variable because it is easily measurable under laboratory conditions and comparable between taxa. RMR is strongly correlated with body mass across the Mammalia (*e.g.* KLEIBER, 1961; MCNAB, 1988). Interspecific variations in RMR not accounted for by body mass have been attributed to differences in food habits, activity levels and climate (*e.g.* MCNAB, 1978, 1980, 1983, 1986, 1992; HENNEMANN *et al.*, 1983; DANIELS, 1984; MULLER, 1985). For example, large eutherians that feed on vertebrates, nuts or grass and forbs generally have high RMR relative to their body mass, whilst species that feed on invertebrates, fruits, seeds and leaves of woody plants generally have lower rates (MCNAB, 1986). In addition, it has been suggested that many of the ecological correlates of RMR may also be taxonomic associations (ELGAR & HARVEY, 1987).

Many investigators have observed that eutherian mammals with higher RMR produce more offspring which have faster prenatal and postnatal development rates (*e.g.* MCNAB, 1980, 1986; OFTEDAL, 1984; GLAZIER, 1985). Recent studies that have removed the effects of body mass suggest that the relationship between metabolism and life histories may vary between taxa (STEPHENSON & RACEY, 1995) or may not be apparent at all (READ & HARVEY, 1989).

Ambient temperature (Ta) can influence body temperature (Tb) in heterothermic mammals, and in turn can influence RMR (*e.g.* STEPHENSON & RACEY, 1993b), although the direct relationship between Tb and RMR is difficult to distinguish. In a few heterothermic species, fluctuating Tb associated with entry into torpor can sometimes affect gestation length (*e.g.*, RACEY, 1973; RACEY & SWIFT, 1981; STEPHENSON & RACEY, 1993a). However, to date there has been no analysis of the potential influence of Tb on reproductive or energetic strategies in tenrecs.

This paper reviews recent data on the Tenrecidae to provide an overview of reproductive energetics within the Insectivora and factors that influence metabolism and reproduction. It also examines the influence of body temperature on energetic and life history strategies.

REPRODUCTIVE ENERGETICS OF THE TENRECIDAE

Resting metabolic rate

Resting metabolic rate in the Tenrecidae scales to body mass (Fig. 1). Residual variation in the RMR-mass curve cannot be explained with certainty given the difficulty in determining cause and effect. However, it may have ecological significance. For example, reduced levels of RMR have been well documented in desert-dwelling rodents (see *e.g.* HULBERT *et al.*, 1985; HAIM & BORUT, 1986) and shrews (LINDSTEDT, 1980). It is therefore notable that the two species of tenrec from the hot, arid south-west of Madagascar (*G. aurita* and *E. telfairi*) have substantially lower levels of mean RMR than other tenrecs relative to their body size (Fig. 1). The incorporation of termites in the diet of *G. aurita* may also affect RMR (MCNAB, 1984). The aquatic tenrec, *Limnogale mergulus*, does not appear to maintain RMR at a significantly higher level than other tenrec species (STEPHENSON, 1994a). This contrasts with the trend identified in other aquatic vertebrates which normally maintain RMR at levels higher than expected from body mass (*e.g.* MCNAB 1978, 1986; BENNETT & HARVEY, 1987). However, when compared with other marsupials, the water opossum, *Chironectes minimus*, also shows no elevated level of metabolic rate (THOMPSON, 1988). Therefore, the association between elevated RMR and aquatic habits may not be uniform throughout the Mammalia. Water shrews are amongst the largest species of temperate zone soricids (GENOUD, 1988). This may provide them with a greater thermal inertia to reduce the loss of body heat when in water. *L. mergulus* is the largest of the oryzorictine tenrecs so a reduction in thermal inertia through increased body size, rather than elevated metabolic rate, may be the main adaptation of the species to an aquatic mode of life. The fossorial *O. hova* also has a relatively high RMR (Fig.1). An elevated RMR is found in other small fossorial insectivores (MCNAB, 1979; CONTRERAS & MCNAB, 1990) and is probably associated with the maintenance of homeothermy (MCNAB, 1983) rather than the niche these species inhabit.

Further evidence for the potential effects of climate on metabolism can be found in the Insectivora. Shrews of the subfamily Soricinae have higher RMR than species of the Crocidurinae. The main difference between the two sub-families can most likely be explained by evolution in geographical isolation under differential climatic conditions: the Crocidurinae having evolved in tropical Africa and the Soricinae in temperate Eurasia (VOGEL, 1976).

Those tenrec species which enter seasonal torpor, in general have lower RMRs. Seasonal hypothermia is unusual in the tropics but has been recorded in six tenrec species: *G. aurita, H. semispinosus, H. nigriceps, S. setosus, E. telfairi* and *T. ecaudatus* (GOULD & EISENBERG, 1966; EISENBERG & GOULD, 1970; STEPHENSON & RACEY, 1994). Further research is required to determine the influence of endogenous and exogenous rhythms on the occurrence of torpor within the Tenrecidae but in some species it is likely that any endogenous rhythm that exists is entrained by ambient temperature or photoperiod (STEPHENSON & RACEY, 1994).

When compared with insectivores of similar body mass, RMR in tenrecs is generally lower, though there are exceptions to the rule. For example, shrew-tenrecs of the genus *Microgale* have RMRs lower than shrews of the Soricinae, but a similar level

to tropical shrews of the Crocidurinae (see STEPHENSON & RACEY, 1995). Reliable data on RMR are only available for five species of Erinaceidae which range in body mass from 400 to 750g (see STEPHENSON, 1991). *T. ecaudatus* is the only tenrec within this mass range but even though the largest erinaceids are smaller than *T. ecaudatus*, they have higher RMR (STEPHENSON, 1991). Further data are required on the more closely related Chrysochloridae to establish how their level of RMR compares with tenrecines.

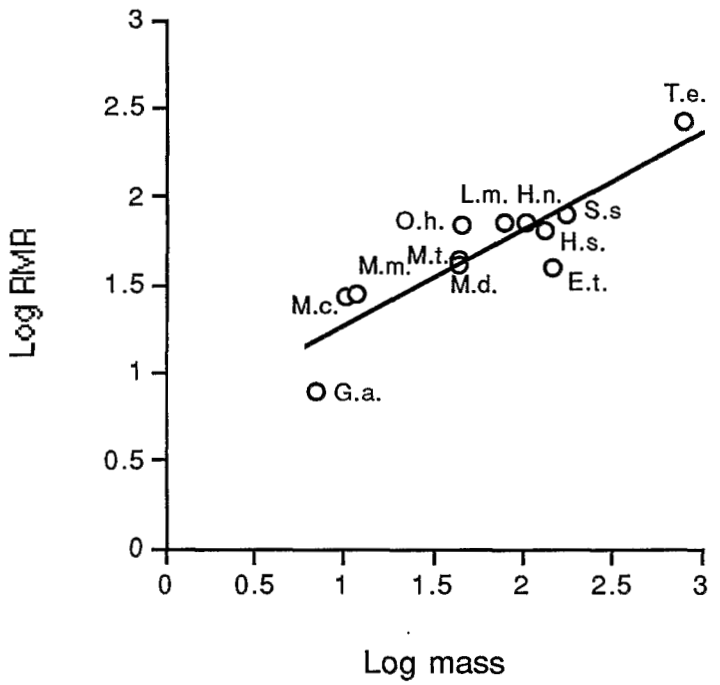


Figure 1. Log-log plot of resting metabolic rate against body mass in the Tenrecidae. Least squares regression equation: $y = 0.548x + 0.724$ ($r^2 = 0.77$). Tenrec species: *G.a.* = *Geogale aurita; M.c.* = *Microgale cowani; M.m.* = *M. melanorrhachis; M.t.* = *M. talazaci; M.d.* = *M. dobsoni; O.h.* = *Oryzorictes hova; L.m.* = *Limnogale mergulus; H.n.* = *Hemicentetes nigriceps; H.s.* = *H. semispinosus; E.t.* = *Echinops telfairi; T.e.* = *Tenrec ecaudatus.* Data from Stephenson (1994a,b), and Stephenson & Racey (1993a,b, 1994).

Body temperature and homeothermy

Body temperature in most species of tenrec is affected by Ta (EISENBERG & GOULD, 1970; STEPHENSON & RACEY, 1993b). In some species there is no readily defined point at which there is a shift from homeothermy to heterothermy since there is no obvious Tb at which the animals enter torpor (POPPITT *et al.*, 1994). On the basis of data collected to date, it is possible to identify a continuum of homeothermic capacities and energetic strategies across the family. This ranges from species such as *G. aurita* and *E. telfairi* that are not continuously homeothermic at any Ta and enter daily and seasonal torpor, to species such as *M. cowani*

and *M. melanorrhachis* that maintain relatively constant Tb and RMR (STEPHENSON & RACEY, 1993b).

If Tb in tenrecs maintained at Ta 25-30°C (the nearest approximation to a thermoneutral zone in species that maintain homeothermy) is compared with other insectivores maintained in thermoneutral conditions, tenrecs have a significantly lower mean Tb than all other taxa (T-test, $p<0.05$), with the exception of the closely related Chrysochloridae (Figure 2). Even those tenrec species, such as *M. cowani* and *O. hova,* that maintain RMR at a level close to that expected from body mass, have low Tb. This implies that, even when RMR is relatively high, tenrecs cannot maintain Tb at levels found in other Insectivora.

Reproduction

Within the Tenrecidae, there is a wide range of reproductive strategies (see EISENBERG & GOULD, 1970; STEPHENSON, 1991, 1993; STEPHENSON *et al.*, 1994). Interspecific variation is evident in most traits (see STEPHENSON & RACEY, 1995, for data summary). For example, mean litter size ranges from 2.8 in *H. nigriceps* to 16.6 in *T. ecaudatus.* In *H. semispinosus,* the mean age of eye-opening is 8.5 days and individuals wean within three weeks, attaining reproductive maturity within 35-40 days of birth (EISENBERG, 1975). In contrast, *G. aurita* neonates have a mean age at eye-opening of 24 days and wean after five weeks (STEPHENSON, 1993). Some of the variability in life histories can be accounted for by body mass which is correlated with variables such as neonate mass and maximum litter size (STEPHENSON & RACEY, 1995). However, most life history variables in the Tenrecidae are not significantly related to body mass.

Across the Mammalia, gestation length is closely correlated with maternal body mass (READ & HARVEY, 1989) but no such correlation is evident in the Tenrecidae. Across the body mass range, gestation length is between 50 and 70 days (see STEPHENSON, 1993) and considerable intraspecific variation is apparent, as exemplified by *G. aurita* which had one confirmed gestation period of 54 days, and another of more than 69 days (STEPHENSON, 1993). When compared with other Insectivora of similar body size, tenrec gestation length is much longer than expected. For example, *G.aurita* (mean body mass 6.9g) has a mean gestation length of 61.5 days, whereas a similar-sized shrew, *Cryptotis parva* (6.4g) has a gestation length of 22 days (see STEPHENSON & RACEY, 1995). In general, shrews have gestation lengths between 3 and 4 weeks, and larger insectivores such as hedgehogs and moles have gestation lengths of about 5 weeks (STEPHENSON, 1991). In contrast, all tenrecs have gestation lengths of around 8 weeks. The uniformly long gestation length in tenrecs does not produce more precocial young since neonates of all species are born blind and with a closed auditory meatus. The specific foetal growth velocity (a measure of prenatal development rate, HUGGETT & WIDDAS, 1951) is also lower than expected (STEPHENSON, 1991). Postnatal development rates differ between subfamilies. Oryzorictines have postnatal development rates lower than shrews of similar size (see STEPHENSON, 1993). However, the Tenrecinae often have more rapid postnatal development rates than other Insectivora. For example, the eyes of neonatal tenrecs generally open within 2 weeks of parturition, more rapidly than any other large insectivores and even more rapidly than many shrew species (STEPHENSON, 1991).

G. aurita is the only species in the Tenrecidae known to experience post-partum oestrus, a consequence of which is that a female is able to suckle one litter while a second develops in the uterus. This phenomenon may represent an adaptation to an unpredictable environment, optimising reproductive output whilst seasonally favourable conditions prevail (STEPHENSON, 1993). Since the energetic costs of concurrent pregnancy and lactation are not additive (STEPHENSON & RACEY, 1993a), it is also associated with an energy saving.

Reproduction, RMR and Tb

All species of tenrec studied to date have shown a mass-independent increase in RMR during reproduction (NICOLL & THOMPSON, 1987; STEPHENSON & RACEY, 1993a,b, 1994; THOMPSON & NICOLL, 1986). This increase is associated with the maintenance of homeothermy (STEPHENSON & RACEY, 1993a,b, 1994; POPPITT *et al.*, 1994) and higher or more constant body temperatures have been recorded in a number of tenrec species during reproduction (EISENBERG & GOULD, 1967; NICOLL, 1982; POPPITT, 1988; STEPHENSON & RACEY, 1993a,b). Increased and less variable body temperatures have also been recorded during reproduction in other heterothermic eutherians such as hedgehogs (FOWLER, 1988) and bats (*e.g.* AUDET & FENTON, 1988; STUDIER & O'FARRELL, 1972). Therefore, maintenance of homeothermy or elevation of body temperature may be essential for reproduction in heterothermic eutherians. The advantages of higher and more constant Tb are unclear but may be associated with a faster rate of foetal development (RACEY, 1973; STEPHENSON & RACEY, 1993a) and a subsequent increase in reproductive potential. However, the maintenance of homeothermy is energetically expensive (MCNAB, 1983) and will add to the cost of reproduction. The increase in RMR during pregnancy and lactation may therefore reflect the energy expenditure necessary to improve thermoregulation. Conversely, an elevated Tb may simply be a corollary of an increased metabolic rate inherently associated with reproduction. A full understanding of reproductive energetics in heterothermic eutherians will arise only after the inter-relationship between metabolic rate and Tb has been established.

There is evidence that some tenrec species such as *G. aurita* and *E. telfairi* sometimes enter torpor during pregnancy (NICOLL & THOMPSON, 1987; STEPHENSON & RACEY, 1993a). RACEY (1973) showed that pregnant female pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) deprived of food in cold environments became torpid and their pregnancy was extended by a period similar to that of the induced torpor, indicating that foetal development had been arrested. A variable gestation length was subsequently confirmed in wild pipistrelles experiencing different climatic conditions from year to year (RACEY & SWIFT, 1981). It is relevant in this respect that *G. aurita* also has variable gestation length and since it is largely heterothermic (STEPHENSON & RACEY, 1993a), it is possible that torpor is also responsible for arresting the development of some litters.

When reproductive variables for the Tenrecidae are compared with RMR, and the effects of body mass are removed, there is no significant relationship between energy expenditure and reproductive output either within or between species (STEPHENSON & RACEY, 1993b, 1995). However, when a similar analysis is conducted on shrews, an interspecific difference is revealed, with those species with higher metabolic rates producing more young at a faster rate. So why can shrews with relatively high RMR

have a relatively greater reproductive output, yet no such advantage occur in tenrecs? Four reasons have been suggested (STEPHENSON & RACEY, 1995):

1) **Phylogeny**. Gestation length is uniformly long across the family. Many species also have similar postnatal development rates with the result that age at eye-opening and age at weaning are not dependent on body mass. This implies that some elements of tenrec life histories may be constrained by phylogeny rather than body size or energy metabolism (STEPHENSON, 1993).

2) **Maternal metabolism**. All tenrec species increase RMR during reproduction. Therefore, perhaps maternal RMR during pregnancy and lactation, and its relative increase above non-breeding levels, is a better indication of energy allocated to reproduction. However, to date, RMR in gestation and lactation has been determined in too few species, to permit interspecific analysis.

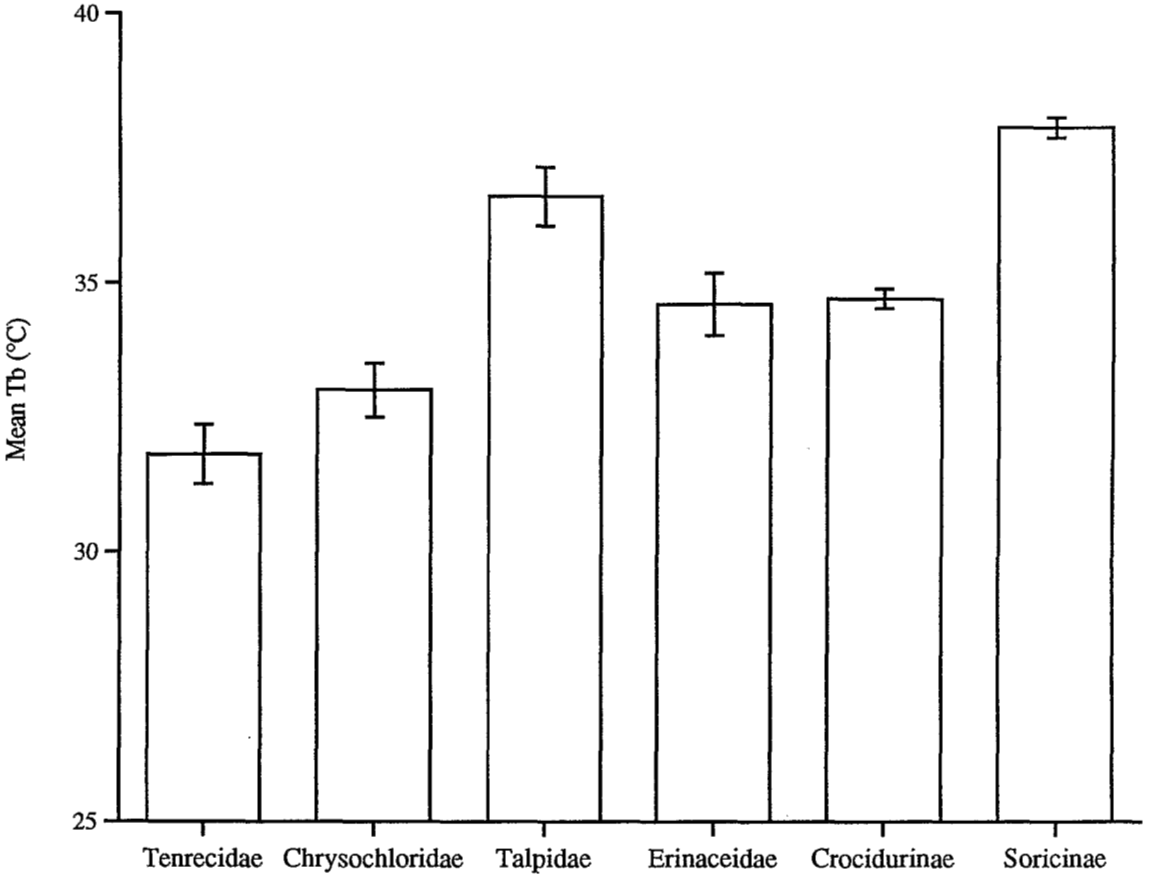
3) **Limited residual variation in RMR**. RMR is more closely related to body mass in the Tenrecidae than in the Soricidae. The more limited residual variation in RMR among tenrecs may have reduced the probability of a discernible relationship between RMR and reproductive variables.

4) **Body temperature**. Increased RMR in tenrec species during reproduction may be associated more with an improvement in homeothermy than with any increase in reproductive rate (STEPHENSON & RACEY, 1993a,b). Body temperature may be a simple corollary of RMR but it may also influence mammalian reproduction independently. In pregnant heterothermic bats, reduction of body temperature during torpor extends gestation length (RACEY, 1973; RACEY & SWIFT, 1981), and a similar phenomenon may occur in at least one tenrec species (STEPHENSON & RACEY, 1993a). The uniformly low Tb in tenrecs (as demonstrated in Fig. 2) also implies some phylogenetic constraint, and the inability of species to raise Tb to levels found in other Insectivora may be one factor preventing increased reproductive output with increased RMR. Further investigation of the relationship between thermoregulatory capacity and life history parameters in the Tenrecidae may determine the relative importance of body temperature to mammalian reproduction.

In shrews, the relationship between RMR and reproduction may not be causal. Tropical species have lower RMR and lower reproductive output, and this is thought to be due to their evolution in different climates. However, reproductive and energetic strategies in shrew subfamilies may have evolved independently under different and unrelated selection pressures. For example, temperate zone shrews (Soricinae) may have evolved an elevated RMR as a result of selection pressure to maintain homeothermy in environments with low ambient temperatures. In contrast, faster reproductive rates in these species may have evolved in response to the restricted breeding seasons at temperate latitudes.

THOMPSON (1992) suggests that, if species with a relatively high metabolic rate allocate more energy to reproduction, there are two alternative strategies. Some species with high RMR « will have opted for greater speed, others will have opted for greater effort, and some may have opted for moderate increases in both speed and effort ». Results from the Tenrecidae (STEPHENSON & RACEY, 1995) suggest that some species with high RMR are incapable of increasing speed or effort. However, those species that avoid torpor may reduce gestation length. In some tenrec species, avoidance of seasonal torpor when suitable conditions prevail can lead to winter breeding (STEPHENSON & RACEY, 1994). Although daily torpor does occur during reproduction in some species

(NICOLL & THOMPSON, 1987; STEPHENSON & RACEY, 1993a), probably as an adaptation to adverse conditions of food availability or climate, avoidance or reduction of torpor in pregnant tenrecs may maintain rates of foetal development (STEPHENSON & RACEY, 1993a).



Figire 2. Body temperature in the Insectivora. Data sources listed in Stephenson (1991) and Stephenson and Racey (1993a, b; 1994).

Overall, therefore, the selective advantage in high RMR may be the maintenance of daily or year-round activity, increasing opportunities to reproduce and reducing inter-birth intervals, rather than more directly increasing reproductive output through, for example, faster development rates or higher fecundity.

There is much evidence to suggest that mortality patterns, measured by variables such as probability of survival at birth and life expectancy, are the strongest predictors of life history besides body mass (*e.g.* HARVEY & ZAMMUTO, 1985; HARVEY *et al.*, 1989, 1991; CHARNOV, 1991). Therefore, if RMR does have any influence on reproduction, it might be expected to be associated with these life history variables. More data are required on the lifespans of free-living insectivores to facilitate such analysis.

CONCLUSIONS

Mammalian reproduction is energetically expensive (LOUDON & RACEY, 1987; GITTLEMAN & THOMPSON, 1988; THOMPSON, 1992) but the relationship between metabolism and reproduction is complex and difficult to discern and may have taxonomic differences. Cause and effect are unclear and life histories may have evolved under different constraints to RMR. Maternal RMR may have a greater influence on life histories than RMR of non-breeding individuals. Future studies need to measure RMR for more species during pregnancy and lactation and to record life history variables concurrently Detailed information on thermoregulation within the Insectivora may also help to distinguish between the potentially different effects of body temperature and RMR on reproduction.

It can be concluded that a suite of ecological, climatic and phylogenetic traits are associated with the wide energetic and reproductive differentiation found within the Tenrecidae, one of the broadest adaptive radiations to have occurred in any mammalian family. Continued study of this ancient eutherian lineage may therefore improve our understanding of the evolution of reproductive and energetic strategies within the Mammalia.

ACKNOWLEDGEMENTS

In Madagascar, we are grateful for the help and collaboration of the Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza, the Ministère des Eaux et Forêts, the Ministère de l'Enseignement Supérieur, and WWF. Dr John Dallas kindly translated the abstract. This study was funded by the Natural Environment Research Council (UK).

REFERENCES

AUDET, D. & M.B. FENTON, 1988. Heterothermy and use of torpor by the bat *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae): a field study. Physiol. Zool., 61: 197-204.

BENNETT, P.M. & P.H. HARVEY, 1987. Active and resting metabolism in birds: allometry, phylogeny and ecology. J. Zool. Lond., 213: 327-363.

BUTLER, P.M., 1969. Insectivores and bats from the Miocene of East Africa: new material. *In*: L.S.B. Leakey (ed.), Fossil vertebrates of Africa, Volume 1. pp. 1-38. Academic Press, New York.

BUTLER, P.M. & A.T. HOPWOOD, 1957. Insectivora and Chiroptera from the Miocene rocks of Kenya Colony. Fossil mammals of Africa 13. British Museum (Natural History), London.

CHARNOV, E.L., 1991. Evolution of life history variation among female mammals. Proc. Nat. Acad. Sc., USA, 88: 1134-1137.

CONTRERAS, L.C. & B.K. MCNAB, 1990. Thermoregulation and energetics in subterranean mammals. *In:* E. Nevo & O.A. Reig (eds.), Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels. pp. 231-250. Alan Liss Inc, New York.

CORBET, G.B. & J.E. HILL, 1991. A World List of Mammalian Species. Third Edition. British Museum (Natural History), London and Oxford University Press, Oxford.

DANIELS, H.L., 1984. Oxygen consumption in *Lemur fulvus*: deviations from the ideal model. J. Mammal., 65: 584-592.

EISENBERG, J.F., 1975. Tenrecs and solenodons in captivity. Int. Zoo Yearbook, 15: 6-12.

EISENBERG, J.F., 1981. The Mammalian Radiations. Athlone Press, London.

EISENBERG, J.F. & E. GOULD, 1967. The maintenance of tenrecoid insectivores in captivity. Int. Zoo Yearbook, 7: 194-196.

EISENBERG, J.F. & E. GOULD, 1970. The tenrecs: a study in mammalian behavior and evolution. Smithson. Contribs. Zool., 27: 1-127.

ELGAR, M.A. & P.H. HARVEY, 1987. Basal metabolic rates in mammals: allometry, phylogeny and ecology. Funct. Ecol., 1: 22-36.

FOWLER, P.A. 1988. Thermoregulation in the female hedgehog, *Erinaceus europaeus*, during the breeding season. J. Reprod. Fert., 82: 285-292.

GENEST, H. & F. PETTER, 1974. Part 1.1: Family Tenrecidae. *In*: J. Meester & H.W. Setzer (eds.), The mammals of Africa: an identification manual. pp. 1-7. Smithsonian Institution Press, Washington DC.

GENOUD, M., 1988. Energetic strategies of shrews: ecological constraints and evolutionary implications. Mammal Rev., 18: 173-193.

GITTLEMAN, J.L., & S.D. THOMPSON, 1988. Energy allocation in mammalian reproduction. Am. Zool., 28: 863-875.

GLAZIER, D.S., 1985. Energetics of litter size in five species of *Peromyscus* with generalizations for other mammals. J. Mammal., 66: 629-642.

GOULD, E. & J.F. EISENBERG, 1966. Notes on the biology of the Tenrecidae. J. Mammal., 47: 660-686.

HAIM, A. & A. BORUT, 1986. Reduced heat production in the bushy-tailed gerbil *Sekeetamys calurus* (Rodentia) as an adaptation to arid environments. Mammalia, 50: 27-33.

HARVEY, P.H., PAGEL M.D. & J.A. REES, 1991. Mammalian metabolism and life histories. Am. Nat., 137: 556-566.

HARVEY P.H., READ A.F. & E.L. PROMISLOW, 1989. Life history variation in placental mammals: unifying the data with the theory. *In*: P.H. Harvey & L. Partridge (eds.), *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, Volume 6. pp. 13-31. Oxford University Press, Oxford.

HARVEY, P.H. & R.M. ZAMMUTO, 1985. Patterns of mortality and age at first reproduction in natural populations of mammals. Nature, Lond., 15: 319-320.

HEIM DE BALSAC, H., 1972. Insectivores. *In*: R. Battistini & G. Richard-Vindard (eds)., Biogeography and ecology in Madagascar. pp. 629-660. W. Junk, The Hague.

HENNEMANN, W.W., III, THOMPSON, S.D. & M.J. KOENECNY, 1983. Metabolism of crab-eating foxes *Cerdocyon thous*: ecological influences on the energetics of canids. Physiol. Ecol., 56: 319-324.

HUGGETT, A. St.G & WIDDAS, W.F., 1951. The relationship between mammalian foetal weight and conception age. J. Physiol., 114: 306-317.

HULBERT, A.J., D.S. HINDS & R.E. MacMILLEN, R.E., 1985. Minimal metabolism, summit metabolism and plasma thyroxine in rodents from different environments. Comp. Biochem. Physiol., 81: 687-693.

KLEIBER, M., 1961. The fire of life: an introduction to animal energetics. John Wiley, New York.

LINDSTEDT, S.L., 1980. Energetics and water economy of the smallest desert mammal. Physiol. Zool., 53: 82-97.

LOUDON, A.S.I. & P.A. RACEY (eds.), 1987. Reproductive energetics in mammals. Symp. zool. Soc., Lond., No.57. Oxford University Press, Oxford.

McNAB, B.K., 1978. The comparative energetics of neotropical marsupials. J. Comp. Physiol., 125: 115-128.

McNAB, B.K., 1979. The influence of body size on the energetics and distribution of fossorial and burrowing mammals. Ecology, 60: 1010-1021.

McNAB, B.K., 1980. Food habits, energetics and the population biology of mammals. Am. Nat., 116: 106-124.

McNAB, B.K., 1983. Energetics, body size, and the limits to endothermy, J. Zool., Lond., 199: 1-29.

McNAB, B.K., 1984. Physiological convergence amongst ant-eating and termite-eating mammals. J. Zool., Lond., 203: 485-510.

McNAB, B.K., 1986. The influence of food habits in the energetics of eutherian mammals. Ecol. Monographs, 56: 1-9.

McNAB, B.K., 1988. Complications inherent in scaling the basal rate of metabolism in mammals. Quart. Rev. Biol., 63: 25-54.

McNAB, B.K., 1992. A statistical analysis of mammalian rates of metabolism. Funct. Ecol., 6: 672-279.

MULLER, E.F., 1985. Basal metabolic rates in primates - the possible role of phylogenetic and ecological factors. Comp. Biochem. Physiol., 81A: 707-711.

NICOLL, M.E., 1982. Reproductive Ecology of *Tenrec ecaudatus* (Insectivora:Tenrecidae) in the Seychelles. Unpublished Ph.D. thesis, University of Aberdeen, Aberdeen, U.K..

NICOLL, M.E. & S.D. THOMPSON, 1987. Basal metabolic rates and energetics of reproduction in therian mammals: marsupials and placentals compared. Symp. zool. Soc. Lond., No. 57: 7-27.

OFTEDAL, O.T., 1984. Milk composition, milk yield and energy output at peak lactation: a comparative review. Symp. zool. Soc., Lond., No. 51: 33-85.

POPPITT, S.D., 1988. Energetics of Reproduction and Overwintering in some Insectivorous Mammals (Mammalia: Insectivora). Unpublished Ph.D. thesis, University of Aberdeen, U.K..

POPPITT, S.D., SPEAKMAN, J.R. & P.A. RACEY, 1994. Energetics of reproduction in the lesser hedgehog tenrec, *Echninops telfairi* (Martin). Physiol. Zool., 67: 976-994.

RABINOWITZ, P.D., COFFIN, M.F. & D. FALVEY, 1983. The separation of Madagascar and Africa. Science, 220: 67-69.

RACEY, P.A., 1973. Environmental factors affecting the length of gestation in heterothermic bats. J. Reprod. Fert., Suppl., 19: 175-189.

RACEY, P.A. & S.M. SWIFT, 1981. Variations in gestation length in a colony of pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) from year to year. J. Reprod. Fert., 61: 123-129.

READ, A.F. & P.H. HARVEY, 1989. Life history differences among the eutherian radiations. J. Zool., Lond., 219: 329-353.

SIMPSON, G.G. 1940. Mammals and land bridges. J. Washington Acad. Sci., 30: 137-163.

STEPHENSON, P.J. 1991. Reproductive energetics of the Tenrecidae (Mammalia: Insectivora). Unpublished PhD thesis, University of Aberdeen, Aberdeen, U.K.

STEPHENSON, P.J., 1993. Reproductive biology of the large-eared tenrec, *Geogale aurita* (Insectivora: Tenrecidae). Mammalia, 57: 553-563.

STEPHENSON, P.J., 1994a. Resting metabolic rate and body temperature in the aquatic tenrec, *Limnogale mergulus* (Insectivora: Tenrecidae). Acta Theriol., 39: 89-92.

STEPHENSON, P.J., 1994b. Notes on the biology of the fossorial tenrec, *Oryzorictes hova* (Insectivora: Tenrecidae). Mammalia, 58(2): 312-315.

STEPHENSON, P.J. 1995. Taxonomy of shrew-tenrecs (*Microgale* spp.) from eastern and central Madagascar. J. Zool., Lond., 235: 339-350.

STEPHENSON, P.J. & P.A. RACEY, 1993a. Reproductive energetics of the Tenrecidae (Mammalia: Insectivora). I. The large-eared tenrec, *Geogale aurita.* Physiol. Zool., 66: 643-663.

STEPHENSON, P.J. & P.A. RACEY, 1993b. Reproductive energetics of the Tenrecidae (Mammalia: Insectivora). II. The shrew-tenrecs, *Microgale* spp. Physiol. Zool., 66: 664-685.

STEPHENSON, P.J. & P.A. RACEY, 1994. Seasonal variation in resting metabolic rate and body temperature of streaked tenrecs, *Hemicentetes nigriceps* and *H. semispinosus* (Insectivora: Tenrecidae). J. Zool., Lond., 232: 285-294.

STEPHENSON, P.J. & P.A. RACEY, 1995. Resting metabolic rate and reproduction in the Insectivora. Comp. Biochem. Physiol, 112A: 215-223.

STEPHENSON, P.J., RACEY, P.A. & F. RAKOTONDRAPARANY, 1994. Maintenance and reproduction of tenrecs (Tenrecidae) in captivity at Parc Tsimbazaza, Madagascar. Int. Zoo Yearbook, 33: 194-201.

STUDIER, E.M. & M.J. O'FARRELL, 1972. Biology of *Myotis thysanodes* and *M. lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae) I. Thermoregulation. Comp. Biochem. Physiol., 41A: 567-595.

THOMPSON, S.D., 1988. Thermoregulation in the water opposum (*Chironectes minimus*): an exception that 'proves' a rule. Physiol. Zool.,61: 450-460.

THOMPSON, S.D., 1992. Energetics of gestation and lactation in small mammals: basal metabolic rate and the limits of energy use. *In:* T.E. Tomasi & T.H. Horton (eds). Mammalian Energetics: Interdisciplinary Views of Metabolism and Reproduction. pp. 213-259. Cornell Univ. Press, Ithaca, New York.

THOMPSON, S.D. & M.E. NICOLL, 1986. Basal metabolic rate and energetics of reproduction in therian mammals. Nature, Lond. 321: 690-693.

VAN VALEN, L., 1967. New Paleocene insectivores and insectivore classification. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 135: 219-284.

VOGEL, P., 1976. Energy consumption of European and African shrews. Acta Theriol., 13: 195-206.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 321-328

BIOGEOGRAPHY OF THE BATS OF MADAGASCAR

Judith L. EGER & Lorelie MITCHELL

Centre for Biodiversity and Conservation Biology, Royal Ontario Museum, 100 Queen's Park, Toronto, ON M5S 2C6, CANADA

ABSTRACT.- Seven of the 17 families of bats are represented on Madagascar, one of which, the Myzopodidae, is endemic to the island. Three genera, *Pteropus, Emballonura* and *Mormopterus,* occur in Madagascar and Asia but not in Africa. Two other genera found in Madagascar, *Eidolon* and *Triaenops,* do not occur in Asia but are found in Africa. Of the 28 species of Madagascar bats for which specimen records exist, 18 species are endemic. Based on distribution records and phenetic analyses, we found that ten of the endemic species have African affinities, six have obvious Asian affinities while two species lack sufficient data for classification. Of the non-endemic species, nine are African in origin, and one needs further study.

KEY-WORDS.- Systematics, Biogeography, Bats, Endemic species, Madagascar

RESUME.- Sept des 17 familles de chauve-souris sont représentées sur l'île de Madagascar, dont une, est endémique, le Myzopodidae. Trois genres, *Pteropus, Emballonura* et *Mormopterus,* sont présents à Madagascar et en Asie mais pas en Afrique. Deux autre genres, *Eidolon* et *Triaenops,* existent à Madagascar et en Afrique, mais sont absents en Asie. Parmi les 28 espèces des chauve-souris malgaches, dont il existe des specimens, 18 sont endémiques. Sur la base de leur distribution et des analyses phénétiques, dix espèces endémiques à affinités africaines et six à affinités asiatiques évidentes sont retenues alors que les données sur deux de ces espècès endémiques sont insuffisantes pour leur classification. Parmi les espèces non endémiques, neuf sont d'origine africaine; et une demande des études plus approfondies.

MOTS-CLES.- Systématique, Biogéographie, Chauve-Souris, Espèces endémiques, Madagascar

INTRODUCTION

While descriptive studies began early in the nineteenth century, the systematics and detailed biogeography of Madagascar bats have been relatively little-studied. However, it has long been believed that Madagascar bats have affinities to both Asian and African species. This paper summarizes the results of a study by PETERSON *et al.* (1995), of the systematics and zoogeographic affinities of Madagascar bats.

MATERIALS & METHODS

Systematic relationships among extant species and genera were evaluated using phenetic (multivariate statistical) analyses of 26 to 35 morphological characters,

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

primarily skeletal (PETERSON *et al.*, 1995). Current species distribution data, and fossil and geological information (BESSE & COURTILLOT, 1988), were applied in evaluating the results of the systematic analyses.

RESULTS

Phenetic analyses of Madagascar bat species confirm the presence of at least 28 species in 17 genera, seven families and two sub-orders. Eighteen of the species are endemic. This is a high degree of endemism for chiroptera in an area as small as Madagascar, but consistent with Madagascar's relative isolation and, possibly, with the opportunities for speciation offered by Madagascar's ecological diversity.

Madagascar's location between Africa and Asia, as well as its isolation, is reflected in the apparent geographic origins of its bat fauna. The systematic relationships between Madagascar bats and Asian/African bats, as determined by the study, are summarized in table I.

Among the Madagascar bat species there are three endemic species which are members of genera found in Asia but not Africa. These genera are *Pteropus*, *Emballonura*, and *Mormopterus* (see Fig. 1). Eleven endemic species are members of genera found in both Asia and Africa, *Rousettus, Nycteris, Myotis, Eptesicus, Tadarida* and *Otomops*, each with one endemic species, *Scotophilus* with two endemic species, and *Miniopterus* with three endemics (see Fig. 2 bottom, Fig. 3, and Fig. 4 top). *Eidolon*, an African-only genus, is represented on Madagascar by one endemic species (see Fig. 2 top). One endemic family, the Myzopodidae, exists and on the basis of recent fossil evidence is believed to have been present in East Africa during the Pleistocene (BUTLER, 1978). Two endemic species and one non-endemic species are members of an African-Middle Eastern genus, *Triaenops* (see Fig. 2 middle). Eight other non-endemic species belonging to Asian and African genera, are represented on the east and/or south African mainland only. Finally, there are at least two *Pipistrellus* species of uncertain taxonomic status.

DISCUSSION

Although once part of the large Gondwana landmass, by 65 million years ago, Madagascar had separated from Africa and Asia (BESSE & COURTILLOT, 1988). The oldest known bat fossil, *Icaronycteris index,* is some 50 million years old, and by the late Eocene, at least five modern families of bats had evolved. Therefore it seems impossible that bats colonized Madagascar via a land connection and must have arrived by a sweepstakes method. Madagascar is approximately 400 kilometres from the closest point on the African mainland, 2800 kilometres from Saudi Arabia (the closest point in Asia), 3800 kilometres from the southern tip of India and 6900 kilometres from western Australia.

Given the relative distances to the surrounding continents, it seems most likely that non-endemic species of Madagascar bats would have arrived from Africa, with Asia and Australia being much less likely points of origin. This is confirmed by the geographic

distribution of the non-endemic species which are, without exception, present in the eastern and southern areas of mainland Africa, closest to Madagascar.

Table I. Species of Madagascar bats

Species (bold=endemic)	Asia-only genus	Africa-only genus	Africa-Middle East genus	Africa/Asia genus	Endemic family	Austral/Asia/America genus	Africa/Austral/Asia genus	World-wide genus
Pteropus ***rufus***	•							
Eidolon ***dupreanum***		•						
Rousettus ***madagascariensis***				•				
Emballonura ***atrata***	•							
Taphozous mauritianus							•	
Nycteris ***madagascariensis***				•				
Hipposideros commersoni				•				
Triaenops ***furculus***			•					
Triaenops ***auritus***			•					
Triaenops rufus=(T.persicus)			•					
Myotis ***goudoti***								•
Pipistrellus sp.								•
Eptesicus ***matroka***								•
Eptesicus somalicus								•
Scotophilus ***robustus***				•				
Scotophilus ***borbonicus***				•				
Miniopterus ***manavi***							•	
Miniopterus fraterculus							•	
Miniopterus ***majori***							•	
Miniopterus ***gleni***							•	
Myzopoda aurita					•			
Mormopterus ***jugularis***						•		
Tadarida fulminans							•	
Tadarida pumila							•	
Tadarida leucogaster							•	
Tadarida ***leucostigma***							•	
Tadarida midas							•	
Otomops ***madagascariensis***				•				

Similarly, endemic species are more likely to have evolved from African migrants than from Asian or Australian migrants. In seeming confirmation of this, the endemic species, other than *Myzopoda*, belong to 13 genera; of these, ten genera are present in Africa and only three are present in Asia but not Africa. The above suggests that, of the 28 species of Madagascar bats with relationships at the genus or species level to bats elsewhere, 25 might be assumed to have originated in Africa.

However, there are several possible exceptions to an « African origin » explanation of Madagascar bat species. Three species belong to genera not known to be present,

other than accidentally, on the African mainland. Of these genera, *Emballonura* and *Mormopterus* are found today no closer to Madagascar than Sumatra. Furthermore, *Rousettus madagascariensis*, *Scotophilus robustus* and *Otomops madagascariensis*, while all members of genera present in Africa, appear to be more closely related to Asian species of the same genus, on the basis of phenetic evidence. These six species offer evidence that at least some Madagascar bats arrived from Asia. Only *Pteropus rufus*, *Emballonura atrata*, *Mormopterus jugularis* and the endemic *Myzopoda* have no known systematic relationship with extant African genera or species.

A clue to the origins of the endemic Myzopodidae may be found in a fossil humerus from northern Kenya identified as *Myzopoda* (BUTLER, 1978); this suggests an African origin for this family, with mainland representatives since having become extinct.

Other extinctions might conceal the former presence, on the African mainland, of species of *Pteropus*, *Emballonura* or *Mormopterus*, and the possibility of an African origin for the Madagascar species of these genera may not be entirely dismissed. However, it appears more likely that the oceanic ridges known to have connected India, the Maldives, the Seychelles, the Mascarenes and Madagascar during periods of Pleistocene glaciation facilitated the colonization of Indian Ocean islands, including Madagascar, from areas now widely separated by water. A likely example is evident in the current widespread distribution of *Pteropus* species in the western Indian Ocean.

CONCLUSIONS

Based on their systematic relationships with extant genera and species elsewhere, we conclude that most of the Madagascar bat species had origins on the African mainland. Six species appear most likely to have originated in Asia, despite the large distances now separating Madagascar from Asia. However, the possibility of an African origin for these species, with subsequent extinction of the ancestral populations on the African mainland, may not be entirely ruled out. The endemic Myzopoda family appears, on the basis of fossil evidence, to be African in origin.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the staff of the Royal Ontario Museum, specifically Ron Pozniak, Photography, and Sharon Hick and Champa Ramjass, Library, for assistance with the preparation of this paper. Paul Geraghty prepared the bat drawings and Burton Lim read an earlier version of the paper. Financial support from the ROM Foundation made our presence at this conference possible.

REFERENCES

BESSE, J. & V. COURTILLOT, 1988. Paleogeographic maps of the continents bordering the Indian Ocean since the early Jurassic. J. Geographical Research, 93: 11791-11808.

BUTLER, D.M., 1978. Insectivora and Chiroptera. *In*: V.J. Maglio & H.B.S. Cook (eds.), Evolution of African mammals. pp. 56-68. Harvard University Press, Cambridge.

PETERSON, R.L., J.L. EGER & L. MITCHELL, 1995. Chiroptères. Faune de Madagascar. No. 84. Paris: Muséum national d'Histoire naturelle, 204 pp.

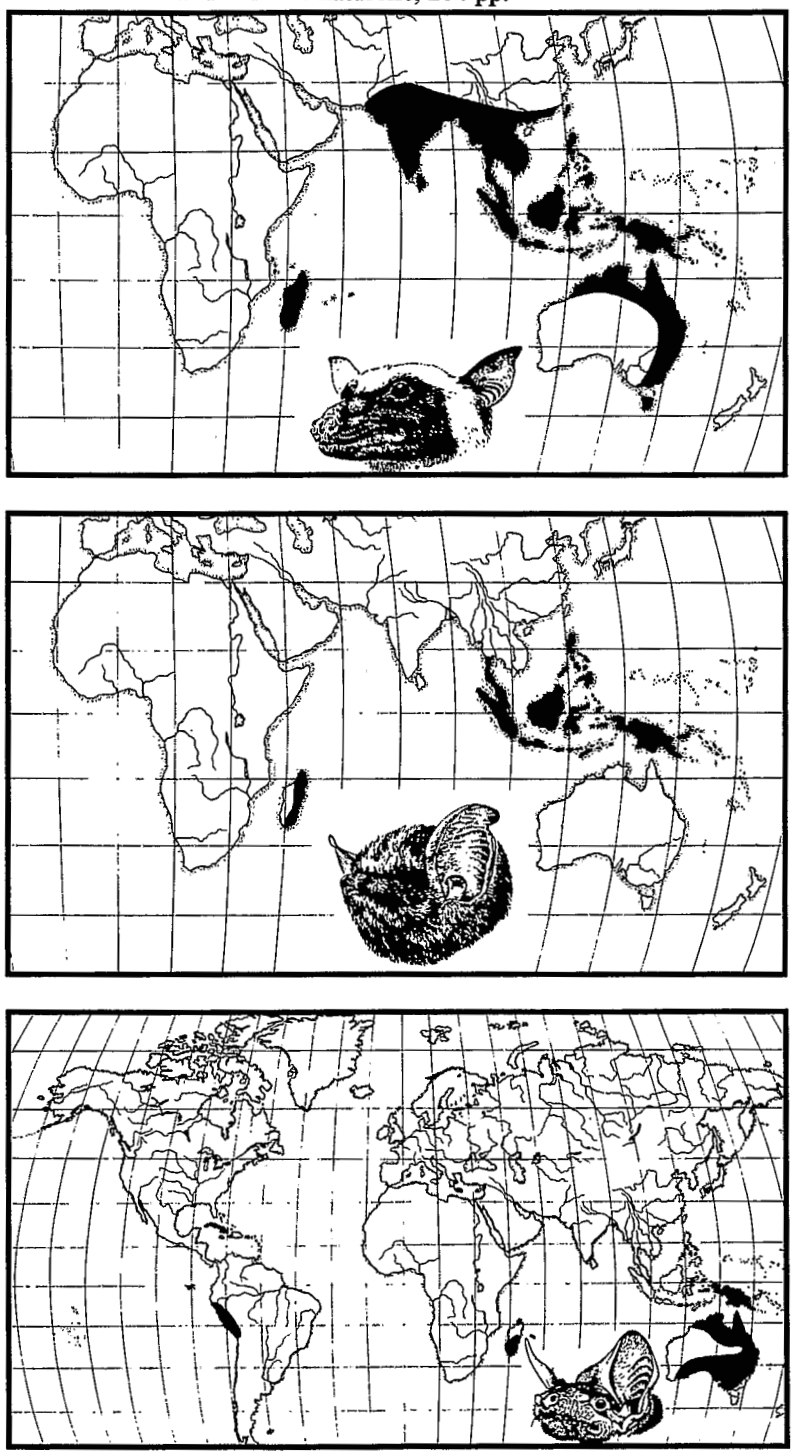


Fig. 1. Distribution of *Pteropus* (top), *Emballonura* (middle), and *Mormopterus* (bottom).

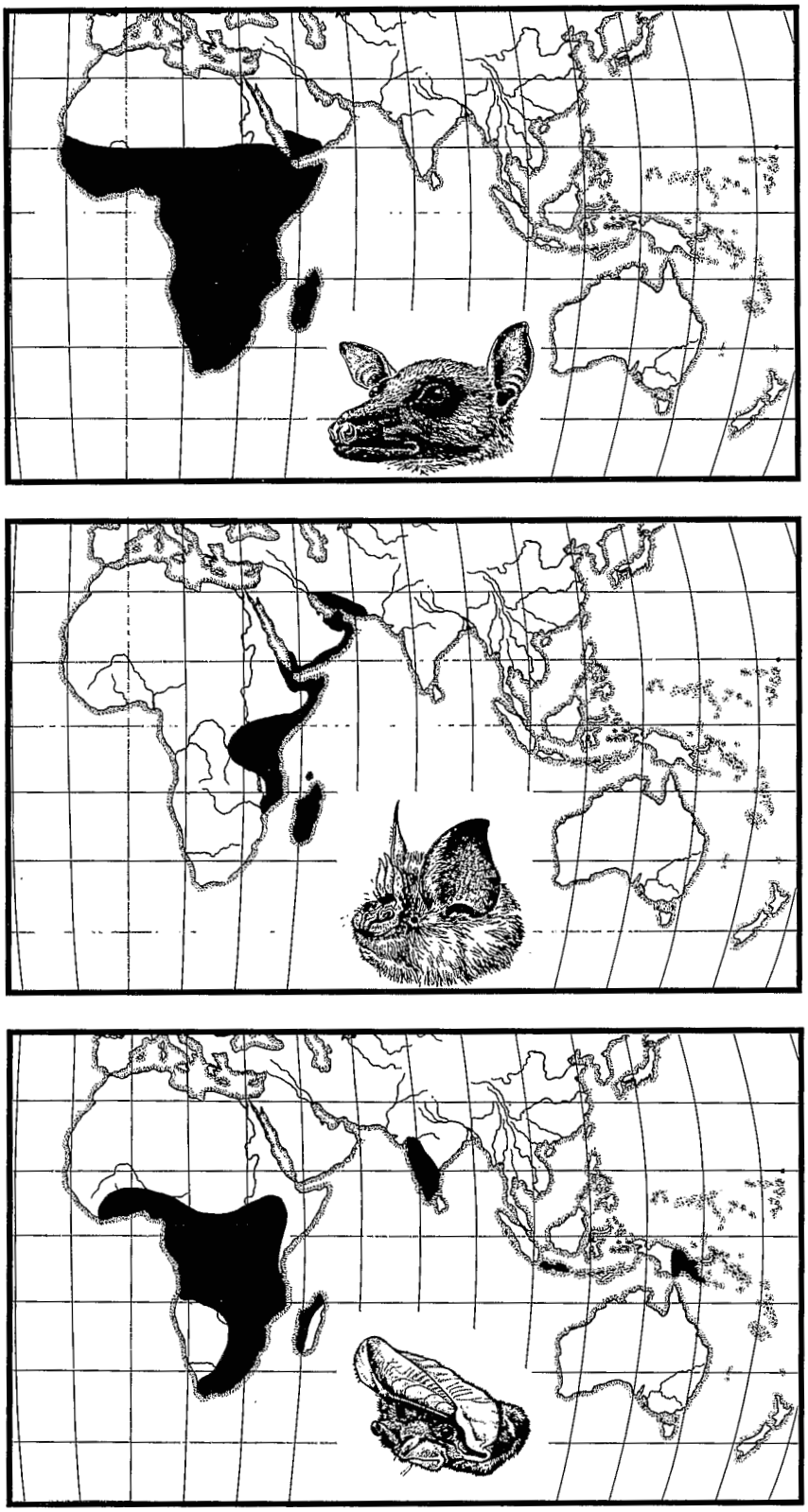


Fig. 2. Distribution of *Eidolon* (top), *Triaenops* (middle), and *Otomops* (bottom).

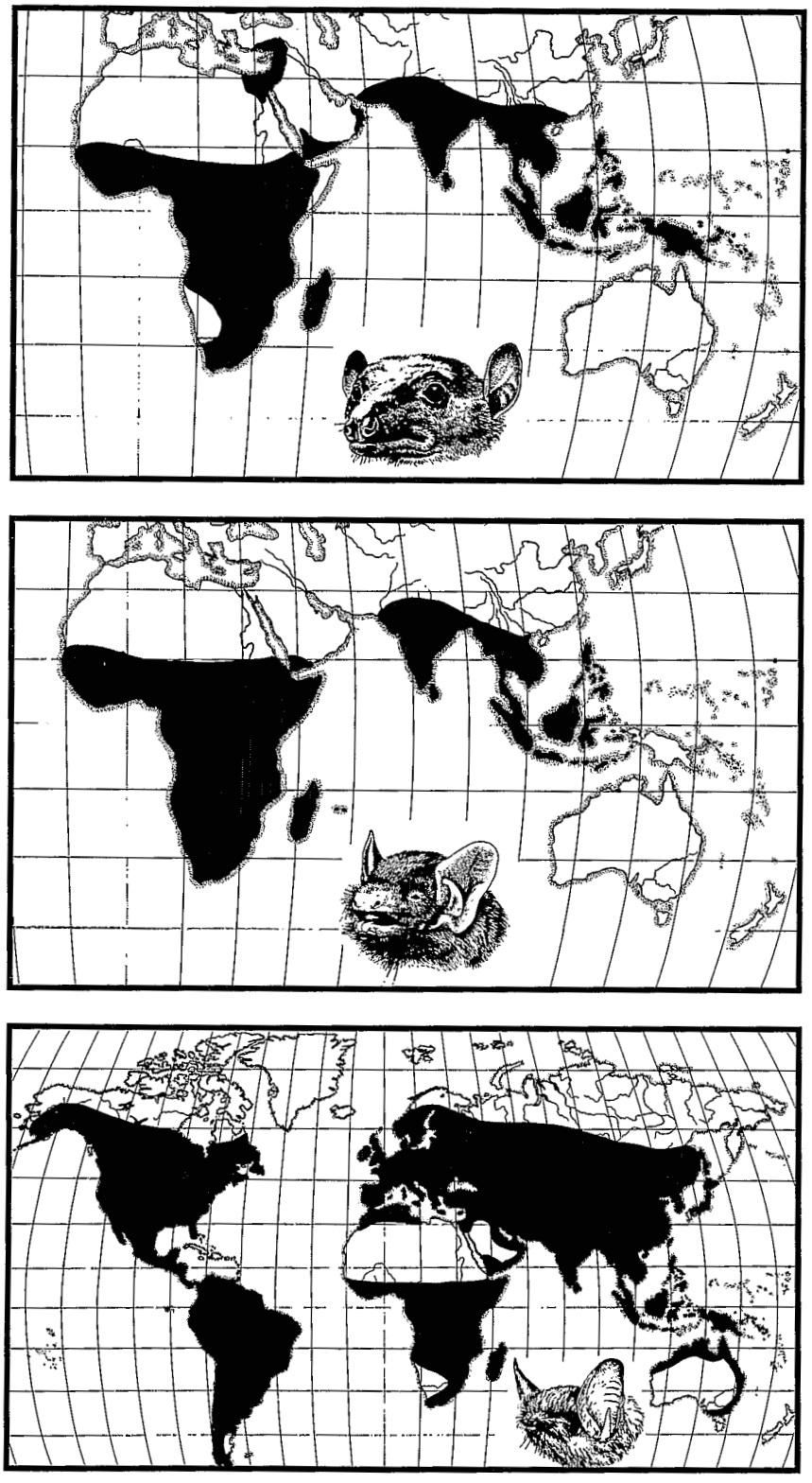


Fig. 3. Distribution of *Rousettus* (top), *Scotophilus* (middle), and *Myotis* (bottom).

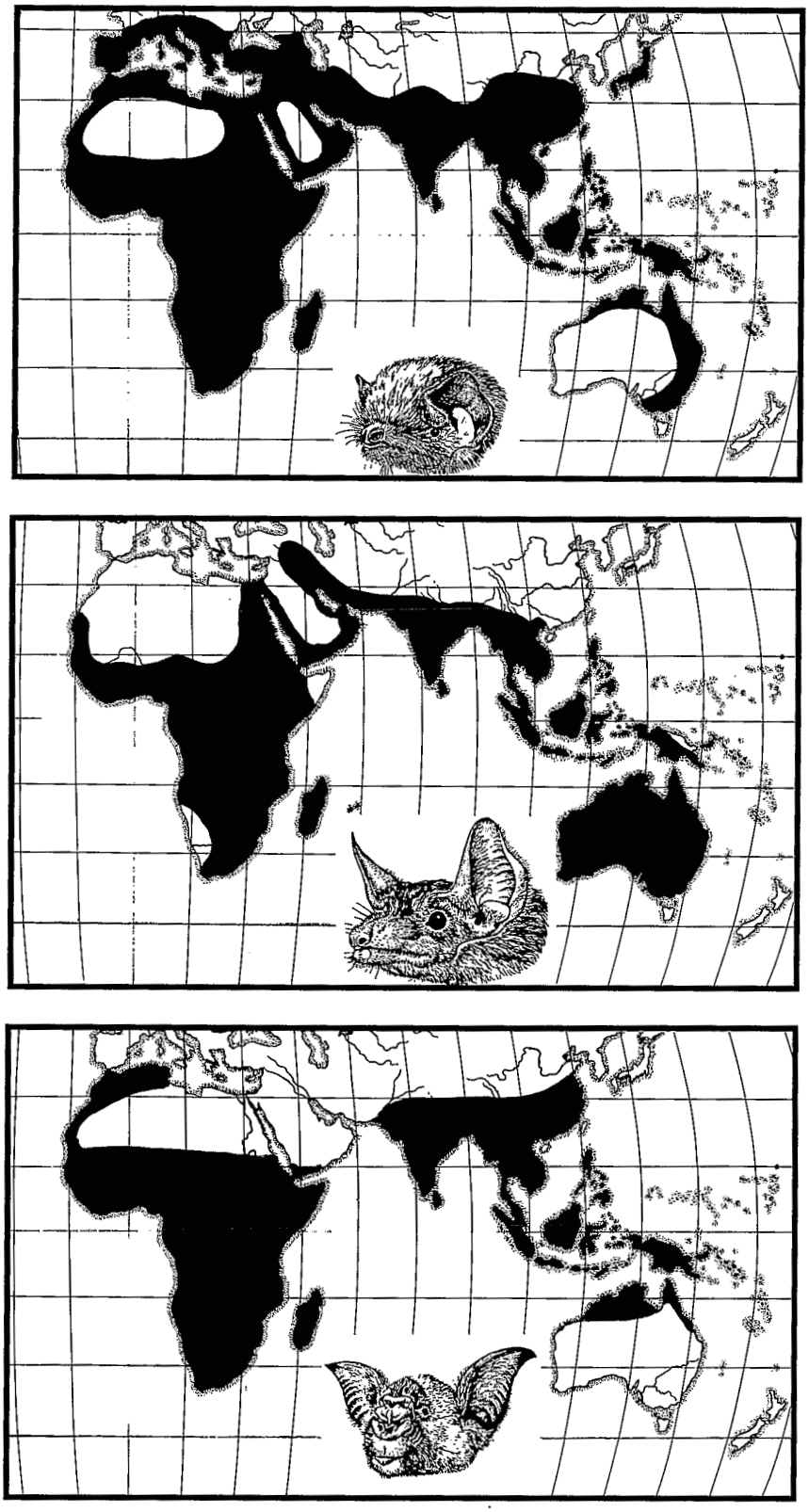


Fig. 4. Distribution of *Miniopterus* (top), *Taphozous* (middle), and *Hipposideros* (bottom).

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 329-335

CONSERVATION OF WESTERN INDIAN OCEAN FRUIT BATS

J. Bryan CARROLL [1] & Anna T. C. FEISTNER [2]

[1] *Bristol Zoo Gardens, Clifton, Bristol BS8 3HA,* UNITED KINGDOM

[2] *Jersey Wildlife Preservation Trust, Les Augrès Manor, Trinity, Jersey JE3 5BP,* CHANNEL ISLANDS

ABSTRACT.- The fruit bats of the western Indian Ocean islands are important components of these island ecosystems. Since fruit bats play key roles in the maintenance of tropical ecosystems as pollinators and seed dispersers , their continued survival may be of crucial significance for the maintenance of island forests. In turn the forests are important resources for the people of the region and protect vital watersheds. Continued survival of the western Indian Ocean fruit bats may thus be imperative for the conservation of the region's biodiversity. Many island endemics are susceptible to human-induced environmental degradation. In addition, most of the western Indian Ocean islands are affected by cyclones. These factors have led to the extinction of one species and five of the remaining 11 are threatened. Various strategies are being used to aid their conservation including captive breeding, education programmes and protection of wild populations.

KEY-WORDS.- Pteropodidae, Indian Ocean, Conservation, Distribution

RESUME.- Les Chauve-souris fruticoles des îles de l'Océan Indien sont des composants importants des écosystèmes de ces îles. Dans la mesure où les Chauve-souris fruticoles jouent des rôles clés dans le maintien des écosystèmes tropicaux en tant que polinisateurs et disperseurs de semis, leur conservation et survie peuvent être d'une signification cruciale pour le maintien des forêts insulaires. Par ailleurs, les forêts représentent des ressources importantes pour les personnes de la région et protègent également les ressources en eau. L'assurance de survie pour les Chauve-souris fruticoles de l'Océan Indien apparaît ainsi comme impérative pour la conservation de la biodiversité de la région. Plusieurs endémiques insulaires subissent la pression de la dégradation humaine sur l'environnement. De plus, la plupart des îles de l'Océan Indien sont perturbées par des cyclones. Ces facteurs ont conduit à l'extinction d'une espèce, et cinq autres sur les 11 restantes sont menacées. Diverses stratégies sont utilisées pour aider leur conservation y compris la reproduction en captivité , des programmes d'éducation et protection des populations sauvages.

MOTS-CLES.- Pteropodidae, Océan Indien, Conservation, Distribution

INTRODUCTION

Three genera of fruit bats (11 extant taxa) occur in the Western Indian Ocean: *Pteropus*, *Rousettus* and *Eidolon* (Table I). The islands of the Western Indian Ocean (WIO) represent a « meeting point » for these bats. They are the western limit for distribution of members of the genus *Pteropus*, which does not extend further than Mafia, just off the coast of Tanzania; the eastern limit for distribution of members of the

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

genus *Eidolon*, which is not found beyond Madagascar and offshore islets; and central to the range of *Rousettus* (Fig.1). Several small islands and Madagascar have or had communities of three fruit bats (Table II).

TABLE I. FRUIT BATS OF THE WESTERN INDIAN OCEAN

Eidolon dupreanum	not threatened
Pteropus livingstonii	endangered
Pteropus niger	vulnerable
Pteropus rodricensis	endangered
Pteropus rufus	not threatened
Pteropus seychellensis aldabrensis	vulnerable
Pteropus seychellensis comorensis	not threatened
Pteropus seychellensis seychellensis	not threatened
Pteropus subniger	extinct
Pteropus voeltzkowi	endangered
Rousettus madagascariensis	not threatened
Rousettus obliviosus	not threatened

These fruit bats range in size from 40-800 g and occur from sea level to 1500 m. In common with most groups of bats, their ecology is poorly known. *Rousettus* is a cave-roosting genus (although *R. angolensis* has also been reported roosting among dead palm fronds (BERGMANS, 1979). No roosts are documented for either *R. obliviosus* or *R. madagascariensis*, but presumably they rely on caves. *Eidolon* is predominantly a tree-roosting genus, but *E. dupreanum* has been reported to roost in cave entrances as well as in trees in the Ankarana region of Madagascar (WILSON, 1987). *Pteropus* is exclusively a tree-roosting genus.

Fruit bats feed almost entirely on plants, taking fruit (sometimes including seeds), flowers, nectar and leaves. The diet of *Pteropus* species of the WIO is incompletely known, but existing information suggests a wide variety of fruit, flowers and leaves are eaten (CARROLL, 1981; RACEY & NICOLL, 1984; CARROLL & THORPE, 1990). The diet of *Rousettus* and *Eidolon* is less well known. Capture of *R. obliviosus*, *P. s. comorensis* and *P. livingstonii* at the same kapok and fig feeding sites on Anjouan suggest that feeding niches at least overlap (YOUNG *et al.*, 1993). There is also some evidence from height of capture, for partial vertical separation of these species (YOUNG *et al.*, 1993).

The fruit bats of the WIO show very high levels of endemism, with several species restricted to single islands (Table III). This is particularly true of the genus *Pteropus*, which can be considered an island taxon: 55 of the 57 species (96.5%) have all or some of their distribution on islands. Endemism within this genus is high with 35 of the 57 species (61.4%), confined to single islands or small island groups (MICKLEBURGH *et al.*, 1993).

TABLE II. HISTORICAL FRUIT BAT COMMUNITIES IN THE WESTERN INDIAN OCEAN

Mauritius	*Pteropus niger*
	*Pteropus rodricensis**
	*Pteropus subniger***
Réunion	*Pteropus niger**
	*Pteropus subniger***
Comores	*Pteropus livingstonii*
	Pteropus seychellensis comorensis
	Rousettus obliviosus
Madagascar	*Eidolon dupreanum*
	Pteropus rufus
	Rousettus madagascariensis

* no longer exists on this island, ** extinct

CONSERVATION PROBLEMS

Many island endemics are highly susceptible to human-induced environmental degradation, particularly through the removal of feeding and roosting sites by forest clearance for agriculture (ROBERTSON, 1992). Persecution and commercial hunting also affect some fruit bat populations. Additionally, many of the WIO islands are subjected to regular tropical storms. If habitat is limited or of poor quality, cyclones can have a devastating effect on bat populations by removing natural vegetation and blowing unprotected bats in areas of poor cover out to sea (CARROLL, 1984). A combination of these factors has led to the extinction of one species, and three others are now endangered. Thus 50% of the WIO fruit bats are of conservation concern (Table I).

CONSERVATION STRATEGIES

Various strategies, including legislation, habitat protection, conservation education and captive breeding, are being used to assist the conservation of threatened WIO fruit bats (MICKLEBURGH & CARROLL, 1994).

TABLE III. DISTRIBUTION OF WESTERN INDIAN OCEAN FRUIT BATS

Eidolon dupreanum	Madagascar and offshore islets
Pteropus livingstonii	Anjouan and Moheli (Comores)
Pteropus niger	Mauritius (extinct in Reunion)
Pteropus rodricensis	Rodrigues (extinct in Mauritius)
Pteropus rufus	Madagascar
Pteropus s. aldabrensis	Aldabra
Pteropus s. comorensis	Anjouan, Grande Comore, Moheli (Comores), Mayotte (French Dept.), Mafia (Tanzania)
Pteropus s. seychellensis	Cousin, Curieuse, La Digue, Felicité, Mahé,Marianne, Praslin (Seychelles)
Pteropus subniger	(extinct in Mauritius and Reunion)
Pteropus voeltzkowi	Pemba (Tanzania)
Rousettus madagascariensis	Madagascar
Rousettus obliviosus	Anjouan, Grande Comore, Moheli (Comores)

Legislation and habitat protection

All *Pteropus* bats are listed on CITES Appendix II, and *P. rodricensis* and *P. niger* are covered by the East African Region Protocol, though this is not yet in force. The World Heritage Convention protects *P. s. aldabrensis* on Aldabra Atoll (MICKLEBURGH *et al.*, 1993). Local legislation is in place or being developed for the protection of *P. livingstonii*, *P. niger* and *P. rodricensis*. Habitat restoration is underway for *P. rodricensis* and *P. niger* and roost protection exists for *P. rodricensis* and is being formulated for *P. livingstonii*. Although not a protected species, roosts of *P. niger* are protected within the Black River Gorges National Park Mauritius and roosts of *P. rufus* occur in several protected areas in Madagascar.

Conservation education

Education is also an important component of a comprehensive conservation strategy. Posters depicting fruit bats and highlighting their status and importance to forest ecosystems have been distributed in Pemba (*P. voeltzkowi*) and the Comores (*P. livingstonii*). These posters are part of local education programmes aimed at raising awareness about fruit bats on these islands, and are complemented by other education material such as slide packs, stickers, badges, etc. (TREWHELLA & REASON, 1992; ACTION COMORES, 1993).

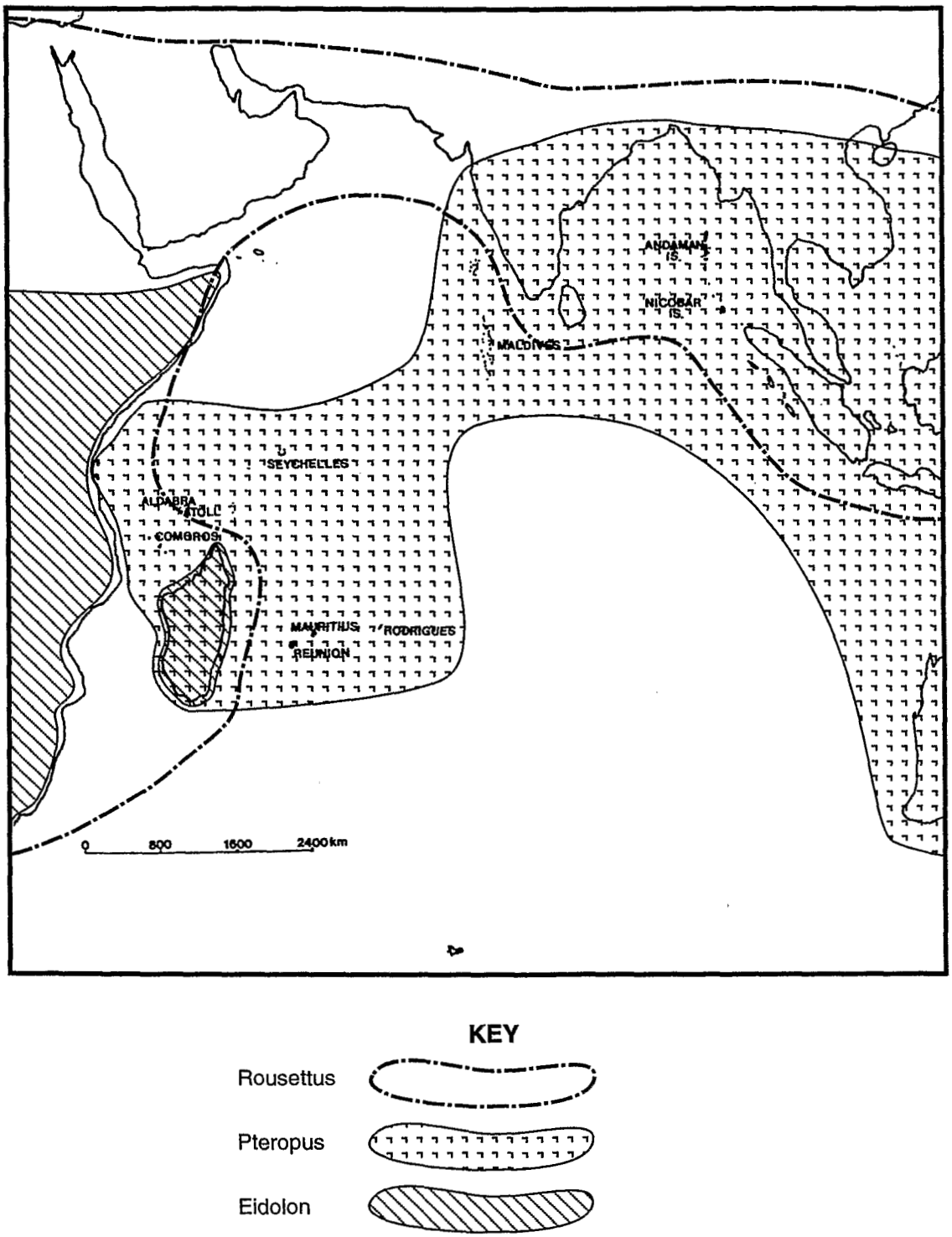


Fig. 1. Distribution of the three genera of Western Indian Ocean fruit bats (*Rousettus*, *Pteropus*, *Eidolon*).

Captive breeding

Three captive breeding programmes (CBP) have been established for WIO fruit bats. One programme (*P. rodricensis*) involves both *in-situ* and *ex-situ* breeding, while the other two (*P. livingstonii* and *P. voeltzkowi*) are currently *ex-situ*.

Pteropus rodricensis: The CBP for this species started in 1976, with the establishment of two founder colonies; one founded with 3.7 (3 males and 7 females) at the Jersey Wildlife Preservation Trust (JWPT), the other (3.5) at Black River (BR) in Mauritius, later supplemented with 2.7 after 4 animals died. All bats remain the property of the Government of Mauritius. The bats bred very successfully and further colonies were established using one sex from JWPT and the other from BR. In early 1995, the International Studbook listed 542 bats in 18 institutions in USA, British Isles, Europe, Africa and Mauritius. The population is being managed over the long term for retention of 90% genetic variability (CARROLL & MACE, 1988).

Pteropus livingstonii: The CBP for Livingstone's fruit bat was started in 1992 at JWPT with the import of 5.1 bats from the Comores (TREWHELLA *et al.*, 1995). These were supplemented with a further 5.1 in 1993 (YOUNG *et al.*,1993) and with 0.5 in 1995. All bats remain the property of the Government of the Comores. Three female infants have been produced, two surviving. Future plans will follow the successful strategy developed with the Rodrigues fruit bat. Two colonies will be established in separate locations and new colonies will be founded using captive-bred stock from each founder colony.

Pteropus voeltzkowi: This programme was initiated in 1994. A total of 18 bats was acquired of which 6.6 were imported to Phoenix Zoo, USA. Unfortunately only 4.1 of these survive. A further capture attempt is scheduled for September 1995 (J. SEYJAGET, pers. comm.).

The ex-situ CBPs also provide important opportunities for research. Both the *P. rodricensis* and *P. livingstonii* at JWPT are the focus of research programmes, involving studies of captive management, behaviour, and reproduction (CARROLL, 1979; WEST, 1986; YOUNG & CARROLL, 1989; HAYES *et al.*, in press; HERRON, 1993; COURTS, in prep.). The captive bats also contribute to studies of genetics and morphology.

REFERENCES

ACTION COMORES, 1993. The Final Report of the 1993 Action Comores expedition to the Comoro Islands. Trewhella WJ, Reason PF (eds) Unpubl. Report.

BERGMANS, W., 1979. Taxonomy and zoogeography of the fruit bats of the People's Republic of Congo, with notes on their reproductive biology (Mammalia, Megachiroptera). Bijdr. Dierk., 48(2): 161-186.

CARROLL, J.B., 1979. The general behavioural repertoire of the Rodrigues fruit bat, *Pteropus rodricensis*, in captivity. Dodo, J. Jersey Wildl. Preserv. Trust, 16: 51-59.

CARROLL, J.B., 1981. The wild status and behaviour of the Rodrigues fruit bat. A report of the 1981 field study. Dodo, J. Jersey Wildl. Preserv. Trust, 18: 20-29.

CARROLL, J.B., 1984. The conservation and wild status of the Rodrigues fruit bat *Pteropus rodricensis*. Myotis, 21-22: 148-154.

CARROLL, J.B. & G.M. MACE, 1988. Population management of the Rodrigues fruit bat. Int. Zoo Yb., 27:70-78.

CARROLL, J.B. & I.C. THORPE, 1990. Comores 1990 A Report on the 1990 Livingstone's Fruit Bat Expedition. Unpubl. Report, Jersey Wildlife Preservation Trust.

COURTS, S.E. (in preparation). Social interactions in captive Livingstone's fruit bats *Pteropus livingstonii*.

COX, P.A., T. ELMQVIST, E.D. PIERSON & W.E. RAINEY, 1992. Flying foxes as pollinators and seed dispersers in Pacific island ecosystems. *In:* D.E. Wilson & G.L. Graham (eds). Pacific Island Flying Foxes: Proceedings of an International Conservation Conference. pp.18-23. US Fish and Wildlife Service, Washington..

HAYES, K.T., A.T.C. FEISTNER & E.C. HALLIWELL (in press). The effect of contraceptive implants on the behaviour of female Rodrigues fruit bats *Pteropus rodricensis*. Zoo Biol.

HERRON, S., 1993. A preliminary ethogram of captive Livingstone's fruit bat *Pteropus livingstonii* at the Jersey Wildlife Preservation Trust. Dodo, J. Wildl. Preserv. Trusts, 29: 34-44.

MICKLEBURGH, S. & J.B. CARROLL, 1994. The role of captive breeding in the conservation of Old World fruit bats *In*: P.J.S. Olney, G.M. Mace & A.T.C. Feistner (eds.), Creative Conservation, Interactive Management of Wild and Captive Animals. pp. 352-364 Chapman and Hall, London.

MICKLEBURGH, S., A.M. HUTSON & P.A. RACEY 1993. Old World Fruit Bats, An Action Plan for their Conservation. IUCN, Gland.

RACEY, P. & M.E. NICOLL, 1984. Mammals of the Seychelles. *In:* D.R. Stoddart (ed.), Geography and Ecology of the Seychelles Islands, pp.607-626 Junk, the Hague.

ROBERTSON P.B., 1992. Small islands, natural catastrophes, and rapidly disappearing forests: A high vulnerability recipe for island populations of flying foxes. Biological Report, 90(23): 41-45.

TREWHELLA, W.J., P.F. REASON (eds), 1992. The Final Report of the University of Bristol Comoros '92 Expedition. Unpubl. Report.

TREWHELLA, W.J., P.F. REASON, R.J. BULLOCK, J.B. CARROLL, C.C.M. CLARK, J.G. DAVIES, R. SAW, S. WRAY & J.A. YOUNG, 1995. Conservation of *Pteropus livingstonii*: Catching fruit bats in the Comoros (Western Indian Ocean). Myotis, 32-33: 297-305.

WEST, C.C., 1986. Reproductive biology of *Pteropus rodricensis*. Myotis, 23-24: 137-141.

WILSON, J., 1987. The crocodile caves of Ankarana: Expedition to Northern Madagascar, 1986. Cave Sci. 14(3):107-119.

YOUNG, J.A. & J.B. CARROLL, 1989. Male-female associations in captive Rodrigues fruit bat *Pteropus rodricensis*. Dodo, J. Jersey Wildl. Preserv. Trust, 26: 48-60.

YOUNG, J.A., R. SAW, W. TREWHELLA & C. COLE, 1993. Establishing a captive breeding programme for the endangered Livingstone's fruit bat *Pteropus livingstonii*: The 1993 capture expedition. Dodo, J. Wildl. Preserv. Trusts, 29: 22-33.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 337-348

BIOGEOGRAPHIE, ORIGINE ET EVOLUTION DES OISEAUX AUX COMORES

Michel LOUETTE

Musée Royal de l'Afrique Centrale, B 3080 Tervuren, BELGIQUE

ABSTRACT.- The Comoro Islands appear to have been colonised by land birds in succesive stages. An initial, ancient wave resulted in 9 endemic species, of African (or possibly Asian) origin. A second wave, represented by 4 species and 22 more endemic subspecies, originated from Madagascar. Other, more recent arrivals of nesting birds are still undistinguishable from forms present in Madagascar (5), Africa (4), or both areas (8). Interpretation of these data is complicated, however, because definitive isolation may have been more likely for colonisers from Africa than from Madagascar due to prevailing wind direction and the presence of stepping-stones (additional intermediate islands) in the Pleistocene. Unfortunately, few fossils are available. Multiple colonisations of a single taxon from one source have been demonstrated. Grand Comoro, the highest, largest, and westernmost in the archipelago, along with Moheli, a satellite one fifth its size, form a centre of speciation. Mayotte in the east is another, smaller speciation centre, which is surprising considering its proximity to Madagascar. The central island, Anjouan, is poor in endemics, and shows affinities with Aldabra, sharing with it several species of direct Malagasy origin not found elsewhere in the archipelago. Some species present on Aldabra and the granitic Seychelles may have arrived as colonists from the Comoros. These diverse patterns caution against using generalized explanations for the colonisation of Indian Ocean islands by land birds.

KEY-WORDS.- Comoros, Island colonisation, Birds, Speciation, Sea level

RESUME.- Une ancienne vague colonisatrice, d'origine Africaine, voire Asiatique, laisse 9 espèces d'oiseaux endémiques. La deuxième vague, provenant de Madagascar, résulte en 4 espèces endémiques et des races dans 22 autres. D'autres nicheurs (venus plus récemment?) sont indiscernables des formes de Madagascar (5), d'Afrique (4), ou des deux (8). L'interprétation est compliquée par la probabilité que l'isolation serait plus définitive pour les oiseaux venus d'Afrique que pour ceux de Madagascar, à cause de la direction des vents et des « stepping stones » pléistocènes. Malheureusement, il n'y a que peu de fossiles disponibles. Des colonisations multiples du même taxon sont démontrées dans certains cas. A l'ouest, la Grande Comore, la plus grande et la plus élevée (et son « satellite » Mohéli, cinq fois plus petit) est un centre de spéciation. Mayotte, à l'est, est un centre secondaire, surprenant, vu sa proximité de Madagascar. Au centre, Anjouan, pauvre en endémiques semble plus apparentée à Aldabra, car toutes les deux possèdent des oiseaux d'arrivage direct de Madagascar, qui font défaut aux autres Comores. Certains oiseaux à Aldabra (et aux Seychelles) proviennent peut-être des Comores. Les relations diverses doivent nous mettre en garde contre une explication générale de la colonisation des îles de l'Océan Indien par les oiseaux terrestres.

MOTS-CLES.- Comores, Colonisation insulaire, Oiseaux, Spéciation, Niveau de la mer

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

INTRODUCTION

Les quatre îles Comores, d'origine volcanique (Miocène), n'ont jamais été connectés à un continent et sont isolées de tous cotés par des mers profondes de plus de 3000 m (Figs. 1 et 2). L'âge géologique de l'archipel diminue de l'est à l'ouest, avec une activité volcanique encore persistante à l'île de la Grande Comore ou Ngazidja, la plus occidentale du groupe (EMERICK & DUNCAN, 1982; NOUGIER *et al.*, 1986). La faunistique et la taxonomie des oiseaux des Comores sont maintenant bien connues, grâce au travail pionnier de BENSON (1960a). J'ai donné plusieurs précisions (LOUETTE, 1988a). BENSON (1960) avait aussi étudié l'origine de l'avifaune. Ce travail-ci reprend les interprétations que j'avais publié déjà (LOUETTE, 1992), et en me basant sur des données récentes, je fais le point ici.

Les schémas d'évolution aux Comores peuvent être illustrés en examinant les caractéristiques de l'avifaune de chaque île et leurs relations. Bien entendu, ce procédé est basé uniquement sur des espèces survivantes, il n'est pas exclu que des éléments de l'avifaune aient disparus depuis l'arrivée de l'homme au 9ième ou 10ième siècle (WRIGHT, 1984). Malheureusement les fossiles récoltés jusqu'à présent ne fournissent pas de données dans cette matière (MOURER s.d., GOODMAN *in* WRIGHT, 1984). Des formes sténotypiques de forêt, sans doute les oiseaux les plus caractéristiques de ces îles pourraient être éteints. Pourtant, des forêts relativement intactes survivent en altitude à la Grande Comore et à Mohéli, mais à Anjouan ou Ndzuani (très peuplée par les humains) il ne reste que des lambeaux sur les crêtes et à Mayotte (Maore) l'on ne trouve que de la végétation secondaire (BENSON, 1960a). Certaines espèces endémiques pourtant, vivent en dehors de la forêt. D'autres, normalement confiés à la forêt dans l'archipel peuvent être rencontrées dans les régions côtières de Mayotte, la seule île à posséder des mangroves d'une superficie importante.

DISCUSSION

En excluant les oiseaux marins et les espèces introduites par l'homme, 51 espèces d'oiseaux terrestres nichent. Parmi ceux-ci, 13 sont endémiques (Tableau I) y compris le genre endémique *Humblotia* (pourtant proche de *Muscicapa* - VAURIE, 1953).

Les affinités de ces oiseaux endémiques sont variables. Neuf d'entre eux sont d'origine probable Africaine. *Columba polleni* est parfois considéré comme sous-espèce du pigeon Africain *C. arquatrix* (BENSON, 1960a) et *Turdus bewsheri* est peut être proche de la superespèce Africaine *T. olivaceus* (HALL & MOREAU, 1970; HERREMANS, 1988; KEITH & URBAN, 1992). Pourtant, l'on ne trouve pas d'espèces Africaines plausibles pour supposer une relation des autres 7 oiseaux. Il n'est pas exclu que certains proviennent d'Asie. VAURIE (1953) n'a pas pu trouver l'espèce de *Muscicapa* pouvant servir comme ancêtre d'*Humblotia flavirostris*. Les caractéristiques de cet oiseau existent chez plusieurs espèces de *Muscicapa* (obs. pers.). Il est à remarquer que *M. latirostris* possède une population isolée sur l'île Indonésienne de Sumba (WHITE & BRUCE, 1986), démontrant les possibilités de colonisation parmi ce genre. De toute façon, une origine Malgache pour ces neuf oiseaux semble exclue. *Columba*, *Turdus* et *Muscicapa* n'y existent pas et aucune des autres espèces endémiques Comoriennes ne ressemble à ses congénères Malgaches. *Otus pauliani* n'est pas proche d'*Otus rutilus* (MARSHALL, 1978; HERREMANS *et al.*, 1991). *Nectarinia coquereli* et *N. humbloti* ne ressemblent pas

particulièrement à *N. notata* ou *N. souimanga*, *Dicrurus fuscipennis* et *D. waldenii* sont très différents de *D. forficatus* (VAURIE, 1949); en fait *D. waldenii* ressemble plutôt à *D. macrocercus* d'Asie (WHITE, 1951). *Zosterops mouroniensis* et la race endémique de *Z. maderaspatana* se remplacent en altitude sur la Grande Comore, mais ceci ne veut pas dire qu'ils sont très proches (contra WHITE & BRUCE, 1986): en fait je les considère comme bien différents (LOUETTE, 1988b). Ce genre est très remarquable pour ses possibilités de colonisation des îles lointaines (MEES, 1969).

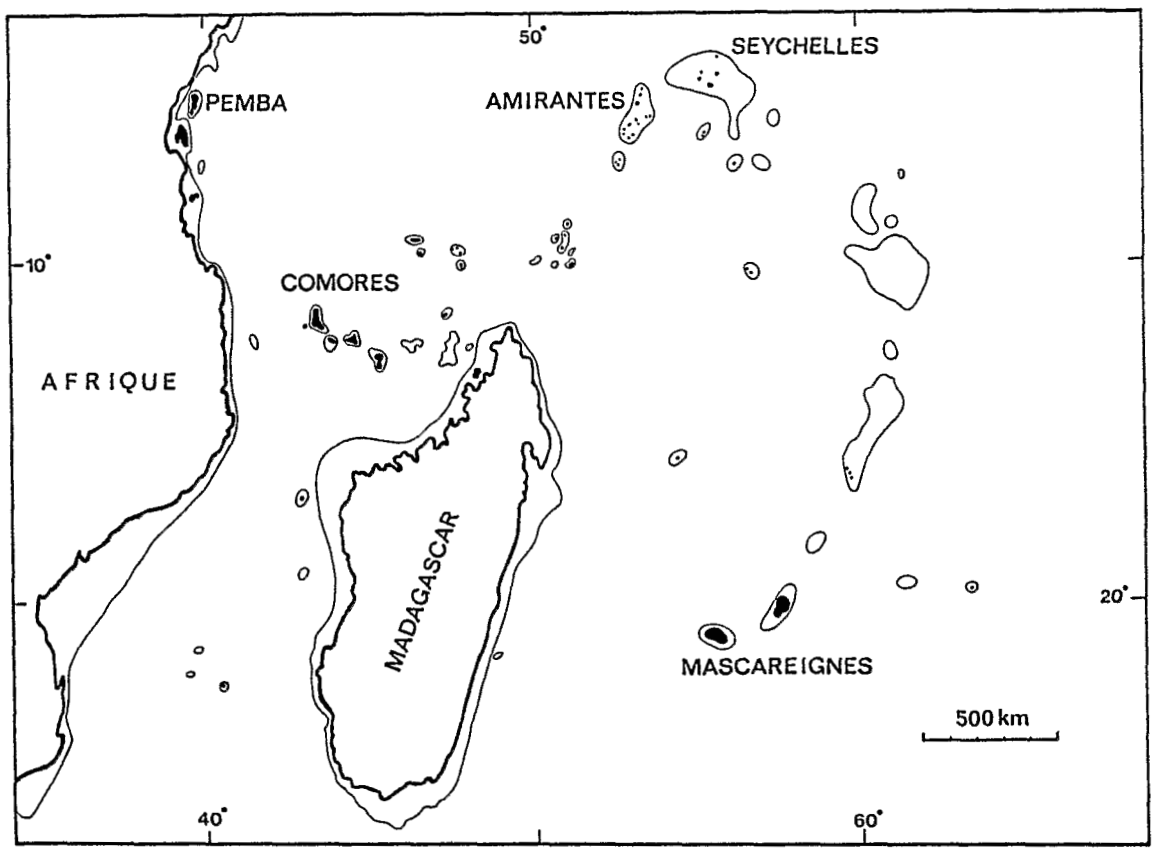


Fig. 1. Position des îles dans l'Océan Indien occidental. La profondeur de 200 m est indiquée par un trait fin (données du « International Chart Series »: Indian Ocean. Maputo to Mugdisho. N° 4701-1986).

D'autre part, quatre autres espèces endémiques appartiennent toutes à des super-espèces englobant un taxon Malgache. En nous basant sur leur morphologie, l'on pourrait les considérer comme conspécifiques de leur vicariants Malgaches. Ceci est surtout le cas d'*Alectroenas sganzini*, ressemblant fortement *A. madagascariensis* (BENSON, 1960b). Mais *Hypsipetes parvirostris* et *H. madagascariensis* sont allopatriques, sans s'hybrider aux Comores (LOUETTE & HERREMANS, 1985). *Nesillas mariae* et la sous-espèce endémique du taxon Malgache *N. typica* sont en fait sympatriques à Mohéli, tandis que *N. brevicaudata* (à la Grande Comore) est devenue bien différente de l'espèce fondatrice *typica* de Madagascar (LOUETTE *et al.*, 1988). Les sous-espèces endémiques sont mentionnés dans le Tableau II. A l'exception de *Butorides striatus* (peut être d'origine Asiatique: KEITH, 1980), toutes sont des sous-espèces

d'espèces Malgaches. Les taxons non-forestiers (*Treron australis, Cypsiurus parvus, Apus barbatus, Saxicola torquata*) sont aussi présents sur le continent Africain, mais les oiseaux Comoriens paraissent plus proches de la sous-espèce Malgache en nous basant sur la morphologie.

Parmi les autres espèces, non endémiques, certains taxons sont aussi présents en Afrique, d'autres à Madagascar, certains même dans tous les deux (Tableau III). Ce groupe consiste en partie de grands oiseaux qui existent à densité réduite ou ne sont peut-être pas permanents aux Comores; une échange régulier avec l'Afrique et/ou Madagascar est probable. D'autres parmi ceux-ci sont des antropophiles ou d'oiseaux des habitats dérangés et de valeur zoogéographique réduite.

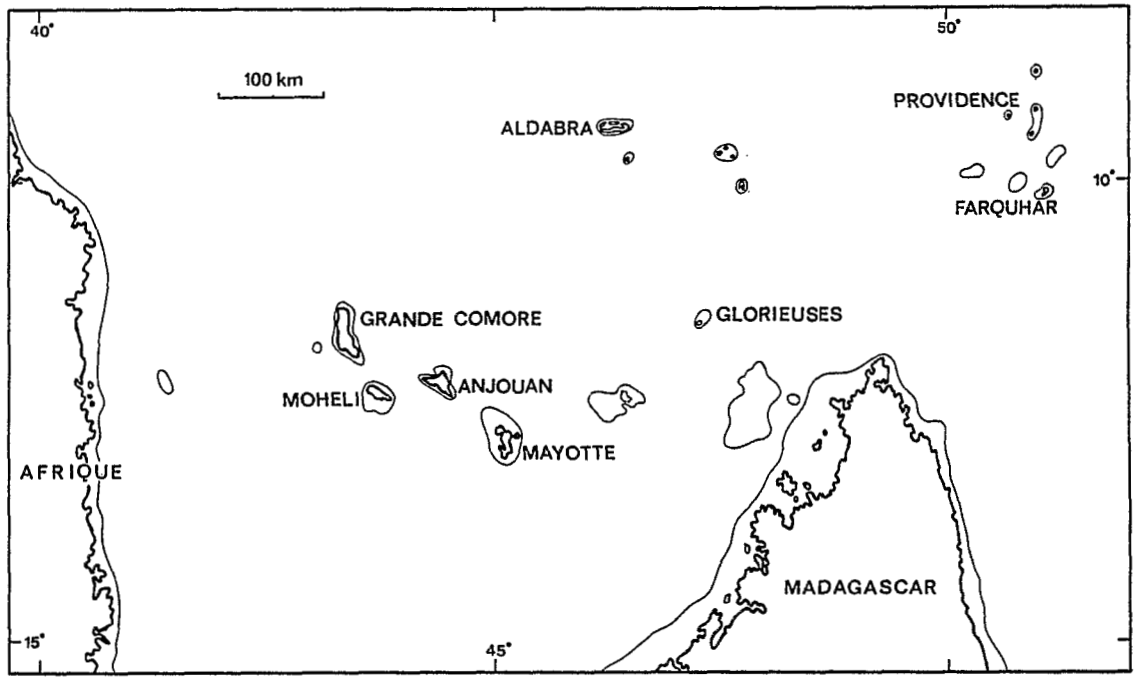


Fig. 2. Position des Comores et des îles limitrophes dans le canal de Mozambique. La profondeur de 200 m est indiquée par un trait fin.

CONCLUSIONS

COLONISATION

Si l'on prend la différence morphologique comme indice d'âge évolutionnaire, il apparait que les Comores ont été colonisés par trois vagues successives d'oiseaux. La première vague comporte les oiseaux qui ont atteint le niveau « espèce ». Leur origine est Africaine (peut être en partie Asiatique); les quatre espèces d'affinités Malgaches ont une morphologie peu différenciée (d'arrivage plus récent) et on peut donc les considérer

comme appartenant à la deuxième vague. Celle-ci comporte aussi les taxons du niveau « sous-espèce endémique » et est venue de Madagascar. L'impression est donc que les Comores ont été colonisés d'abord par des oiseaux Africains, puis dans une phase ultérieure par des oiseaux Malgaches. La troisième vague est hétérogène et de directions différentes. Comment expliquer la composition des deux premières vagues? Les îles sont presque équidistantes des côtes Africaines et Malgaches (300 km) (Figs. 1 et 2). Pourtant le vent souffle à présent surtout du coté Malgache dans une grande partie de l'année (ERGO, 1984) ce qui favoriserait des colonisateurs de cette direction (l'on ignore les possibilités de colonisation fortuite due aux cyclones). Mais la colonisation en provenance de Madagascar semblerait surtout possible durant certaines époques du Pléistocène ou des îles supplémentaires ont existé comme « stepping-stones » entre les Comores et Madagascar. PEAKE (1971) et BENSON (1984) mentionnent que dans la période autour d'environ il y a 18.000 années, le niveau de la mer était apparemment plusieurs dizaines de mètres en dessous du niveau actuel. ELMOUTAKI *et al.* (1992) ont analysé des échantillons de Mayotte et indiquent la position du niveau de la mer à -61m vers 10.000 BP. A ce moment, la côte du nord-ouest de Madagascar avait progressé ainsi que celle des Glorieuses et deux îles supplémentaires seraient apparues, à l'est des Comores (Fig. 2: le contour de -30 m est presque partout très proche de celui de -200 m). La distance entre les Comores et l'Afrique, par contre, serait presque la même à cette époque. Ces facteurs ont sans doute contribué à une isolation moins forte de colonisateurs venus de Madagascar vis-à-vis de ceux d'Afrique, donnant l'impression d'espèces « anciennes » venues d'Afrique et espèces « récentes » venues de Madagascar.

L'existence aux Comores de plusieurs cas de double colonisation, dans les genres *Hypsipetes* et *Nesillas* a été démontrée ailleurs (LOUETTE, 1988b). Dans ces cas, le deuxième colonisateur est venu suffisamment plus tard après le premier pour que tous les deux se soient maintenus comme espèces différentes. Un autre cas est *Leptosomus discolor*: tandis que les populations de la Grande Comore et d'Anjouan sont des endémiques, celles de Mohéli et de Mayotte ne sont pas séparables de la population Malgache. Bref, des colonisations multiples de Madagascar ont sans doute été assez fréquentes.

EVOLUTION

Grande Comore

Cette île a le plus grand nombre d'oiseux nicheurs et d'éléments endémiques. Pourtant, et un peu paradoxalement, elle est la plus jeune dans l'archipel et toujours sous activité volcanique, ce qui ne semblerait pas favorable pour acquérir un niveau élevé d'endémisme. Pourtant, elle est la plus éloignée de Madagascar (diminuant les chances de colonisations multiples) et surtout elle est la plus grande et la plus élevée avec une série diversifiée d'habitats; son sommet de 2300 m la rend aussi très visible pour des oiseaux égarés au dessus de l'océan. La Grande Comore est la plus rapprochée d'Afrique et possède 7 des espèces endémiques anciennes d'origine Africains probable (Tableau I). Les espèces endémiques de cette île ne sont pas toutes confinées à la forêt. *Zosterops mouroniensis* se trouve exclusivement dans les bruyères géantes (qui n'existent que sur cette île-ci) et *Dicrurus fuscipennis* est limité à la zone de contact forêt/végétation de

basse altitude. Toutes pourtant, ont des limites altitudinales minimales (et parfois maximales) (LOUETTE *et al.*, 1988), y compris les éléments en commun avec Mohéli, à l'exception de *Nectarinia humbloti*. (Tous les souïmangas de ces îles sont devenus de nos jours des généralistes, ayant sans doute bénéficié de l'introduction par l'homme de plantes florissantes en permanence à tous les niveaux). L'avifaune de la Grande Comore est donc très sténotypique. Cette île doit être considéré comme un centre de spéciation.

Mohéli

Les éléments endémiques de Mohéli (possédant une crête centrale atteignant 700 m) sont souvent en commun au niveau spécifique avec la Grande Comore, et limités à ces deux îles. Il s'agit de généralistes, tels *Nectarinia humbloti* et *N. notata* et des espèces forestières, tels *Hypsipetes parvirostris* et *Coracina cinerea* (possédant des races endémiques sur chaque île).

Pourtant, certaines formes sont limitées à Mohéli. *Nesillas mariae* pourrait être dérivé de *N. brevicaudata* de la Grande Comore, mais les races endémiques de *N. typica* (LOUETTE *et al.*, 1988) et de *Treron australis* sont, sans doute, dérivés directement de formes Malgaches. Tous ceux sont des oiseaux forestiers: Mohéli a peut-être conservé des oiseaux déjà éteints ailleurs à cause de sa fôret quasi intacte jusqu'à une époque récente. A Mohéli existe la race nominale non-endémique de *Leptosomus discolor* (comme à Mayotte, venue récemment de Madagascar). Cet oiseau est plus eurytypique que les populations endémiques de forêt à la Grande Comore et à Anjouan. Sa présence et celle de *N. typica* démontrent qu'on ne doit pas être trop dogmatique en présumant que tous les colonisateurs auraient d'abord atteint la Grande Comore avant de venir à Mohéli. Il est vrai cependant que puisque Mohéli est cinq fois plus petite que la Grande Comore et moins élevée, ce scénario reste le plus plausible pour bien des cas. Jusqu'à un certain niveau, Mohéli est à considérer comme satellite de la Grande Comore.

Anjouan

La composition avifaunistique d'Anjouan est surprenante. J'estime qu'il n'y a pas d'espèces endémiques, car je ne suis pas l'avis de HERREMANS (1988) sur la population locale de *Turdus bewsheri*, ni celui de SAFFORD (1993) sur celle de *Otus rutilus*. Mais de toute façon, *Turdus (bewsheri) bewsheri* et *Otus (rutilus) capnodes* sont des taxons isolés à Anjouan, qui ne sont pas très proches de leurs conspécifiques aux autres îles Comores. Même parmi les sous-espèces endémiques les sténotypiques de forêt sont rares. Mais la destruction de la forêt, très importante ici, peut avoir fait disparaître des endémiques. Pourtant certaines espèces tels *Accipiter francesae*, *Coracopsis vasa*, *C. nigra* et *Leptosomus discolor* sont toujours présentes, bien que rares, démontrant leurs capacités d'adaptation. Anjouan est la deuxième île en superficie de l'archipel, avec un sommet de 1500 m, altitude insuffisante pour posséder un habitat et des oiseaux montagnards. L'avifaune d'Anjouan ressemble un peu celle d'Aldabra, puisque sur toutes les deux l'on trouve *Nectarinia souimanga* et *Dicrurus forficatus* et des populations de basse altitude de *Nesillas typica* (pour lequel une race de montagne existe à Mohéli), mais il pourrait s'agir de colonisations parallèles. En tout cas, l'île partage peu d'éléments endémiques caractéristiques avec les autres îles Comores: outre les précitées: *Coracopsis vasa* avec la Grande Comore et Mohéli et *Accipiter francesae* (LOUETTE, in prep.) *C.*

nigra et *L. discolor* avec la Grande Comore. Sa faune diffère assez fortement de celle de Mayotte puisque on ne trouve aucun élément endémique caractéristique en commun. En conclusion: Anjouan, l'île centrale, manque beaucoup d'éléments des Comores occidentales et possède quelques espèces uniques dans l'archipel, qu'elle partage avec Madagascar, d'où ces populations proviennent.

Mayotte

Cette île, entourée d'un lagon circulaire et atteignant une altitude maximale de 660m, est la plus proche de Madagascar. Sa faune est appauvrie puisqu'elle manque des genres typiques des Comores: *Turdus*, *Coracopsis* et *Nesillas*. Pourtant, les deux derniers sont de provenance Malgache; néanmoins les populations d'autres espèces: *Leptosomus discolor*, *Terpsiphone mutata*, *Foudia eminentissima* (?) sont plus proches de celles de Madagascar que de celles des autres îles Comores, ce qui prouve que l'influx de gènes Malgaches est important. Des éléments endémiques de Mayotte, le souïmanga *Nectarinia coquereli* n'est pas lié à la forêt, mais *Dicrurus waldenii* est plus sténotypique, se trouvant surtout en altitude et dans les mangroves. Certaines autres espèces sont présentes au niveau de la mer (comme *Otus rutilus*, *Foudia eminentissima*; et même de temps à autre *Alectroenas sganzini*). La présence de mangroves est sans doute responsable. Cette végétation est très restreinte aux trois autres îles.

Mayotte est l'île la plus ancienne de l'archipel. Au Pléistocène, ses dimensions auraient à certaines époques été plus grandes. Ainsi rien de surprenant que cette île fut un deuxième centre de spéciation, (d'importance plus restreinte que celui de la Grande Comore - Mohéli à l'Ouest). Dans la période de superficie plus grande, une faune plus importante pourrait sans doute exister et l'on ne voit actuellement à Mayotte que les restes de cette faune. Rien de surprenant qu'elle se soit adaptée aux habitats de basse altitude présents ici, à l'opposé des Comores occidentales, beaucoup plus élevées.

Les Glorieuses sont actuellement trop petites pour contenir des populations endémiques et même permanentes pour certaines de ces espèces (BENSON *et al.*, 1975).

LES COMORES COMME ORIGINE POSSIBLE D'OISEAUX ETABLIS AILLEURS

Aldabra

Une seule espèce est limitée aux quatre îles Comores et à Aldabra: *Alectroenas sganzini*. Il est logique de penser que la population d'Aldabra est venue des Comores, puisque l'archipel est beaucoup plus grand et élevé que cet atoll récent. Le genre *Alectroenas* est aussi présent à Madagascar (*A. madagascariensis*), les Seychelles (*A. pulcherrima*) et éteint à Maurice (*A. nitidissima*) et à Farquhar et Providence, (une espèce inconnue: BENSON & PENNY, 1971). Les races à Aldabra de *Streptopelia picturata* et de *Foudia eminentissima* ressemblent plus celles des Comores que celles de Madagascar. Plus spéculatif: *Nesillas aldabranus* est similaire à *N. brevicaudata* et *N. mariae* des Comores (LOUETTE *et al.*, 1988) où se situe peut-être son origine. A

Madagascar, c'est la race du sud-ouest qui leur ressemble le plus. Bien entendu, d'autres espèces à Aldabra sont sans aucun doute de provenance Malgache.

Les Seychelles granitiques

Les races de *Streptopelia picturata* et de *Coracopsis nigra* des deux archipels semblent plus proches entre elles que de celle de Madagascar (BENSON, 1984). Il n'est pas exclu que *Coracopsis nigra* des Seychelles serait introduit par l'homme. Ensuite, certaines espèces endémiques des Seychelles pourraient être dérivés des Comores: *Alectroenas pulcherrima* d'*A. sganzini* (BENSON, 1984, la population d'Aldabra est une intermédiaire géographique), *Hypsipetes crassirostris* de *H. parvirostris* (LOUETTE, 1987), *Nectarinia dussumieri* de *N. humbloti* (LOUETTE, 1992), *Zosterops semiflava* de *Z. maderaspatana* subsp. (BENSON, 1984; MOREAU,1957) considérait *Z. semiflava* et la race de Mayotte *Z. maderaspatana mayottensis* comme des conspécifiques), *Foudia sechellarum* de *F. eminentissima* subsp. (BENSON, 1984).

La direction de colonisation est probablement des Comores vers les Seychelles. Bien que ce dernier archipel a formé une grande île pendant les glaciations et aurait été capable d'accueillir une faune importante, la morphologie de ses oiseaux suggère qu'ils sont un pas « plus évolué » que leurs pendants des Comores. *A. pulcherrima* a développé une caroncule rouge et montre plus de rouge qu'*A. sganzini*, qui lui, est déjà de coloration plus rouge que l'espèce parentale de Madagascar *A. madagascariensis*. Certaines autres parties du plumage montrent cette tendance (BENSON & PENNY, 1974). *Hypsipetes crassirostris* est plus grand que *H. parvirostris*, probablement un caractère évolutionnaire secondaire (LOUETTE, 1987). *Nectarinia dussumieri* et *Foudia sechellarum* sont plus sombres que leurs parents aux Comores de couleur riche, une autre caractéristique de « l'insularisation » (pourtant les souïmangas sur les îles peuvent avoir un plumage très coloré tel *N. newtonii* de São Tomé, ou par contre, très sombre tel *N. balfouri* de Socotra).

Pemba

Otus pembaensis et *Zosterops vaughani*, les deux espèces endémiques de cette île, ont une origine douteuse (PAKENHAM, 1979). SNOW (1978) supposait une origine Malgache pour l'hibou, mais les Comores sont une source plausible pour les deux espèces. De toutes les îles mentionnées ici, la Grande Comore est la plus rapprochée de Pemba, à 750 km.

CONSIDERATIONS GENERALES

Les exemples mentionnés concernent probablement des cas de colonisations inter-îles. Ceci est surtout remarquable pour la connexion Comores-Seychelles. La distance séparant les deux archipels est à peu près équivalente à celle Madagascar-Seychelles et Madagascar est beaucoup plus grande que les Comores. Faut-il conclure que les oiseaux insulaires seraient plus aptes à coloniser d'autres îles? Mais la colonisation inter-îles n'est pas la règle générale. Certains taxons trouvent leur origine à Madagascar d'où sont

parties des colonisations parallèles vers les Mascareignes et les Comores; certains voudront ajouter même les Seychelles. Des exemples sont *Terpsiphone* (BENSON, 1971) et *Zosterops* (LOUETTE, 1988b). Dans d'autres genres des colonisateurs sont venus de régions différentes, produisant une image insolite. LOUETTE *et al.* (1988) ont démontré ceci pour *Nesillas* aux Comores. Pour la région en général, *Nectarinia* est un bon exemple. Les Comores occidentales et les Seychelles auraient une lignée en commun (*humbloti* et *dussumieri*), Mayotte en possède une deuxième (*coquereli*), les deux lignées étant d'origine inconnue. D'autres lignées sont venues plus tard (de Madagascar): *notata* aux Comores occidentales, et *souimanga* à Aldabra et les atolls limitrophes et à Anjouan. Les Mascareignes n'ont pas de *Nectarinia*, mais un *Zosterops* y a évolué vers la morphologie de ce genre ! *Dicrurus* possède des lignées différentes à la Grande Comore, à Mayotte, à Aldabra, à Madagascar (et Anjouan) et *Otus* en possède à la Grande Comore, à Pemba, aux Seychelles, à Anjouan, à Madagascar (et Mayotte). Ceci indique des colonisations de sources diverses, et l'on doit être prudent à formuler trop rapidement des règles générales quant à la colonisation des îles de l'Océan Indien occidental par les oiseaux.

REMERCIEMENTS

Cette étude est un des résultats de conventions entre le Musée Royal de l'Afrique Centrale, Belgique et respectivement la Direction de l'Agriculture et de la Forêt, Mayotte et le Centre National de Documentation et de la Recherche Scientifique, République Fédérale Islamique des Comores. Mes collaborateurs aux expéditions ornithologiques aux Comores: Marc Herremans, Jan Stevens et Werner Plompen ont contribué aux résultats et à la discussion. Alain Reygel a dessiné les figures et Danny Meirte et Sylvia Vanderheyden m'ont aidé pour la mise en page.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BENSON, C.W., 1960a. The birds of the Comoro Islands: results of the British Ornithologists' Union Centenary Expedition 1958. Ibis, 103b: 5-106.

BENSON, C.W., 1960b. Les origines de l'avifaune de l'archipel des Comores. Mém.Inst.Sc.Mad.Sér. A, 14: 173-204.

BENSON, C.W., 1967. The birds of Aldabra and their status. Atoll Res.Bull., 118: 63-111.

BENSON, C.W., 1971. Notes on *Terpsiphone* and *Coracina* spp. in the Malagasy region. Bull.Br.Orn.Cl., 91: 56-64.

BENSON, C.W., 1984. Origins of Seychelles land birds. *In*: Stoddart, D.R. (ed.) Biogeography and ecology of the Seychelles islands. pp. 469-486. Junk, The Hague.

BENSON, C.W., H.H. BEAMISH, C. JOUANIN, J. SALVAN & G.E. WATSON, 1975. The birds of the Iles Glorieuses. Atoll Res.Bull., 176: 1-34.

BENSON, C.W. & M.J. PENNY, 1971. The land birds of Aldabra. Phil.Trans.Roy.Soc.Lond., B., 260: 417-527.

ELMOUTAKI, S., A.M. LEZINE & B.A. THOMASSIN, 1992. Mayotte (Canal de Mozambique). Evolution de la végétation et du climat au cours de la dernière transition glaciaire-interglaciaire et de l'holocène. C.R. Acad. Sci., Paris, 314 Série III: 237-244.

EMERICK, C.M. & R.A. DUNCAN, 1982. Age progessive volcanism in the Comores archipelago, western Indian Ocean and implications for Somali plate tectonics. Earth and Planetary Science Letters, 60: 415-428.

ERGO, A.B., 1984. Caractéristiques climatiques des îles Comores. Africa-Tervuren, 30: 20-30.

GAYMER, R., R.A.A. BLACKMAN, P.G. DAWSON, M. PENNY & C.M. PENNY, 1969. The endemic birds of Seychelles. Ibis, 111: 157-176.

GREIG-SMITH, P.W., 1980. Foraging, seasonality and nesting of Seychelles sunbirds *Nectarinia dussumieri*. Ibis, 122: 307-320.

HALL, B.P. & R.E. MOREAU, 1970. An atlas of speciation in African passerine birds. British Museum (Nat.Hist.), London, 423p.

HERREMANS, M., 1988. Inter-island variation in bird vocalisations on the Comoros. Proc. VI Pan-Afr. Orn. Congr. (Francistown): 281-295.

HERREMANS, M., M. LOUETTE & J. STEVENS, 1991. Conservation status and vocal and morphological description of the Grand Comoro Scops Owl *Otus pauliani* Benson 1960. Bird Conservation International, 1: 123-133.

KEITH, S., 1980. Origins of the avifauna of the Malagasy Region. Proc.IV Pan Afr.Orn.Congr. (Mahé, Seychelles): 99-108.

KEITH, S. & E. URBAN, 1992. A summary of present knowledge of the status of thrushes in the *Turdus olivaceus* species complex. Proc. VII Pan-Afr.Orn.Congr. (Nairobi): 249-260.

LOUETTE, M., 1987. Size increase as a result of successive bird colonisation: a hypothesis. Revue Zool. Afr., 101: 257-264.

LOUETTE, M., 1988a. Les oiseaux des Comores. Ann. Mus. R. Afr .Centr. (Zool.), 255: 1-192.

LOUETTE, M., 1988b. Double invasions of birds on the Comoro Islands. Proc. VI Pan-Afr. Orn. Congr. (Francistown): 65-75.

LOUETTE, M., 1992. The origin and evolution of Comoro land birds. Proc. VII Pan-Afr. Orn. Congr. (Nairobi): 207-215.

LOUETTE, M. & M. HERREMANS, 1985. Taxonomy and evolution in the bulbuls (*Hypsipetes*) on the Comoro Islands. Proc. Int .Symp .Afric. Vert. Bonn: 407-423.

LOUETTE, M., M. HERREMANS, L. BIJNENS & L. JANSSENS, 1988. Taxonomy and evolution in the brush warblers *Nesillas* on the Comoro Islands. Tauraco, 1: 110-129.

LOUETTE, M., J. STEVENS, L. BIJNENS & L. JANSSENS, 1988. A survey of the endemic avifauna of the Comoro Islands. International Council for Bird Preservation Study Report No 25. International Council for Bird Preservation, Cambridge, 43p + 35figs.

MARSHALL, J.T., 1978. Systematics of smaller Asian night birds based on voice. Orn. Monogr., 25: 1-58.

MEES, G.F., 1969. A systematic review of the Indo-Australian Zosteropidae (Part III). Zool.Verh.(Leiden), 102: 1-390.

MOREAU, R.E., 1957. Variation in the western Zosteropidae (Aves). Bull.Brit.Mus.(Nat.Hist.) Zool., 4: 309-433.

MOURER, C. s.d. Les oiseaux. *In*: C. Allibert, A. Argant & J. Argant. Le site de Dembeni. pp. 135-136.

NOUGIER, J., J.M. CANTAGREL & J.P. LARCHE, 1986. The Comoros archipelago in the western Indian Ocean; volcanology, geochronology and geodynamic setting. J. Afric. Earth Sci., 5: 135-145.

PAKENHAM, R.H.W., 1979. The birds of Zanzibar and Pemba. B.O.U. Check-List No 2. British Ornithologists' Union, London, 134p.

PEAKE, J.F., 1971. The evolution of terrestrial faunas in the western Indian Ocean. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B., 260: 581-610.

SAFFORD, R.J., 1993. Rediscovery, taxonomy and conservation of the Anjouan Scops Owl *Otus capnodes* (Gurney 1889). Bird Conservation International, 3: 57-74.

SNOW, D.W., 1978. An atlas of speciation in African non-passerine birds. London: British Museum (Nat.Hist.), London, 390p.

VAURIE, C., 1949. A revision of the bird family Dicruridae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 93: 199-342.

VAURIE, C., 1953. A generic revision of the flycatchers of the tribe Muscicapini. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 100: 453-538.

WHITE, C.M.N., 1951. Systematic notes on African birds. Ibis, 93: 460-465.

WHITE, C.M.N. & M.D. BRUCE, 1986. The Birds of Wallacea. B.O.U. Checklist No 7. British Ornithologists' Union, London, 534p.

WRIGHT, H.T., 1984. Seafarers of the Comoro Islands: the Dembeni Phase of the IXth-Xth Centuries AD. Azania, 19: 13-59.

Tableau I. Liste des oiseaux endémiques des Comores et leur répartition sur les îles. (G=Grande Comore; L=Mohéli; U=Anjouan; O=Mayotte).

[1]Sous-espèces différentes
[2]Herremans (1988) considère la population d'Anjouan comme espèce séparée.

Espèces anciennes		Espèces récentes	
Columba polleni	GLUO	*Alectroenas sganzini*	GLUO (Aldabra[1])
Otus pauliani	G	*Hypsipetes parvirostris*	GL[1]
Turdus bewsheri	GLU[1,2]	*Nesillas brevicaudata*	G
Humblotia flavirostris	G	*Nesillas mariae*	L
Nectarinia coquereli	O		
Nectarinia humbloti	GL[1]		
Zosterops mouroniensis	G		
Dicrurus fuscipennis	G		
Dicrurus waldenii	O		

Tableau II. Espèces à sous-espèces endémiques aux Comores et leur répartition sur les îles (abréviations: voir Tableau 1).

[1]Sous-espèces différentes
[2]Safford (1993) considère la population d'Anjouan comme espèce.
[3]Les populations de Mohéli et de Mayotte appartiennent à la sous-espèce nominale de Madagascar.

Butorides striatus	GLUO	*Leptosomus discolor*	GU[1,3]
Accipiter francesae	GUO[1]	*Coracina cinerea*	GL[1]
Streptopelia picturata	GLUO	*Cyanolanius madagascarinus*	GL[1]
Treron australis	L	*Saxicola torquata*	G
Coracopsis vasa	GLU	*Nesillas typica*	LU[1]
Coracopsis nigra	GU	*Terpsiphone mutata*	GLUO[1]
Otus rutilus	UO[1,2]	*Nectarinia souimanga*	U
Zoonavena grandidieri	G	*Nectarinia notata*	GL[1]
Cypsiurus parvus	GLUO	*Zosterops maderaspatana*	GLUO[1]
Apus barbatus	GLUO	*Foudia eminentissima*	GLUO[1]
Corythornis vintsioides	GLUO	*Dicrurus forficatus*	U

Tableau III. Taxons non-endémiques des Comores.

[1]Populations de Mohéli et Mayotte.
[2]Actuellement éteint comme nicheur.

Sous-espèce Africaine	Sous-espèce Malgache	Inséparable des populations Africaines et Malgaches
Ardea cinerea	*Circus maillardi*	*Tachybaptus ruficollis*
Streptopelia capicola	*Gallinula chloropus*	*Bubulcus ibis*
Turtur tympanistria	*Tyto alba*	*Egretta alba*
Lonchura cucullata	*Leptosomus discolor*[1]	*Milvus migrans*[2]
	Hypsipetes madagascariensis	*Coturnix coturnix*
		Falco peregrinus
		Merops superciliosus
		Corvus albus

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 349-362

COMPOSITION AND CHARACTERISTICS OF BIRD COMMUNITIES IN MADAGASCAR

Lucienne WILME

Missouri Botanical Garden - Madagascar Research and Conservation Program, BP 3391, Antananarivo 101, MADAGASCAR

ABSTRACT.- Current knowledge of the taxonomic and geographic composition of Madagascar's resident avifauna is reviewed, with particular emphasis on forest birds. Distribution patterns in the avifauna do not match those of the botanical communities, and especially the domains of floristic endemism in the Eastern Region. The tolerance of the endemic forest avifauna to habitat degradation is proportional to its degree of taxonomic endemism. The 21 species belonging to the two endemic families and the two endemic subfamilies are clearly the most sensitive to forest degradation. The members of these higher taxonomic groups could serve as useful biological indicators of Madagascar's forest habitats.

KEY WORDS.- Madagascar, Birds, Endemism, Ecological niche, Biological indicator

RÉSUMÉ.- Ce travail présente un résumé de la connaissance actuelle de la composition taxinomique et géographique de l'avifaune résidente de Madagascar et plus particulièrement de l'avifaune forestière. Les schémas de distribution de l'avifaune ne se superposent pas à ceux des communautés botaniques et notamment en matière de description des domaines d'endémisme floristiques de la Région Est de Madagascar. En considérant l'avifaune endémique forestière de Madagascar, la tolérance à la dégradation des forêts est proportionnelle au degré d'endémisme taxinomique, et il apparaît que les 21 espèces appartenant aux deux familles et deux sous-familles endémiques à Madagascar sont certainement les plus sensibles à la dégradation des forêts. L'ensemble des éléments appartenant à ces taxons supérieurs devraient constituer les indicateurs biologiques des milieux forestiers de Madagascar.

MOTS-CLES.- Madagascar, Oiseaux, Endémisme, Niche écologique, Indicateur biologique

INTRODUCTION

On the basis of floristic and ecological data, Madagascar can be divided into two major phytogeographic regions, the East Malagasy Region and the West Malagasy Region (HUMBERT, 1955). According to WHITE (1983), the East Malagasy Region is divided into four domains: Eastern (escarpment and coastal zone), Central (eastern part of central highlands), High Mountain, and Sambirano; and the West Malagasy Region into the Western and Southern Domains (Table I, Fig. 1). Details on sites within the existing protected areas system and those of biological interest are reviewed in NICOLL and LANGRAND (1989).

A total of 204 breeding species of birds are recognized in Madagascar. This includes the 201 species listed in LANGRAND (1990), minus the Snail-eating Coua *Coua*

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

delalandei, now regarded as an extinct species (GOODMAN, 1993a), plus four new additions to the list: the Common Quail *Coturnix coturnix* and the Harlequin Quail *Coturnix delegorguei* now considered as nesting species (LANGRAND & APPERT, in press.), a new Sylviidae being described (GOODMAN *et al.*, in press.), and *Nesillas typica lantzii*, which is being elevated to the rank of species (SCHULENBERG *et al.*, 1993). Three of these 204 species have been introduced to the island: Common Myna *Acridotheres tristis* (at the end of last century), Common Waxbill *Estrilda astrild* in 1983, and House Sparrow *Passer domesticus* in 1984 (LANGRAND, 1990). A total of 106 (53%) of the 201 non-introduced species are endemic to Madagascar and another 25 species (just over 12%) have a distribution limited to a wider region including Madagascar and the neighboring islands (Comoros, Mascarenes, and the Seychelles) (LANGRAND, 1990).

In view of the declining forests of Madagascar (JENKINS, 1987; GREEN & SUSSMAN, 1990; NELSON & HORNING, 1993a, 1993b) an understanding of the resident avifauna's geographic distribution, niche occupancy and tolerance to habitat disturbance might help to identify conservation priorities and to predict responses of the avifauna to human disturbance. The high degree of endemism among this rather mobile group of animals not only justifies special attention in terms of conservation efforts, but also offers an ideal set of species to test models in community ecology.

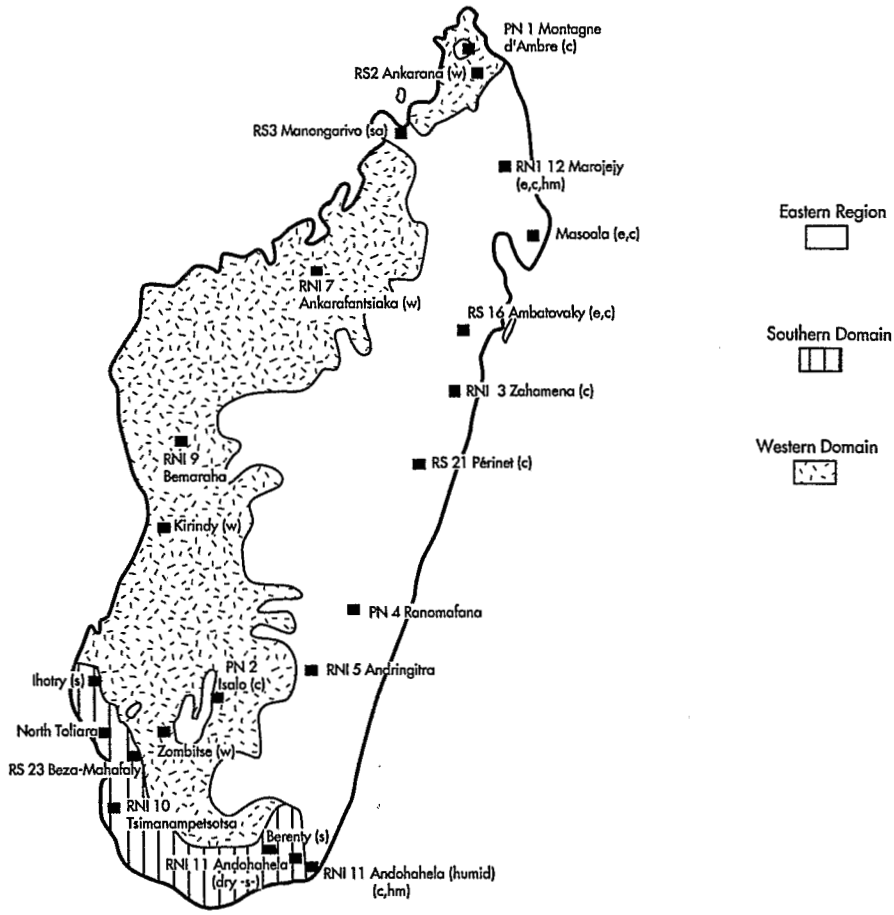


Fig. 1. Location of study sites within phytogeographic divisions; Eastern Region; Southern Domain; Western Domain; Abbreviation as in Table II.

TAXONOMIC AND GEOGRAPHIC DISTRIBUTION

Of the 201 non-introduced breeding species 66 are Passeriformes, which are under-represented outside forest habitats. Within forests they comprise a high percentage (90.5%) of the endemic passerine species in Madagascar (Fig. 2). Within each of Madagascar's regions and domains breeding species are mainly found in forest habitats emphasizing the predominant role of this type of habitat for the Malagasy avifauna. This role is highlighted by the fact that 85 (80%) of all endemic species rely on forest habitats. Considering only the 114 forest birds species, this means that three out of four species in Malagasy forests are endemic (Fig. 2). For this reason, the present analysis is restricted to species occuring in natural forests, though other habitats certainly also deserve special attention (LANGRAND & WILME, 1993).

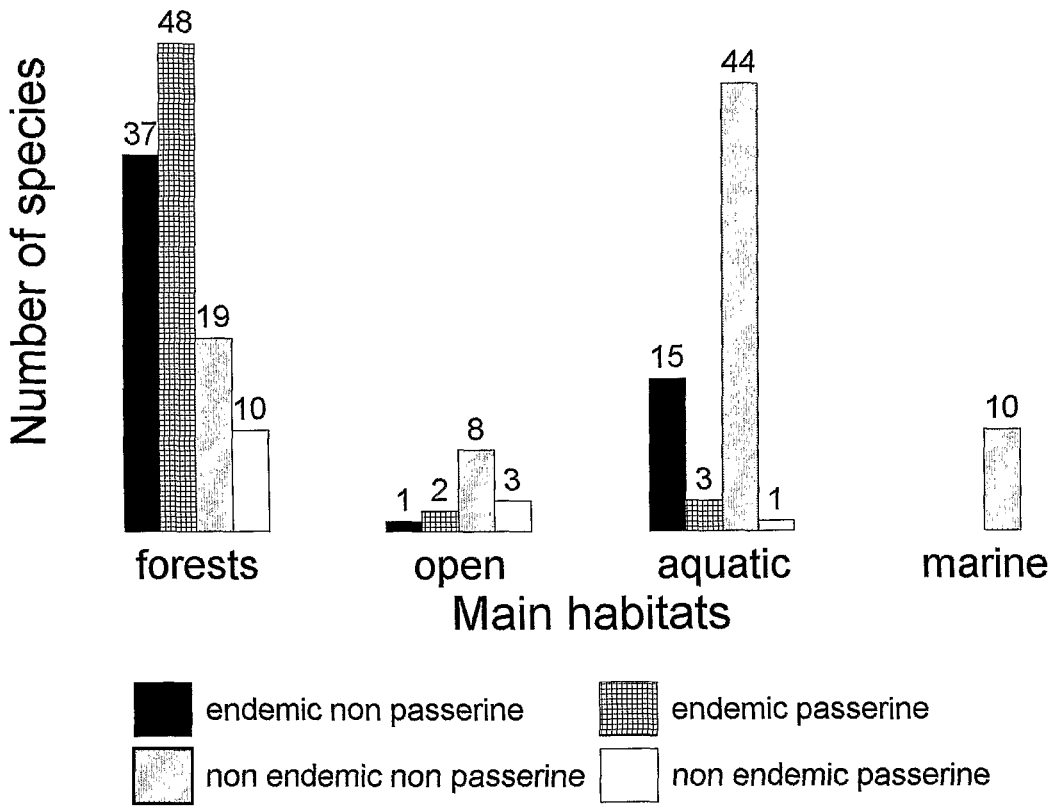


Fig. 2. Composition of Madagascar nesting bird species according to main habitat (numbers are total number of species per habitat).

The classification summarized in Table II shows the distribution of forest birds according to the phytogeographic regions and domains. The Eastern Region as a whole contains more species and more regional endemism than the Western Region; 99 species, with 36 endemic in the East, versus 77 and 15 regional endemics in the West. This pattern holds for all forest bird taxa, but is more marked for passerines. Neither the

Eastern, Sambirano, nor High Mountains Domains hold any local endemics. Only the Central Domain contains local endemics (five species). In contrast both domains of the Western Region have local endemic species (two in the Western Domain and nine in the Southern Domain).

To understand similarities in species composition and assess species turnover, Jaccard's index was calculated separately for endemic, non-endemic, non-passerine and passerine species for each of the 22 sites studied (Table III). This index for comparison between two sites is calculated as

$$JI = \frac{N_C}{N_A + N_B - N_C}$$

where N_C is the number of species common at both sites; and N_A and N_B are the numbers of species present at site A and site B respectively (MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG, 1974). The sites used in this calculation are shown in Figure 1 along with the domain in which they occur. Species lists are based on at least 30 days of intensive surveys per site.

Cluster analysis with Jaccard's indices of similarity between sites does not produce geographically distinct clusters when applied to non-endemic species. This means that among non-endemic birds, there is no distinct set of species inhabiting dry forests versus those predominantly in wet forest areas. Non-endemic species have broad distributions and low turnover rates, indicating more generalized habit requirements.

Applying cluster analysis to similarity indices of Madagascar endemic species reveals three distinct clusters. The geographic extent and characteristics of species similarities within and between these clusters are shown in figure 3.

The endemic avifauna differs little between sites of the eastern rainforest. The humid forest parcel of Andohahela (Parcel 1) in the extreme south holds the same island endemic bird species as Marojejy in the northeast. This homogeneity in species composition ends abruptly along the western watershed of Andohahela. Here species turnover is almost complete between the humid Eastern Region and the dry Southern Domain, which is itself homogeneous in terms of endemic species in general and passerines in particular (two non-passerines species have a limited range in the Southern Domain, *Monias benschii*, *Uratelornis chimaera*, and *Coua verreauxi* does not occur in the eastern part of the Domain). The avifauna of Isalo, with its locally endemic passerine (*Pseudocossyphus bensoni*) is more closely related to that of the south and the west than to that of the Central Domain, contrary to expectations on phytogeographic grounds.

The species assemblage, especially for passerines, changes between sites of the Southern Domain and the Western Domain, as represented by Zombitse, Kirindy, Bemaraha, Ankarafantsika and Ankarana. Montagne d'Ambre and Manongarivo do not cluster with the other sites: Montagne d'Ambre is an isolated island of rainforest within the Western Domain and its avifauna is depauperate; Manongarivo belongs to the Sambirano Domain and its bird composition shows affinities with both eastern and western sites. Here we find eastern species such as *Coua caerulea*, *C. serriana* and *Phyllastrephus zosterops* together with western species such as *Falculea palliata* and *Philepitta schlegeli*. Even though the species list for Manongarivo is not complete, the site's geographic position seems to overide phytogeographic effects.

DISTRIBUTION ACCORDING TO NICHES

Species were assigned to niches according to their main food items, and their feeding and nesting habits (Table II). On the basis of these niche variables, the 114 forest bird species are distributed among 28 different niches. To facilitate comparisons, each of the 28 niches was assigned to one of the 16 categories listed in Table IV. The absolute numbers of birds species increase with increasing structural and floristic diversity of the forest, from the drier western forests to the wet forests of the center and east. However the number of guilds and the relative number of species in each guild remain similar in both phytogeographic regions. Insectivores, followed by small predators, are the dominant groups throughout the island. The main difference between the Eastern and the Western Region is the higher representation of insectivores in the east. Whereas the east holds 39 of the 45 strictly insectivorous forest species, the west contains only 23 of 45. Though forest structure is correlated with bird species diversity, it alone is insufficient to explain the greater species richness in the east, which is mainly due to an increase in arboreal species. This is exemplified by the higher number of strictly arboreal insectivorous species in the Central Domain with a forest height of up to 25 m, compared to the lower number of species in this guild in forests of approximately the same height in the Eastern Domain and the Sambirano.

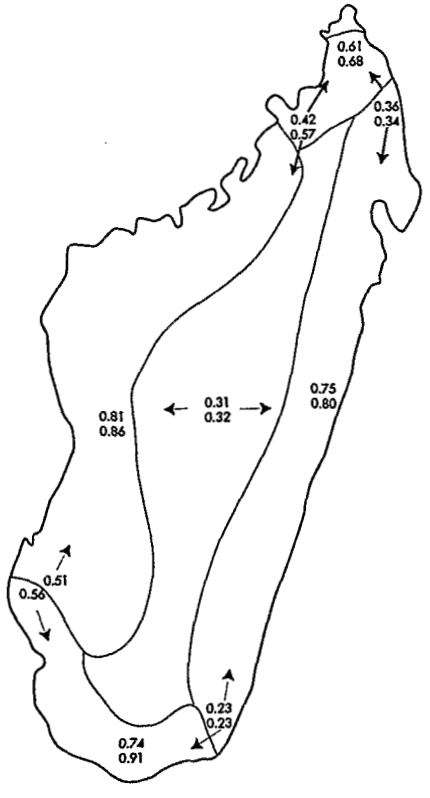


Fig. 3. Species similarities within and between separate units of the endemic avifauna as identified by cluster analysis. Values are means of Jaccard's indices. The upper and lower value of each pair of numbers refer to endemic non passerine and endemic passerine respectively.

Within the Eastern Region, the Eastern Domain is somewhat depauperate in insectivores (Table IV). Seven of the 10 species common to the Eastern region, but not present in the Eastern Domain itself, are insectivores. The Sambirano links and combines niche elements belonging to the Eastern or to the Western Region. Both the High Mountain Domain and the Sambirano hold a reduced set of species that are widespread across the island, and contain no local endemic bird species. Among the forest bird species, taxonomical endemism at the species level is particularly high in the guild of exclusively arboreal insectivorous passerines. The geographic distribution of these groups of endemic species is uneven. Whereas insectivores (such as the genus *Phyllastrephus*) and predators reached higher species numbers in the east, omnivores and « vegetarian » species have about the same number of species in the east and in the west, respectively 16 (16%) and 10 (10%) for the east, and 15 (19%) and 10 (13%) for the west. This difference might be linked to the pronounced dry season of the west, favoring species which are able to feed on a greater variety of food items.

TOLERANCE TO FOREST DISTURBANCE

Four categories are recognized to describe the quality of forest habitats: undisturbed forest, slightly disturbed forest, secondary growth and anthropogenic wooded grassland. Forest species are defined as those occurring in undisturbed forest, although they may also exist in other forest types (Table II). Out of the 114 species occurring in undisturbed forest, 22 (19%) rely exclusively on this habitat, whereas 38 species (33%) also occur in slightly disturbed forest, and another 54 (47%) also occur in secondary growth or anthropogenic grassland.

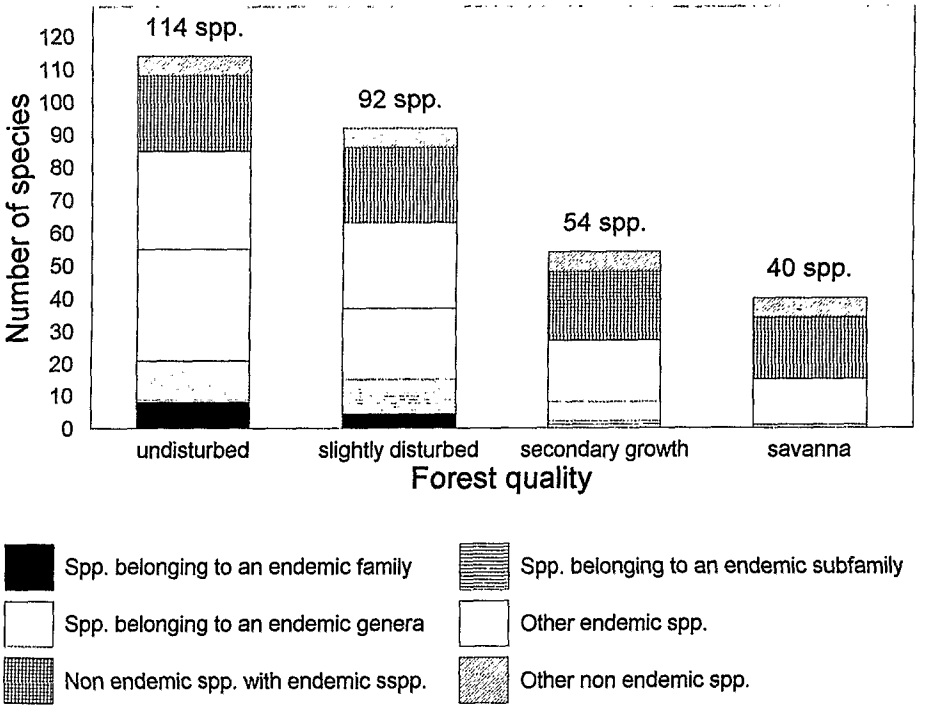


Figure 4. Taxonomic level of endemism and tolerance to forest disturbance of Madagascar forest bird species (numbers are total number of species per forest habitat).

Members of Madagascar's endemic bird families and subfamilies are not tolerant of forest disturbance. Of the 32 endemic forest genera, 27 do not occur in secondary growth or anthropogenic grassland. Only eight species (out of 55), belonging to 5 endemic genera occur in secondary habitats. At the sub-family level, only two species of *Coua* are tolerant of some forest disturbance. The eight species belonging to the two endemic families occur only in undisturbed and slightly disturbed forest (Table V, Fig. 4). Studied forests that are not isolated, that cover at least several hundred km^2, with altitudes starting at least at 800 meters above sea level hold at least 60% of the species in endemic genera within their respective phytogeographic region.

The information at hand is not sufficient to reveal causal factors in the patterns of species distributions across Madagascar. Current fragmentation and previous corridors between the east and the west (*e.g.* Sambirano) confound the analysis with cases such as the presence of an « eastern » rainforest species of rail (*Canirallus kioloides*) in the deciduous dry forests of Bemaraha or the western species of mesite (*Mesitornis variegata*) in Ambatovaky rainforest in the east. The Malagasy avifauna does not reflect the phytogeographic patterns seen among the botanical communities, especially in the Eastern Region.

CONCLUSION

Despite some uncertainties and ambiguities, the present analysis of the Malagasy avifauna re-emphasizes the pending threat to the island's higher endemic bird taxa, especially the endemic families and sub-families. Species belonging to endemic families (Mesitornithidae, Brachypteraciidae) already have a patchy distribution, and the modern distribution of three of eight species in these families (*Monias benschi*, *Mesitornis variegata*, *Uratelornis chimaera*) is highly restricted. The endemic sub-families (Couinae, Phillepittinae) are widespread, although the latter is relatively sensitive to forest disturbance and fragmentation. The Couinae contain a single genus (*Coua*) with nine extant species that are broadly distributed in different types of forest; they feed on a variety of food and occupy different forest strata. But the largest species within this sub-family (*Coua delalandei*, *Coua primavea* and *Coua berthae*) are all extinct (GOODMAN, 1993a, 1993b). Undisturbed forests with an area of several thousand ha hold at least three species of *Coua* belonging to at least two different ecological niches. The distribution pattern of the remaining species is not simple; for example the southern endemic *Coua verreauxi* has a narrow distribution, while the eastern species *C. serriana* and eastern subspecies of *C. cristata* are more common at lower elevation (below 500 m). These higher endemic taxa, with eight genera, 21 species, and six sub-species, may serve as biological indicators or key elements to define conservation priorities. The ecological niches utilized by these two families and two subfamilies include insectivores, omnivores, vegetarians and small predators as well as terrestrial, arboreal, and terrestrial/arboreal species when considering feeding and nesting habits. Using these species and subspecies for conservation purposes may provide a useful predictive indicator of forest conditions and thus offers a tool for improved management and preservation of Malagasy natural forest ecosystems.

ACKNOWLEDGEMENTS

I am very grateful to Jörg Ganzhorn who helped analyze the data and improved significantly previous versions of the manuscript. I would also like to thank Steve Goodman and Dominique Halleux for useful suggestions, and Pete Lowry for assistance with improving the final manuscript.

REFERENCES

GOODMAN, S.M., 1993a. A reconnaissance of Ile Sainte Marie, Madagascar: the status of the forest, avifauna, lemurs and fruit bats. Biol. Conservation, 65: 205-212.

GOODMAN, S.M., 1993b. Identification of bird subfossils from cave surface deposits at Anjohibe, Madagascar with a description of a new giant *Coua* (Cuculidae: Couinae). Proc. Biol. Soc. Wash., 106(1): 24-33.

GOODMAN, S.M., O. LANGRAND & B. WHITNEY. (In press). A new genus and species of passerine from the eastern rainforest of Madagascar. Ibis.

GREEN, G.M. & R.W. SUSSMAN, 1990. Deforestation history of the eastern rain forests of Madagascar from satellite images. Science, 248: 212-215.

HUMBERT, H., 1955. Les territoires phytogéographiques de Madagascar. *In*: Les divisions écologique du monde. pp. 195-204.

JENKINS, M.D., 1987. Madagascar: An environmental profile. Gland: International Union for the Conservtion of Nature and Natural Resources.

LANGRAND, O., 1990. Guide to the birds of Madagascar. New Haven: Yale University Press.

LANGRAND, O. & O. APPERT (In press). Harlequin Quail *Coturnix delegorguei* and Common Quail *Coturnix coturnix* on Madagascar: occasional migrants or resident species? Ostrich.

LANGRAND, O. & L. WILME, 1993. Protection des zones humides et conservation des espèces d'oiseaux endémiques de Madagascar. Proc. VIII Pan-Afr. Orn. Congr.: 201-208.

MUELLER-DOMBOIS, D. & H. ELLENBERG, 1974. Aims and methods of vegetation ecology. New York, John Wiley & Sons.

NELSON, R. & N. HORNING, 1993a. Cover forest/non-forest classification of Madagascar from AVHRR data. Int. J. Remote Sensing, 14 (8): 1445-1446.

NELSON, R. & N. HORNING, 1993b. AVHRR-LAC estimates of forest area in Madagascar, 1990. Int. J. Remote Sensing, 14 (8): 1463-1475.

NICOLL, M.E. & LANGRAND, O., 1989. Madagascar: Revue de la conservation et des aires protégées. WWF, Gland, Switzerland. xvii + 374 pp.

PHILLIPSON, P.B., 1994. Indian Ocean: CPD site 101 MADAGASCAR *In*: S.D. Davis, V.H. Heywood & A.C. Hamilton (eds.) Plant Diversity. A guide and strategy for their conservation. Volume 1. Europe, Africa, South West Asia and the Middle East. pp. 271-281. World Wide Fund for Nature (WWF) and The World Conservation Union (IUCN).

Table II. Distribution of forest birds according to phytogeographic regions and domains and their ecological niches. Distribution: 1 = species present; W: Western Region, subdivided in Western (w) and Southern (s) Domains; E: Eastern Region, subdivided in Easte (e), Central (c), Sambirano (sa), and High Mountains (hm) Domains. Level of endemism, geographic: Mad. = Madagascar, s, w, W, c, E as before. Tolerance = Tolerance to forest degradation: 0 = Undisturbed forest; 1 = slightly disturbed forest; 2 = secondary growth; 3 = savanna. Ecological niches: Food: gastropods (G), insects (I), vertebrates (V), nectar, fruit and/or seeds (vegetarian) (Veg); Feeding habit: arboreal (Ar), terrestrial (T), aerial (Ae), raptor (R); Nest: arboreal (Ar), terrestrial, holes on ground or in cliffs (T), parasitic (P).

	Distribution:								level of endemism			Ecological niche:		
	w	s	W	e	c	sa	hm	E	geographic	taxonomic	Tole-rance	Food	Feeding habit	Nest
NON-PASSERINE SPECIES														
Lophotibis cristata	1	1	1	1	1	1	1	1	Mad.	genera	2	I G V	T	Ar
Aviceda madagascariensis	1	1	1	1	1			1	Mad.	species	3	I V	R	Ar
Machaeramphus alcinus	1		1	1	1			1		subspecies	3	I V	R	Ar
Eutriorchis astur				1	1			1	E	genera	0	V	R	Ar
Polyboroides radiatus	1	1	1	1	1	1	1	1	Mad.	species	2	V	R	Ar
Accipiter henstii	1		1	1	1			1	Mad.	species	2	V	R	Ar
Accipiter madagascariensis	1	1	1	1	1	1		1	Mad.	species	3	I V	R	Ar
Accipiter francesii	1	1	1	1	1	1	1	1			3	I V	R	Ar
Buteo brachypterus	1	1	1	1	1	1	1	1	Mad.	species	3	V	R	Ar
Falco zoniventris	1	1	1	1	1	1		1	Mad.	species	3	I V	R	Ar
Falco peregrinus	1	1	1	1	1		1	1			3	V	R	F
Numida meleagris	1	1	1	1	1	1		1			3	Veg	T	T
Mesitornis variegata	1		1	1				1	Mad.	family	0	I Veg	T	Ar
Mesitornis unicolor				1	1			1	E	family	0	I Veg	T	Ar
Monias benschi		1	1						s	family	0	I Veg	T	Ar
Turnix nigricollis	1	1	1	1	1			1	Mad.	species	3	I Veg	T	T
Canirallus kioloides	1		1	1	1	1		1	Mad.	species	1	I	T	Ar
Sarothrura insularis				1	1		1	1	E	species	3	I Veg	T	T
Pterocles personatus	1	1	1						W	species	3	Veg	T	T
Streptopelia picturata	1	1	1	1	1	1		1		subspecies	3	Veg	T	Ar
Treron australis	1	1	1	1	1	1		1		subspecies	3	Veg	Ar	Ar
Alectroenas madagascariensis				1	1	1	1	1	E		2	Veg	Ar	Ar
Coracopsis vasa	1	1	1	1	1	1		1		subspecies	3	Veg	Ar	Ar
Coracopsis nigra	1	1	1	1	1	1	1	1		subspecies	3	Veg	Ar	Ar
Agapornis cana	1	1	1	1	1	1		1	Mad.	species	3	Veg	Ar	Ar
Cuculus audeberti				1	1			1		subspecies	1	I	Ar	P
Cuculus rochii	1	1	1	1	1	1		1	Mad.	species	3	I	Ar	P
Coua gigas	1	1	1						W	subfamily	1	I Veg	T	Ar
Coua coquereli	1		1			1		1	Mad.	subfamily	1	I Veg	T	Ar
Coua serriana				1	1	1		1	E	subfamily	1	I Veg	T	Ar
Coua reynaudii				1	1	1	1	1	E	subfamily	1	I Veg	T	Ar
Coua cursor		1	1						s	subfamily	1	I	T	Ar
Coua ruficeps	1	1	1						W	subfamily	1	I Veg	T	Ar
Coua cristata	1	1	1	1	1	1		1	Mad.	subfamily	2	I Veg G V	Ar	Ar
Coua verreauxi		1	1						s	subfamily	1	I Veg	Ar	Ar
Coua caerulea	1		1	1	1	1	1	1	Mad.	subfamily	2	I Veg V	Ar	Ar
Centropus toulou	1	1	1	1	1	1		1		subspecies	3	I V	Ar	Ar
Tyto soumagnei				1	1			1	E	species	0	V	R	Ar
Otus rutilus	1	1	1	1	1	1		1		subspecies	3	I	R	Ar
Ninox superciliaris	1	1	1	1	1			1	Mad.	species	2	I	R	T
Asio madagascariensis	1	1	1	1	1	1		1	Mad.	species	3	V	R	Ar
Caprimulgus madagascariensis	1	1	1	1	1	1		1		subspecies	3	I	Ar	T
Caprimulgus enarratus	1		1	1	1			1	Mad.	species	1	I	Ar	T
Zoonavena grandidieri	1	1	1	1	1	1		1		subspecies	1	I	Ae	Ar

SCHULENBERG, T.S., S.M. GOODMAN & J.-C. RAZAFIMAHAIMODISON, 1993. Genetic variation in two subspecies of *Nesillas typica* (Sylviinae) in south-east Madagascar. Proc. VIII Pan-Afr. Orn. Congr.: 173-177.

WHITE, F., 1983. The vegetation of Africa. A descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa. Natural Resources Research. Paris: UNESCO.

Table I. Biogeographic regions and domains in Madagascar

Regions and Domains	Elevation	Rainfall	Dry season	Character	Species diversity	endemism	canopy
Eastern Malagasy Region							
Eastern Domain	0-800m	> 2000 mm	no	evergreen	very high	high	25-30 m
Central Domain	800-1300m	> 1500 mm	no	evergreen	high	high	20-25 m
	1300-2000 m						10-12 m
High Mountain Domain	> 2000m	substantial	no	evergreen	low	very high	6 m
Sambirano Domain	0-1876m	> 2000 mm	no	evergreen	high	high	25-30 m
Western Malagasy Region							
Western Domain	0-800m	500-2000 mm	< 7 months	deciduous	medium	very high	12-15 m
Southern Domain	0-400m	350-750 mm	7 months	deciduous	medium	very high	3-6 m

adapted from Phillipson (1994)

	Distribution:								level of endemism			Ecological niche:		
	w	s	W	e	c	sa	hm	E	geographic	taxonomic	Tole-rance	Food	Feeding habit	Nest
Apus melba	1	1	1	1	1	1	1	1		subspecies	3	I	Ae	C
Apus barbatus	1	1	1	1	1	1	1	1		subspecies	3	I	Ae	C
Ispidina madagascariensis	1	1	1	1	1	1		1	Mad.	species	1	I V	Ar	T
Merops superciliosus	1	1	1	1	1	1		1			3	I	Ae	T
Eurystomus glaucurus	1	1	1	1	1	1		1		subspecies	3	I	Ae	Ar
Brachypteracias leptosomus				1	1			1	E	family	1	I G V	T	T
Brachypteracias squamiger				1	1			1	E	family	1	I G V	T	T
Atelornis pittoides				1	1	1	1	1	E	family	1	I V	T	T
Atelornis crossleyi				1	1			1	E	family	0	I	T	T
Uratelornis chimaera		1	1						s	family	1	I	T	T
Leptosomus discolor	1	1	1	1	1	1		1			3	I V	Ar	Ar
Upupa epops	1	1	1		1	1		1			3	I	T	Ar
PASSERINE SPECIES										subspecies				
Philepitta castanea				1	1	1	1	1	E	subfamily	1	Veg	Ar	Ar
Philepitta schlegeli	1		1			1		1	Mad.	subfamily	1	Veg	Ar	Ar
Neodrepanis coruscans				1	1		1	1	E	subfamily	0	I	Ar	Ar
Neodrepanis hypoxantha					1		1	1	E	subfamily	0	I	Ar	Ar
Phedina borbonica	1	1	1	1	1	1	1	1		subspecies	3	I	Ae	C
Coracina cinerea	1	1	1	1	1	1	1	1		subspecies	2	I	Ar	Ar
Phyllastrephus madagascariensis	1	1	1	1	1	1		1	Mad.	species	1	I	Ar	Ar
Phyllastrephus zosterops				1	1	1		1	E	species	1	I	Ar	Ar
Phyllastrephus apperti	1		1						w	species	0	I	Ar	Ar
Phyllastrephus tenebrosus				1	1			1	E	species	0	I	Ar	Ar
Phyllatrephus cinereiceps					1			1	c	species	0	I	Ar	Ar
Hypsipetes madagascariensis	1	1	1	1	1	1	1	1		subspecies	3	I Veg	Ar	Ar
Copsychus albospecularis	1	1	1	1	1	1		1	Mad.	species	2	I	Ar	Ar
Pseudocossyphus sharpei				1	1		1	1	E	genera	1	I Veg	Ar	Ar
Pseudocossyphus imerinus		1	1						s	genera	1	Veg	Ar	Ar
Pseudocossyphus bensoni					1			1	c	genera	2	I Veg	Ar	Ar
Nesillas typica	1	1	1	1	1	1	1	1		subspecies	3	I	Ar	Ar
Nesillas lantzii		1	1						s	species	3	I	Ar	Ar
Thamnornis chloropetoides		1	1						s	genera	1	I	Ar	Ar
Dromaeocercus brunneus					1			1	c	genera	0	I	Ar	Ar
Randia pseudozosterops				1	1			1	E	genera	1	I	Ar	Ar
Sp. nov.				1	1			1	E	genera	1	I	Ar	Ar
Newtonia amphichroa				1	1			1	E	genera	0	I	Ar	Ar
Newtonia brunneicauda	1	1	1	1	1	1	1	1	Mad.	genera	1	I	Ar	Ar
Newtonia archboldi		1	1						s	genera	1	I	Ar	Ar
Newtonia fanovanae				1	1			1	E	genera	0	I	Ar	Ar
Neomixis tenella	1	1	1	1	1	1		1	Mad.	genera	3	I	Ar	Ar
Neomixis viridis				1	1		1	1	E	genera	0	I	Ar	Ar
Neomixis striatigula	1	1	1	1	1	1		1	Mad.	genera	1	I	Ar	Ar
Hartertula flavoviridis					1			1	c	genera	0	I	Ar	Ar
Pseudobias wardi				1	1		1	1	E	genera	0	I	Ar	Ar
Terpsiphone mutata	1	1	1	1	1	1	1	1		subspecies	3	I	Ar	Ar
Oxylabes madagascariensis				1	1			1	E	genera	1	I	Ar	Ar
Crossleyia xanthophrys					1			1	c	genera	1	I	T	T
Mystacornis crossleyi				1	1			1	E	genera	1	I	T	Ar
Nectarinia souimanga	1	1	1	1	1	1	1	1		subspecies	3	I Veg	Ar	Ar
Nectarinia notata	1	1	1	1	1	1	1	1		subspecies	3	I Veg	Ar	Ar
Zosterops maderaspatana	1	1	1	1	1	1	1	1			3	I Veg	Ar	Ar
Calicalicus madagascariensis	1		1	1	1	1	1	1	Mad.	genera	1	I V	Ar	Ar
Schetba rufa	1		1	1	1			1	Mad.	genera	0	I V	Ar	Ar
Vanga curvirostris	1	1	1	1	1	1		1	Mad.	genera	1	I V	Ar	Ar
Xenopirostris xenopirostris		1	1						s	genera	1	I V	Ar	Ar
Xenopirostris damii	1		1						w	genera	0	I	Ar	Ar
Xenopirostris polleni				1	1			1	E	genera	1	I	Ar	Ar
Falculea palliata	1	1	1			1		1	Mad.	genera	2	I G V	Ar	Ar
Leptopterus viridis	1	1	1	1	1	1	1	1	Mad.	genera	2	I V	Ar	Ar
Leptopterus chabert	1	1	1	1	1	1		1	Mad.	genera	2	I Veg	Ar	Ar
Cyanolanius madagascarinus	1		1	1	1	1		1		subspecies	2	I Veg	Ar	Ar
Oriolia bernieri				1	1			1	E	genera	0	I	Ar	Ar
Euryceros prevostii				1	1			1	E	genera	0	I V	Ar	Ar
Hypositta corallirostris				1	1			1	E	genera	0	I	Ar	Ar
Tylas eduardi	1		1	1	1			1	Mad.	genera	1	I	Ar	Ar
Dicrurus forficatus	1	1	1	1	1	1		1		subspecies	3	I	Ar	Ar
Hartlaubius auratus	1	1	1	1	1	1		1	Mad.	species	3	Veg	Ar	Ar
Ploceus nelicourvi				1	1	1	1	1	E	species	1	I	Ar	Ar
Ploceus sakalava	1	1	1						W	species	3	I Veg	Ar	Ar
Foudia madagascariensis	1	1	1	1	1	1	1	1	Mad.	species	3	I Veg	Ar	Ar
Foudia omissa				1	1		1	1	E	species	1	I Veg	Ar	Ar
TOTAL	68	63	77	89	95	59	33	99						

Table III. Similarities between sites according to Jaccard. Indices above diagonal refer to endemic species and non-endemic species; indices below the diagonal refer to to non-passerine species and passerine species.

Sites	RNI 11	RNI 5	PN 4	RS 21	RNI 3	RS 16	Maso	RNI 12	PN 1	RS 3	PN 2	RS 2	RNI 7	RNI 9	Kiri	Zomb	Ihot	Toli	RS 23	RNI 10	Bere	RNI 11'
RNI 11 (humid)		.67	.77	.72	.78	.67	.72	.76	.46	.41	.23	.34	.32	.34	.35	.31	.23	.25	.23	.21	.29	.23
Andohahela		.78	.96	.96	.85	.88	.92	1.00	.93	.85	.78	.93	.82	.82	.85	.93	.67	:78	.74	.70	.82	.78
RNI 5	.68		.74	.65	.61	.54	.60	.69	.49	.35	.20	.30	.29	.31	.29	.25	.23	.23	.23	.19	.25	.21
Andringitra	.73		.74	.74	.69	.73	.70	.78	.71	.76	.69	.71	.62	.62	.64	.71	.58	.57	.54	.62	.62	.57
PN4	.77	.67		.86	.71	.61	.71	.81	.52	.39	.19	.32	.29	.33	.31	.27	.22	.22	.22	.18	.25	.20
Ranomafana	.89	.79		1.00	.88	.92	.92	.96	.96	.85	.67	.89	.85	.85	.88	.96	.69	.81	.77	.73	.79	.81
RS 21	.71	.62	.92		.69	.63	.78	.81	.48	.38	.18	.32	.29	.31	.31	.28	.22	.23	.20	.17	.26	.20
Périnet	.87	.73	.89		.88	.92	.96	.96	.96	.88	.74	.89	.85	.85	.88	.96	.69	.81	.77	.73	.79	.81
RNI 3	.78	.59	.72	.67		.70	.75	.78	.48	.45	.24	.38	.31	.38	.36	.30	.25	.26	.23	.22	.30	.23
Zahamena	.81	.67	.80	.82		.88	.84	.85	.85	.91	.69	.85	.88	.88	.84	.85	.64	.83	.72	.68	.81	.76
RS 16	.65	.51	.60	.63	.64		.70	.71	.36	.39	.21	.28	.26	.31	.33	.27	.23	.23	.19	.16	.23	.19
Ambatovaky	.82	.68	.80	.78	.85		.88	.88	.88	.88	.67	.81	.85	.85	.81	.88	.62	.80	.69	.65	.78	.73
Maso	.74	.61	.81	.84	.74	.66		.84	.46	.43	.24	.37	.33	.37	.38	.34	.26	.28	.26	.21	.31	.26
Masoala	.82	.64	.76	.82	.81	.86		.92	.92	.84	.70	.85	.81	.81	.85	.92	.65	.77	.73	.69	.75	.77
RNI 12	.79	.66	.81	.84	.74	.67	.95		.45	.40	.23	.34	.31	.35	.35	.32	.24	.26	.24	.20	.30	.24
Marojejy	.87	.77	.89	.87	.86	.86	.78		.93	.85	.78	.93	.82	.82	.85	.93	.67	.78	.74	.70	.82	.70
PN 1	.63	.49	.75	.69	.58	.43	.60	.61		.46	.26	.51	.37	.40	.34	.32	.23	.26	.26	.24	.31	.23
Mont. Ambre	.61	.68	.60	.58	.63	.64	.60	.58		.85	.78	.93	.89	.89	.92	1.00	.73	.85	.81	.77	.82	.85
RS 3	.57	.42	.55	.55	.60	.51	.55	.56	.53		.34	.56	.51	.51	.51	.46	.42	.41	.35	.33	.44	.38
Manongarivo	.53	.54	.52	.51	.59	.56	.56	.51	.72		.69	.85	.81	.81	.84	.85	.64	.76	.72	.68	.74	.76
PN 2	.50	.36	.41	.39	.41	.38	.42	.47	.50	.47		.40	.45	.50	.41	.48	.39	.42	.48	.41	.45	.48
Isalo	.33	.39	.33	.32	.37	.35	.35	.32	.48	.54		.78	.68	.68	.70	.78	.71	.63	.65	.75	.68	.69
RS 2	.63	.42	.57	.57	.58	.43	.57	.61	.69	.62	.59		.72	.62	.66	.56	.43	.46	.39	.42	.53	.43
Ankarana	.44	.47	.43	.42	.48	.46	.46	.42	.70	.77	.57		.89	.89	.92	.93	.73	.85	.81	.70	.89	.85
RNI 7	.52	.33	.48	.48	.51	.41	.48	.49	.57	.54	.56	.79		.71	.79	.65	.51	.54	.47	.46	.61	.51
Ankarafantsika	.44	.49	.43	.43	.45	.47	.47	.43	.59	.75	.56	.80		1.00	.88	.89	.69	.88	.77	.67	.92	.81
RNI 9	.53	.35	.52	.49	.56	.45	.52	.53	.54	.47	.57	.66	.82		.79	.65	.51	.54	.47	.46	.61	.51
Bemeraha	.47	.50	.45	.44	.51	.49	.49	.44	.68	.88	.61	.87	.84		.88	.89	.69	.88	.77	.67	.92	.81
Kiri	.53	.38	.49	.49	.52	.45	.52	.53	.54	.51	.57	.75	.82	.83		.74	.51	.58	.51	.43	.64	.55
Kirindy	.48	.44	.47	.46	.49	.50	.50	.46	.58	.81	.50	.80	.85	.84		.92	.72	.92	.88	.69	.81	.92
Zomb	.51	.35	.47	.47	.43	.40	.50	.51	.56	.49	.70	.64	.71	.71	.76		.54	.66	.59	.49	.64	.64
Zombitse	.50	.46	.49	.48	.51	.52	.52	.48	.61	.79	.54	.84	.81	.81	.88		.73	.85	.81	.77	.82	.85
Ihot	.40	.33	.39	.39	.38	.35	.40	.41	.42	.47	.53	.54	.60	.57	.61	.69		.81	.64	.63	.69	.69
Ihotry	.33	.36	.32	.31	.36	.34	.34	.31	.42	.55	.52	.58	.59	.56	.57	.61		.71	.82	.77	.69	.78
Toli	.43	.28	.39	.40	.42	.39	.43	.44	.46	.47	.58	.58	.69	.69	.69	.78	.77		.76	.65	.80	.81
Toliara	.38	.40	.38	.37	.42	.40	.40	.37	.48	.63	.44	.67	.66	.64	.71	.69	.76		.87	.68	.88	.91
RS 23	.48	.35	.47	.43	.43	.36	.47	.48	.56	.49	.65	.59	.66	.71	.71	.81	.64	.78		.79	.79	.93
Beza-Mahafaly	.30	.30	.29	.29	.33	.31	.31	.29	.35	.50	.46	.52	.50	.50	.57	.55	.78	.83		.71	.77	.95
RNI 10	.45	.35	.40	.38	.40	.30	.38	.40	.49	.45	.62	.53	.59	.56	.56	.63	.61	.61	.73		.73	.79
Tsimanampetsotsa	.29	.30	.29	.28	.32	.30	.30	.28	.39	.48	.50	.56	.50	.48	.50	.53	.78	.73	.78		.67	.75
Bere	.52	.34	.45	.45	.48	.38	.48	.52	.53	.50	.60	.68	.80	.81	.76	.85	.59	.77	.74	.63		.84
Berenty	.38	.40	.38	.37	.42	.40	.40	.37	.48	.63	.50	.67	.66	.64	.66	.69	.83	.92	.83	.80		.81
RNI 11' (dry)	.48	.32	.43	.43	.43	.36	.47	.48	.51	.53	.65	.64	.71	.71	.76	.87	.69	.84	.93	.73	.79	
Andohahela	.32	.33	.31	.31	.35	.33	.33	.31	.39	.53	.50	.56	.55	.54	.61	.59	.78	.88	.95	.83	.88	

Table IV. Distribution of forest species among ecological niches in different Phytogeographic Regions and Domains (abbreviation as in Table II).

Ecological niches:			Domains and Regions								
Food	Feeding habit	Nest	w	s	W	e	c	sa	hm	E	Madagascar
I	Ar	Ar/P	13	14	16	26	30	13	9	30	34
I	T	Ar	2	2	3	2	3	2		3	4
I	T	T		1	1	1	2			2	3
I	Ar	T	3	2	3	3	4	1		4	4
Subtotal Insectivores			**18**	**19**	**23**	**32**	**39**	**16**	**9**	**39**	**45**
I, Veg	Ar	Ar	8	8	9	9	9	7	7	9	11
I, Veg	T	Ar	4	3	5	4	3	3	1	5	8
I, Veg	T	T	1	1	1	2	2		1	2	2
Subtotal Omnivores			**13**	**12**	**15**	**15**	**14**	**10**	**9**	**16**	**21**
Veg	Ar	Ar	6	6	7	7	7	8	3	8	9
Veg	T	Ar	1	1	1	1	1	1		1	1
Veg	T	T	2	2	2	1	1	1		1	2
Subtotal Vegetarians			**9**	**9**	**10**	**9**	**9**	**10**	**3**	**10**	**12**
nV	Ar	Ar	15	11	16	16	16	11	4	17	19
nV	T	Ar	1	1	1	1	1	1	1	1	1
nV	T	T	1	1	1	4	4	2	1	4	4
nV	Ar	T	1	1	1	1	1		1	1	1
Subtotal small predators			**18**	**14**	**19**	**22**	**22**	**14**	**7**	**23**	**25**
Large predators			**4**	**3**	**4**	**5**	**5**	**3**	**2**	**5**	**5**
Aerial insectivores			**6**	**6**	**6**	**6**	**6**	**6**	**3**	**6**	**6**
TOTAL			**68**	**63**	**77**	**89**	**95**	**59**	**33**	**99**	**114**

Table V. Tolerance to forest degradation of Malagasy forest bird species (numbers are number of species within taxa)

Taxonomic level of endemism	Number of species in forest types: undisturbed	slightly disturbed	secondary growth	anthropogenic grassland
Species belonging to an endemic family	8	4	0	0
Species belonging to an endemic subfamily	13	11	2	0
Species belonging to an endemic genera	34	22	6	1
Sub total	**55**	**37**	**8**	**1**
Other endemic species	30	26	19	14
Non endemic species with endemic subspecies	23	23	21	19
Other non endemic species	6	6	6	6
Sub total	**59**	**55**	**46**	**39**
TOTAL	**114**	**92**	**54**	**40**

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 363-367

THE DISTRIBUTION AND ORIGINS OF WILDFOWL (ANATIDAE) OF WESTERN INDIAN OCEAN ISLANDS

H. GLYN YOUNG

Jersey Wildlife Preservation Trust, Les Augrés Manor, Trinity, Jersey, Channel Islands, JE3 5BP, UNITED KINGDOM

ABSTRACT.- The origins of the fifteen species of wildfowl (Anatidae) occurring naturally in the Western Indian Ocean Islands is detailed. Vagrants, one migrant and resident species are from the Palaearctic or the Tropics. The source of endemic species is different, two have an Australasian connection. Six extinct species and introductions are included.

KEY WORDS.- Western Indian Ocean islands, Wildfowl, Anatidae

RESUME.- L'origine des quinze espèces de canards sauvages (Anatidae) naturellement distribués dans les îles de l'Océan Indien occidental est discutée. Les espèces errantes, l'une migrante et les autres résidantes ont une origine paléartique ou tropicale. L'origine des espèces endémiques est différente, deux d'entre elles présentant une connection australasienne. Six espèces sont éteintes et des espèces introduites sont également mentionnées.

MOTS-CLES.- Iles de l'océan indien occidental, Canards sauvages, Anatidae

INTRODUCTION

Fifteen species of wildfowl Anatidae occur naturally in the islands of the Western Indian Ocean (Seychelles, Comores, Madagascar, Mascarenes, Amsterdam, Crozet and Kerguelen). Six species are known only from sub-fossil remains and among six species introduced, one from outside the region has been successful.

Those extant species occurring naturally include three vagrants and one migrant from the Palaearctic, seven residents (four Afro- tropical and three Pan-tropical) and four endemics.

VAGRANT SPECIES

The species which have been recorded as vagrants to the region are quite predictable. The Ruddy Shelduck *Tadorna ferruginea*, Northern Shoveler *Anas clypeata* and Northern Pintail *A. acuta* (all recorded Seychelles (A. SKERRETT, *in litt*, 1994)) are migratory species and have been recorded widely in East Africa. *A. clypeata* and *A. actuta* have been observed in South Africa (MACLEAN, 1993) and the Maldive Islands, India (ASH & SHAFEEG, 1995).

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

Two Pan-tropical species, breeding in Madagascar, have been recorded as vagrants on other islands in the region. The White- faced Whistling Duck *Dendrocygna viduata* (Aldabra ; BENSON & PENNY, 1971; A. SKERRETT, *in litt*, 1994) and (Comores LOUETTE, 1988) and Comb Duck *Sarkidiornis melanotos* (Comores; LOUETTE, 1988).

MIGRANT SPECIES

One Palaearctic migrant, the wide-ranging Garganey *A. querquedula* has been recorded many times in the region. The species is annual in Seychelles (A. SKERRETT, *in litt*, 1994) and, while probably under recorded, has been found in Rodrigues (STAUB, 1976), Réunion (BARRE & BARAU, 1982) and Amsterdam (MARCHANT & HIGGINS, 1990). *A. querquedula* has also been recorded in South Africa (MACLEAN, 1993), Maldive Islands (ASH & SHAFEEG, 1995) and Christmas Island, Australia (STOKES, 1988).

RESIDENT SPECIES (NON-ENDEMIC)

Seven breeding species resident in Madagascar are found in Africa, and three are Pan-tropical. The Fulvous Whistling Duck *D. bicolor, D. viduata* and *S. melanotos* are found in wetlands on both sides of the Atlantic.

The Red-billed Pintail *A. erythrorhyncha*, Hottentot Teal *A. hottentota*, and African Pygmy Goose *Nettapus auritus* are widespread in Madagascar and in sub-Saharan Africa.

The White-backed Duck *Thalassornis leuconotus* is represented in Madagascar by the sub-species *T.l. insularis*. The nominate form is widespread in sub-Saharan Africa and has been recorded on Pemba and Zanzibar, Tanzania (PAKENHAM, 1979). This duck is apparently semi-nomadic within it's range in Africa (BROWN *et al.*, 1982) and in Madagascar (O. LANGRAND, pers. comm.).

ENDEMIC SPECIES

Meller's Duck *A. melleri* is a member of the fourteen species mallard group within the genus *Anas*. At one time considered an island isolate of the migratory Northern Mallard *A. platyrhynchos* (WELLER, 1980) it is, however, apparent that this duck is a well differentiated species with behavioural and physiological traits consistent with Southern Hemisphere ducks (YOUNG, 1994). *A. melleri* is highly territorial and does not exhibit the « down-up » display widely used in other mallard species, characteristics similar only to one other mallard, the African Black Duck *A. sparsa*, a riverine specialist. These similarities probably result from convergence rather than a very close relationship (MCKINNEY, *in litt*, 1995; J. RHYMER, *in litt*, 1995).

The poorly studied *A. melleri* is probably most closely related to the African Yellow-billed Duck *A. undulata* (LIVEZEY, 1991).

Eaton's Pintail *A. eatoni* is restricted to Kerguelen and Crozet Islands and is an allo-species to the Holarctic, migratory Northern Pintail *A. acuta* (STAHL *et al.*, 1984; LIVEZEY, 1991). *A. eatoni* probably represents true island isolation of the common, migratory form.

The Madagascar, or Bernier's, Teal *A. bernieri* is the westernmost representative of the austral teal, eight species centred on Australasia (YOUNG *et al.*, 1993). No austral teal are known from Burma, India or from Africa.

The ancestoral austral teal, possibly today represented by *A. gracilis* and *A. castanea* (Australia) may have been highly nomadic and dispersive as these two modern species are (see MARCHANT & HIGGINS, 1990). Localised endemic forms have evolved in Indonesia (*A. gibberifrons*), Madagascar (*A. bernieri*) Andaman Islands, India *A. albogularis*), New Zealand (*A. chlorotis*), Auckland Island, N.Z. (*A. aucklandica*) and Campbell Island, N.Z. (*A. nesiotis*) the last two taxa are flightless. A further taxa, *A. gracilis remissa* from Rennell Island, Australia is extinct.

All the austral teal are adaptable and can survive in a variety of habitats including saline waters and mangrove, making them suitable for colonisation of oceanic islands.

The Madagascar Pochard *Aythya innotata* has a very localised distribution in eastern Madagascar (WILME, 1994). One of four white-eyed pochards, the nearest related form is the Palaearctic Common White-eye *A. nyroca*, recorded in East Africa (BROWN *et al*, 1982) and the Maldive Islands (ASH & SHAFEEG, 1995). Recent DNA investigations, however, suggest that *A. innotata* is most closely related to the Australian *A. australis* (M. SORENSON, *in litt*, 1995).

The extinct *Anas theodori* of Mauritius and Réunion (COWLES, 1987) has been described as a « grey teal » (see CHEKE, 1987). The exact relationship between *A. theodori* and extant species is unclear, it may have been an austral teal, or possibly a mallard. A further sub-fossil *Anas* is known from Amsterdam Island (MARTINEZ, 1987), this undescribed duck has been considered an isolate of *A. querquedula* (BOURNE *et al.*, 1983), although this may prove erroneous.

There are four further sub-fossil Anatidae known from the region; *Centrornis majori* and *Alopochen sirabensis* from Madagascar, *A. mauritiana* from Mauritius and *Mascarenachen kervazoi* from Réunion. These taxa are all Sheldgeese, related, possibly to the African Egyptian Goose *A. aegyptiacus* (ANDREWS, 1897; COWLES, 1987, 1994; GOODMAN & RAKOTOZAFY, in press.). There are no recent records of any sheldgoose or shelduck species in the region away from Seychelles (see Vagrant species).

INTRODUCED SPECIES

During recent centuries there have been attempts made to introduce wildfowl species to the region. *D. viduata, D. bicolor* and *A. aegyptiacus* were introduced unsuccessfully to Mauritius (CHEKE, 1987). *A. melleri* became established in Mauritius but may now be close to extinction (SAFFORD, 1995). *A. eatoni* was introduced to Amsterdam Island but failed to become established (ROUX & MARTINEZ, 1987)

The Northern Mallard has been released into Mauritius and, as in many parts of the world, is increasing.

ACKNOWLEDGEMENTS

I am grateful for advice and data on the wildfowl in this region given to me by Steve Goodman, Olivier Langrand, Frank McKinney, Judith Rhymer, Adrian Skerrett and Michael Sorenson.

REFERENCES

ANDREWS, C.W., 1897. On some fossil remains of carinate birds from Central Madagascar. Ibis, 7(3): 343-359.

ASH, J.S. & A. SHAFEEG, 1995. Birds of the Maldive Islands, Indian Ocean. Forktail, 10: 3-31.

BARRE, N. & A. BARAU, 1982. Oiseaux de la Réunion. Imprimerie Arts Graphiques Modernes, St. Denis, 196p.

BENSON, C.W. & M.J. PENNY, 1971. The Land birds of Aldabra. Phil. Trans. Roy. Soc., Lond., 260 B: 417-527.

BOURNE, W.R.P., A.C.F. DAVID & C. JOUANIN, 1983. Probable Garqaney on St Paul and Amsterdam Islands, Indian Ocean. Wildfowl, 34: 127-129.

BROWN, L.H., E.K. URBAN & K. NEWMAN, 1982. The birds of Africa. Volume 1. Academic Press, London, 521p.

CHEKE, A.S., 1987. An Ecological History of the Mascarene Islands, With Particular Reference to Extinctions and Introductions of Land Vertebrates. *In*: A.W. Diamond (ed), Studies of Mascarene Island Birds. pp. 5-89. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

COWLES, G.S., 1987. The Fossil Record. *In*: A.W. Diamond (ed), Studies of Mascarene Island Birds., pp. 90-100.

COWLES, G.S., 1994. A new genus, three new species and two new records of extinct Holocene birds from Réunion Island, Indian Ocean. Geobios, 27(1): 87-93.

GOODMAN, S.M. & L.M.A. RATOTOZAFY (In Press). Subfossil birds from coastal sites in western and southwestern Madagascar: A paleoenvironmental reconstruction.

LIVEZEY, B.C., 1991. A phylogenetic analysis and classification of recent dabbling ducks (tribe Anatini) based on comparative morphology. Auk, 108: 471-507.

LOUETTE, M., 1988. Les Oiseaux des Comores. Musee Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, 192p.

MACLEAN, G.L., 1993. Roberts' Birds of Southern Africa (sixth edition). John Voelcker Bird Book Fund, Cape Town, 871p.

MARCHANT, S. & P.J. HIGGINS, 1990. Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic birds. Volume 1. Oxford University Press, Oxford, 1400p.

MARTINEZ, J., 1987. Un nouveau cas probable d'endémisme insulaire : le canard de L'ile Amsterdam. Table Ronde Internationale du CNRS sur l'Evolution des Oiseaux d'après le Témoignage des Fossiles, Lyon-Villeurbanne, 18-21 Septembre 1985: 211-218.

PAKENHAM, R.H.W., 1979. The Birds of Zanzibar and Pemba : An Annotated Check-List. British Ornithologists' Union, 134p.

ROUX, J.P., & J. MARTINEZ, 1987. Rare, vagrant and introduced birds on Amsterdam and St. Paul Islands, Southern Indian Ocean. Cormorant, 14: 3-19.

SAFFORD, R., 1995. Meller's duck in Mauritius. Threatened Waterfowl Research Group Newsl., 7: 17.

STAHL, J.C., J.L. MOUGIN, P. JOUVENTIN & H. WEIMERSKIRCH, 1984. Le Canard d'Eaton *Anas eatoni dryqalskii*, des iles Crozet, Systématique, comportement alimentaire et biologie de la reproduction. Gerfaut, 74: 305-326.

STAUB, F., 1976. Birds of the Mascarenes and Saint Brandon. Organisation Normale des Entreprises Ltée, Port Louis, 110p.

STOKES, T., 1988. A review of the birds of Christmas Island, Indian Ocean. Australian Nat. Parks and Wild. Service Occ. paper: 16.

WELLER, M.W., 1980. The Island Waterfowl. Iowa State Univ. press, Ames, 121p.

WILME, L. 1994. Status, distribution and conservation of two Madagascar bird species endemic to Lake Alaotra : Delacours Grebe *Tachybaptus rufolavatus* and Madagascar pochard *Aythya innotata*. Biol. Conserv., 69: 15-21.

YOUNG, H.G., 1994. The Systematic Position of Meller's Duck *Anas melleri* : A Behavioural Approach. MSc Thesis, University of Kent.

YOUNG, H.G., R. SAFFORD, A. GREEN. P. RAVONJIARISOA & R.G.M. RABARISOA, 1993. Survey and capture of the Madagascar teal *Anas bernieri* at Lac Bemamba Madagascar July-August 1992, July 1993. Dodo, J. Wildl. Preserv. Trust, 29 : 77-94.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 369-383

PATTERNS OF ENDEMISM FOR TERRESTRIAL VERTEBRATES IN EASTERN MADAGASCAR

Christopher J. RAXWORTHY & Ronald A. NUSSBAUM

Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, MI, 48109-1079, U.S.A.

ABSTRACT.- Patterns of endemism were determined for four vertebrate groups: amphibians, reptiles, birds, and non-volant mammals in Eastern Madagascar. A total of 360 species endemic to Eastern Madagascar were included in a Parsimony Analysis of Endemism (PAE) for 26 survey sites. Patterns of endemism are largely congruent between each vertebrate group, although the classic phytogeographic classification of HUMBERT (1955) is not well supported by any of the vertebrate groups.

KEY WORDS.- Madagascar, Biogeography, Vertebrates, Endemism, Ecology

RESUME.- Des modèles d'endémisme ont été établis pour quatre groupes de vertébrés: Amphibiens, Reptiles, Oiseaux et Mammifères non volants, dans la région est de Madagascar. Un total de 360 espèces endémiques pour l'est de Madagascar ont été incluses dans une analyse parsimonieuse de l'endémisme (APE) pour un total de 26 zones observées. Les modèles d'endémisme sont largement conformes entre chaque groupe de Vertébrés, bien que la classification phytogéographique classique D'HUMBERT (1955) ne soit pas bien appuyée par aucun des groupes de Vertébrés.

MOTS-CLES.- Madagascar, Biogéographie, Vertébrés, Endémisme, Ecology

INTRODUCTION

Despite the substantial biogeographic interest in Madagascar, there have been surprisingly few studies of biogeographic patterns of endemism for the vertebrate groups within the island. The only detailed studies to date have been restricted to lemurs and reptiles. MARTIN (1972) used lemur distributions to propose seven areas of endemism; LANG (1990) described patterns of endemism of cordylid lizards; and RAXWORTHY and NUSSBAUM (1995) suggested new biogeographic divisions in northern Madagascar based on distributions of chameleons of the genus *Brookesia*. Most recently, reptile patterns of endemism have been analyzed for Eastern Madagascar by RAXWORTHY and NUSSBAUM (in press). Other studies have described more general patterns of vertebrate endemism in Madagascar. For example, bird endemism supports an Eastern and Western-Southern division (LANGRAND, 1990), amphibian endemism supports an Eastern, Southern and Western division (BLOMMERS-SCHLÖSSER & BLANC, 1993) and reptile endemism supports an Eastern, Southern, Western and Central division (BLANC, 1972). No attempt has yet been made to test if patterns of patterns of endemism are congruent between all these groups.

The first (and only) detailed biogeographic classification of Madagascar was proposed by HUMBERT in 1955, and his phytogeographic zones have subsequently

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

formed the basis of many zoogeographic studies (*e.g.* PAULIAN, 1961; MARTIN, 1972; LANG, 1990). HUMBERT (1955) used a combination of climatic data, topography, and vegetation types to establish a hierarchical division of Madagascar into regions, domains, sub-domains, and sectors. The hierarchical classification of these biogeographic units is an explicit feature of Humbert's classification, and any site in Madagascar can be assigned to four different categorical ranks. This hierarchical classification is presented in Table I and figure 1.

Surprisingly, HUMBERT's phytogeographic hypothesis, although widely accepted as a model in zoogeographic discussions, has not yet been tested using biogeographic data for all the major group of vertebrates. If this phytogeographic hypothesis accurately describes congruent patterns of plant and animal endemism (a product of vicariance speciation, dispersal, or extinction) then it should be supported by each vertebrate group.

The aim of this paper is to describe patterns of vertebrate endemism using zoogeographic data from amphibians, reptiles, birds, and mammals, and test Humbert's phytogeographic hypothesis.

DESCRIBING PATTERNS OF ENDEMISM

Patterns of endemism are the product of historical events associated with speciation (*e.g.* time, place, and type of speciation event), as well as the responses of species to variable or changing ecological conditions (*e.g.* climatic change, competition). Evidence of highly congruent patterns of endemism between radically different groups implies a common response to historical events. In the case of Madagascar, an island isolated for at least 80 M years (STOREY *et al.*, 1995), it seems probable that many groups must have experienced similar histories, and, therefore, congruent endemism patterns are expected.

Although identifying areas of endemism is widely recognized as critical in all methods of biogeographic analysis (*e.g.* AXELIUS, 1991; HAROLD & MOOI, 1994), few methods of determining patterns of endemism exist. Phenetic clustering methods have been used to analyse species similarity between sites, but this technique is plagued with problems, with different similarity indices and clustering methods producing different dendrograms. More recently, parsimony analysis, developed for phylogenetic studies, has been used to determine hierarchical patterns of endemism. This method, Parsimony Analysis of Endemicity (or Endemism) (PAE), was first described by ROSEN (1988) and ROSEN and SMITH (1988).

PAE resembles cladistic phylogenetic analysis, except that the Operational Taxonomic Units in PAE are geographical areas rather than taxa, and the characters used in PAE are species distributions. The character state for each species distribution is either present or absent. Shared presence of species provides evidence of biogeographic affinity between different sites, and is used to produce a hierarchical pattern of endemism. We use the term « synendemic » to signify the equivalent of synapomorphy, as used in phylogenetic topologies. PAE reversals either represent species that have gone extinct or were missed during surveying. A non-unique synendemic represents a species distribution that is « polyendemic » (equivalent to homoplasy is phylogenetics). Parsimony reveals the best supported pattern of endemism by minimizing the number of « polyendemic » species.

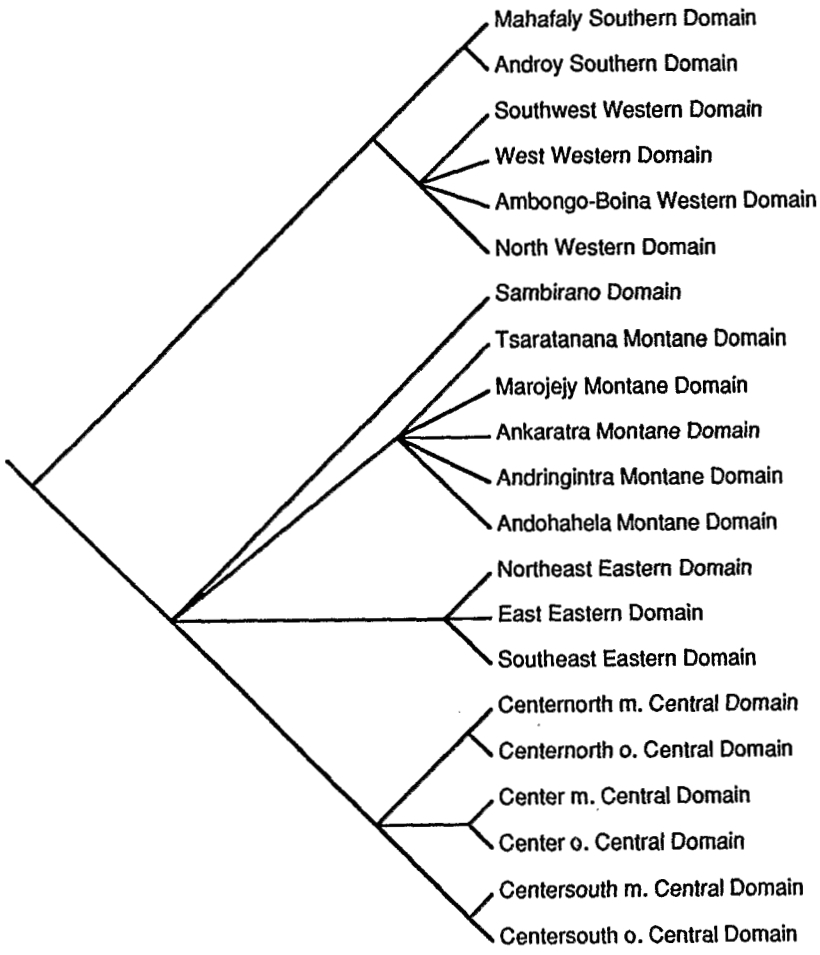


Fig. 1. HUMBERT'S (1955) phytogeographic zones of the Eastern Region of Madagascar.

METHODS

To determine the degree of congruence in patterns of vertebrate endemism, we restricted this analysis to species endemic to the eastern region of Madagascar. We selected this region based on the: 1) high species diversity in all groups; 2) high local endemism, and 3) availability of recent inventory and taxonomic data, collected by ourselves and others. Four vertebrate groups were included: amphibians, reptiles, birds, and non-volant mammals. Distributional data for each vertebrate group was obtained from our own field surveys of amphibians, reptiles, and small mammals at each survey site (see RAXWORTHY & NUSSBAUM, 1994 for survey methods) and the following sources: amphibians and reptiles (GLAW & VENCES, 1994), birds (LANGRAND, 1991; NICOLL & LANGRAND, 1989), and mammals (NICOLL & LANGRAND, 1989; MITTERMEIER *et al.*, 1994; CARLETON, 1994; MACPHEE, 1987; JENKINS, 1992, 1993; JENKINS, GOODMAN & RAXWORTHY, in press).

The twenty-six sites that have been surveyed for each vertebrate group are distributed throughout the complete elevational and latitudinal range found in Eastern

Madagascar (Fig. 2). Site coordinates are given by RAXWORTHY and NUSSBAUM (in press). To control for elevation, sites were limited to the following elevational bands: 1) 0-800 m, 2) 800-1500 m, and 3) above 1500 m (16). The elevational band for each site is indicated by either 1, 2, or 3 after the site name. These survey sites include many of the humid forest reserves in Madagascar, and, based on current deforestation trends (GREEN & SUSSMAN, 1990), are likely to be the main sites where native forest will survive in Eastern Madagascar.

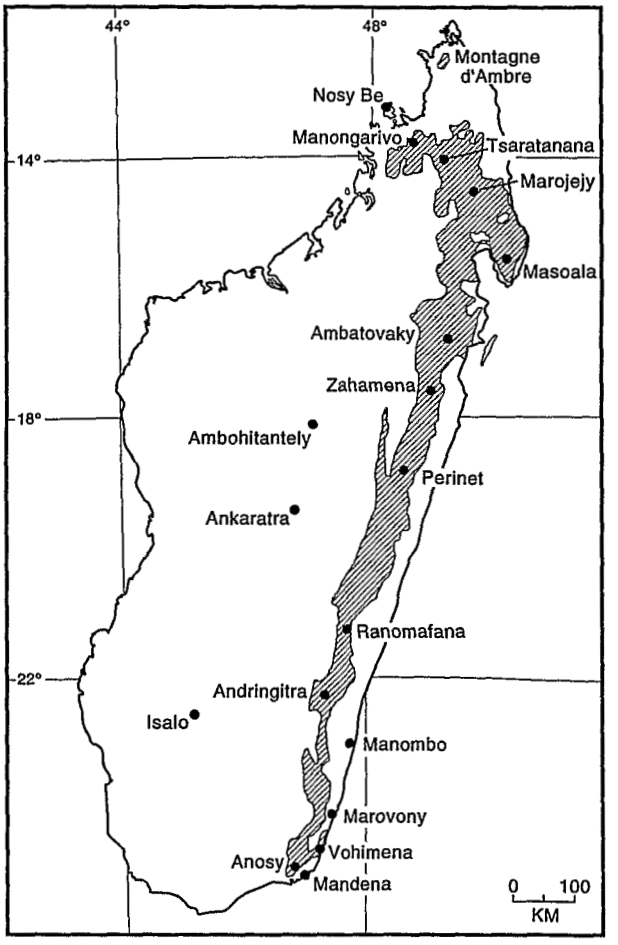


Fig. 2. Sites surveyed in the Eastern Region of Madagascar. The shaded area represents the approximate limit of the eastern rainforest belt.

Parsimony analysis of endemism was done using PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) version 3.1 (SWOFFORD, 1993) using the following options: Character-state optimization=ACCTRAN, search=HEURISTIC, with 10 replications for stepwise addition. Trees were rooted using a hypothetical outgroup area devoid of all species (see ROSEN & SMITH, 1988). No upper limit was imposed on the maximum number of trees saved. All characters were analysed unordered, without differential character weighting.

RESULTS

Table II gives the site species diversity of Eastern Madagascar endemics for each vertebrate group. The data matrix for each group consisted of: 131 species of amphibians (30 uninformative), 152 reptiles (52 uninformative), 38 birds (none uninformative), and 39 non-volant mammals (5 uninformative). Uninformative species are restricted to single sites (site endemic in this analysis) and therefore do not contribute to the PAE pattern. The data matrix used in this analysis is available from the authors.

The PAE strict consensus cladogram for each group is shown in figure 3. The statistics associated with each cladogram are given in Table III. The amphibian cladogram has four major endemic clades: Montane High Plateau, Isalo, Northwest/Tsaratanana/Ambohitantely, and the Eastern Escarpment. The reptile cladogram also has four major endemic clades: Montane High Plateau, Isalo, Northwest, and the Eastern Escarpment. By contrast, the bird and mammal cladograms are poorly resolved, which probably reflects the much lower species diversity in both these groups. Two clades shown in the bird cladogram are Tsaratanana/Andringitra and the Eastern Escarpment. Two major clades found in the mammal cladogram correspond approximately to the northern mid-elevation section of the Eastern Escarpment, and the southern low elevation section of the Eastern Escarpment.

DISCUSSION

CONGRUENCE WITHIN AND BETWEEN GROUPS

The degree of congruence exhibited by the species within the most parsimonious PAE pattern can be represented by the consistency index of FARRIS and KLUGE (1969). The consistency index for each PAE vertebrate pattern is given in Table III, and is similar for each of the four vertebrate groups (between 0.32-0.38, excluding uninformative species), with reptiles and birds being the most consistent, and mammals being the least consistent. These similar degrees of consistency demonstrate that the most parsimonious pattern of endemism is equally well supported by species within each vertebrate group.

There is a strong degree of congruence shown between the amphibian and reptile PAE cladograms. Both vertebrate groups support the recognition of the following four regions of endemism: Ambre/Northwest, Eastern Escarpment, Central High Plateau, and Isalo. The only significant difference concerns the relationship of Tsaratanana and Ambohitantely, which is placed either with the Eastern Escarpment sites (reptiles), or with the Northwest/Ambre sites (amphibians). Because the bird pattern of endemism is poorly resolved, it is largely congruent with the amphibian and reptile patterns. The most significant difference found in the bird endemism pattern is the close relationship between Tsaratanana and Andringitra. The mammal endemism cladogram is poorly resolved, and therefore is also largely congruent with the other patterns of endemism. The mammal data places Tsaratanana with other Eastern Escarpment sites, in agreement with the reptile pattern.

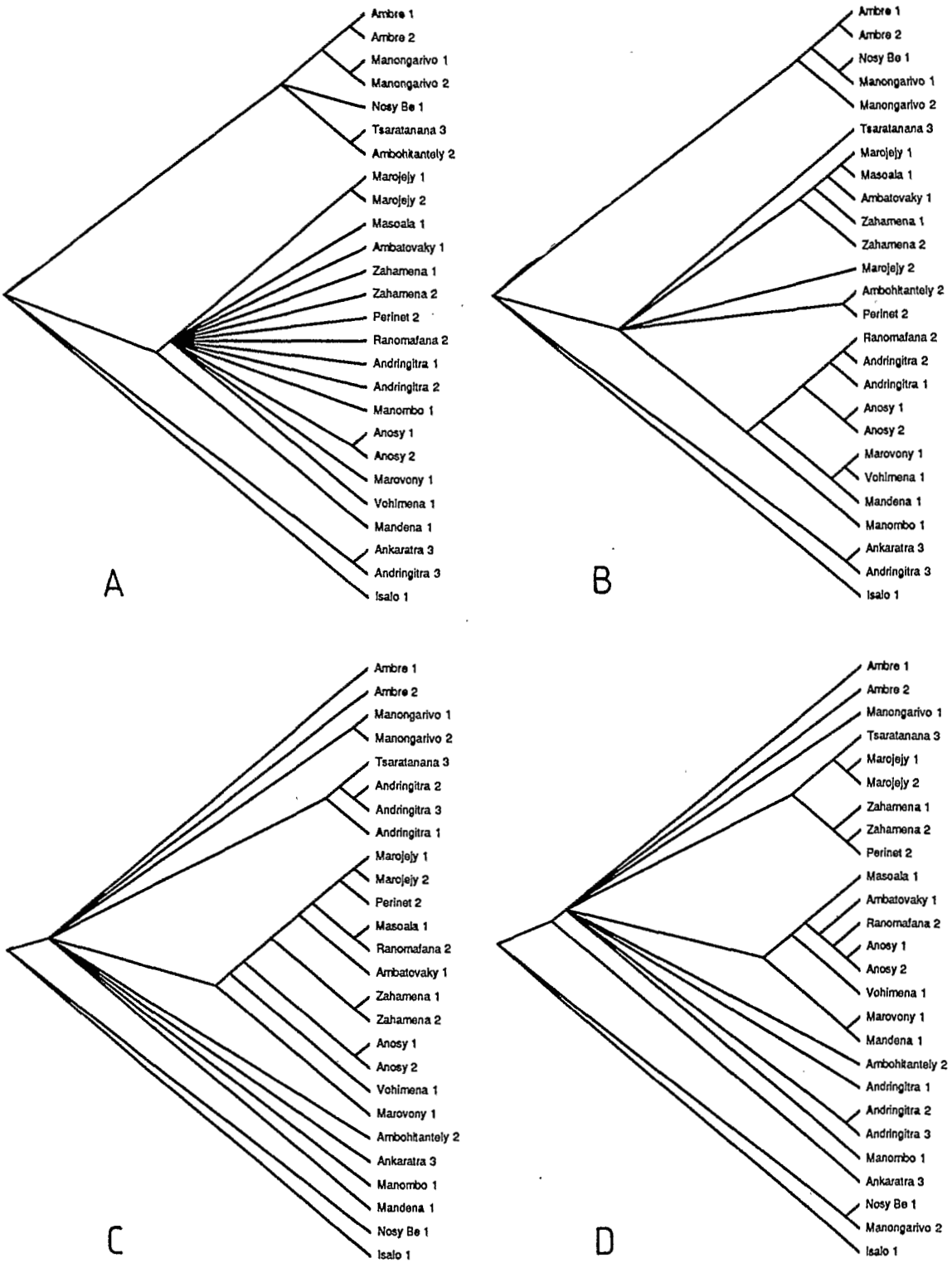


Fig. 3. Strict consensus PAE cladograms for Eastern endemic vertebrates: A) amphibians, B) reptiles, C) birds, and D) mammals.

The degree of congruence exhibited between the four vertebrate groups broadly supports the hypothesis of a common pattern of endemism. The one site that appears to be problematic is Tsaratanana, which shares regionally endemic species with the Northwest, Ambre, the Eastern Escarpment, and Andringitra.

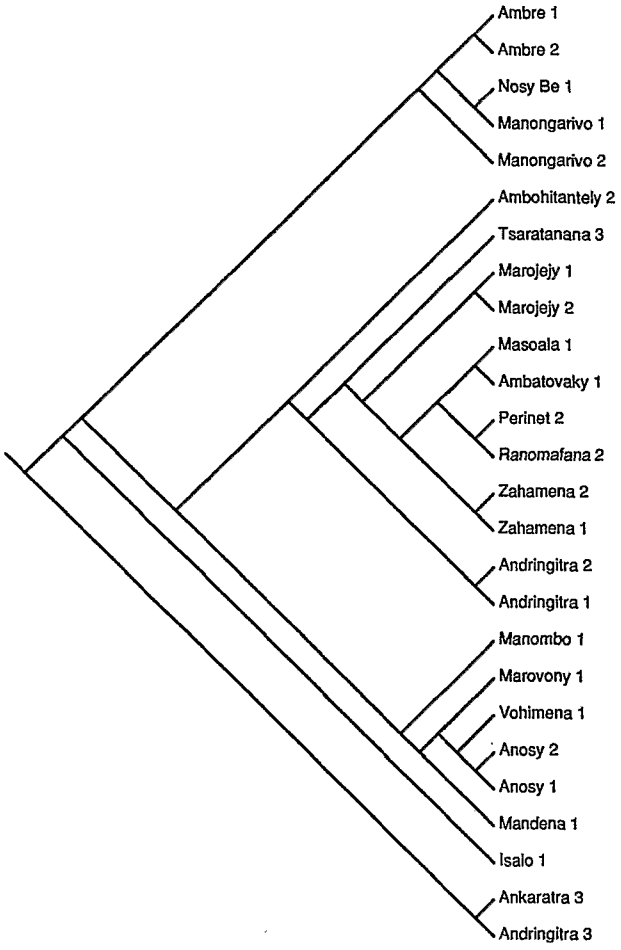


Fig. 4. Most parsimonious PAE cladogram for Eastern endemic amphibians, reptiles, birds, and non-volant mammals.

COMBINED PATTERN OF VERTEBRATE ENDEMISM

The vertebrate data set, when combined together (360 species, 87 species uninformative), gives a completely resolved PAE pattern of endemism (Fig. 4). Four major endemic regions are recognised: Montane High Plateau, Isalo, Northwest/Ambre, and the Eastern Escarpment. Within the Eastern escarpment, two endemic clades are identified: Northeast (between 14-23°S), and Southeast (between 23-25°S). The consistency index (excluding uninformative species) is 0.32 (which is within the range recorded when each vertebrate group was analyzed separately).

In order to compare the overall vertebrate pattern of endemism with each vertebrate group pattern of endemism, we compared the tree length (number of steps) of

both patterns using the distributional data for each group separately (Table III). This analysis was performed using MacClade (MADDISON & MADDISON, 1992). The percentage increases in tree length using the overall endemism pattern were: 6% (amphibians), 10% (reptiles), 14% (mammals) and 33% (birds). The bird distribution data most seriously conflicts with the overall pattern of endemism. The most obvious explanation for this type of result centres on the superior dispersal ability of birds, compared to non-volant mammals, reptiles and amphibians.

COMPARISON WITH OTHER PAE PATTERNS

Only one other Madagascan PAE study has been made to date, and is based on reptile distributions (RAXWORTHY & NUSSBAUM, in press). Although this study included additional survey sites (Ankarana, Bekakazo, Ambohijanahary, Mantady, Tolongoina) and reptile species not endemic to Eastern Madagascar, the pattern of endemism is very similar to that described above. The only difference in the regional clades is that Isalo is placed with the Northwest/Ambre/Ankarana clade based on the presence of shared species that are not endemic to Eastern Madagascar. The Consistency Index was 0.33 (excluding uninformative species), which is very similar to that found in this study.

TESTING HUMBERT'S PHYTOGEOGRAPHIC HYPOTHESIS

Figure 5 shows Humbert's phytogeographic classification of the survey sites included in this study (see Fig. 1 and Table I). The tree length for Humbert's hypothesis can be calculated using each of the vertebrate groups separately, and also all groups combined, to test how well each data set supports this hypothesis. Minimum tree lengths were calculated using MacClade, and are given in Table III.

Humbert's phytogeographic hypothesis is not supported by any of the vertebrate data sets. The percentage tree length increase using Humbert's hypothesis (compared to the most parsimonious PAE tree) is 17% (reptiles), 27% (amphibians), 39% (mammals), and 118% (birds). For every vertebrate group, the combined vertebrate PAE pattern of endemism had a shorter tree length (and therefore is better supported) than Humbert's hypothesis (Table III).

For the combined vertebrate data set, the minimum tree length of Humbert's hypothesis (1123 steps) is 21% longer than the PAE pattern (925 steps). The combined vertebrate PAE pattern is a much better supported hypothesis of endemism than Humbert's phytogeographic hypothesis. The major differences shown by the combined PAE pattern compared to Humbert's hypothesis are:

1) Tsaratanana does not show a close affinity to the other two high montane areas, Andringitra and Ankaratra.

2) Ambre and Manongarivo (above 800 m elevation) share many species with Humbert's Sambirano Domain sites (Nosy Be and Manongarivo below 800 m elevation). A close affinity between both Ambre and Manongarivo (above 800 m elevation) and Humbert's Central Domain sites (such as Marojejy, Zahamena, Ambohitantely) is not well supported.

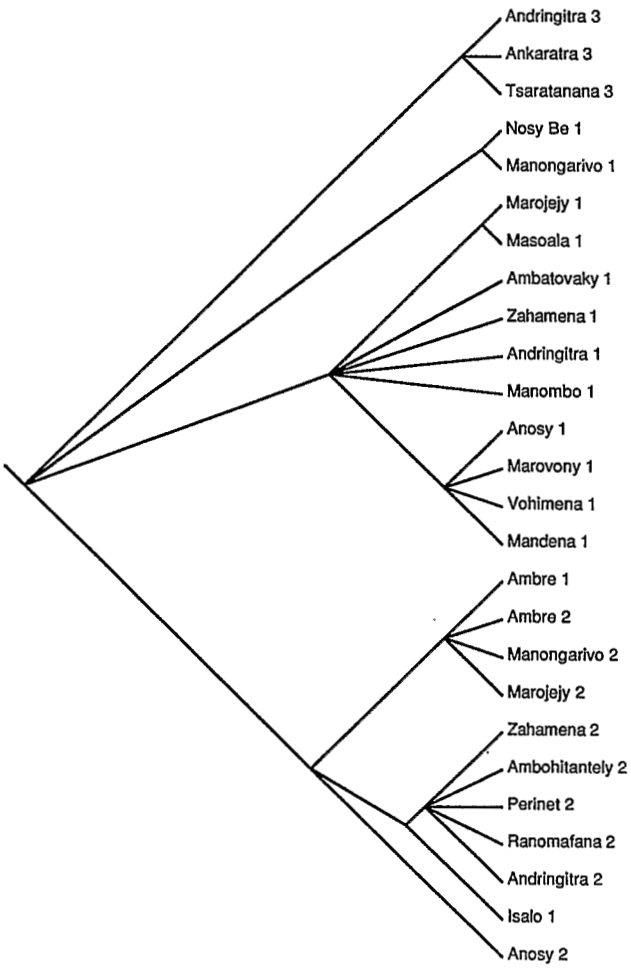


Fig. 5. Cladogram of endemism for the 26 survey sites, based on the hierarchical phytogeographic classification proposed by HUMBERT (1955).

3) Low elevation sites (below 800 m) in the Eastern Domain do not all group together. The Central Domain mid-elevation sites (800-1500 m) also do not group together. Thus, Humbert's division of the eastern escarpment rainforest into two domains, above and below 800 m, is not supported. Instead, two major clades distinguished largely by latitude are identified from the PAE results. The northern clade includes all sites between Tsaratanana and Andringitra. The southern clade includes all sites between Manombo and Mandena. This result demonstrates that latitude-based biogeographic divisions of the eastern escarpment rainforest are more important than divisions based on elevation.

4) Isalo does not group with other Central Domain sites such as Ranomafana or Andringitra.

CONCLUSIONS

Vertebrate patterns of endemism are not congruent with Humbert's phytogeographic hypothesis in Eastern Madagascar. This means either plant and vertebrate distributions are incongruent, or that Humbert's hypothesis does not accurately reflect patterns of plant endemism. The only way to address this issue will be by analyzing plant and animal distribution data together. However, Humbert's phytogeographic hypothesis can no longer be assumed as an adequate zoogeographic model. It is far more appropriate that faunal distribution patterns are analyzed independently, rather than being used to modify Humbert's hypothesis.

Patterns of endemism in amphibians, reptiles, birds, and mammals appear to be largely congruent in Eastern Madagascar, but obvious differences also exist, especially in the case of Tsaratanana. Although it is unlikely that perfect congruence will ever be found in distribution patterns for different groups, it may still be appropriate to describe a 'best-fit' pattern of regional endemism that can be used in conservation planning.

In other regions of the world, areas with high local endemism are now being ranked as sites of high conservation priority, based on the substantial evidence that recent global patterns of extinction are dominated by regions rich in endemic species (MYERS, 1988, 1990; PIMM, *et al.*, 1995). Until our understanding of patterns of endemism is complete, we will be unable to determine which species are most vulnerable to extinction in Madagascar.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was made possible with the help of Jean-Baptiste Ramanamanjato, Achille Raselimanana, Angelin and Angeluc Razafimanantsoa, and the cooperation of the Ministère de l'Enseignement Supérieur, the Ministère de la Production Animale et des Eaux et Forêts and the Ministère de la Recherche Scientifique et Technologie pour le Developpement. This research was funded in part by grants from the National Science Foundation (DEB 90 24505 and 93 22600), the National Geographic Society (5396-94), and Earthwatch. Logistic support was provided by World Wide Fund for Nature, Conservation International, and CARE.

REFERENCES

AXELIUS, B., 1991. Areas of distribution and areas of endemism. Cladistics, 7:197-199.

BLANC, C.P., 1972. Les reptiles de Madagascar et des îles voisines. *In:* R. Battistini & G. Richard-Vindard (eds.), Biogeography and ecology in Madagascar. pp. 501-614. Junk, The Hague, Netherlands.

BLOMMERS-SCHLÖSSER, R.M.A. & C.P. BLANC, 1993. Amphibiens. Faune de Madagascar, 75 (2): 385-530.

CARLETON, M.D., 1994. Systematic studies of Madagascar's endemic rodents (Muroidea: Nesomyinae): revision of the genus *Eliurus*. Am. Mus. Novitates, 3087: 1-55.

GLAW, F., & M. VENCES, 1994. A fieldguide to the amphibians and reptiles of Madagascar. Second Edition. Moss Druck, Leverkusen, Germany, 480p.

GREEN, G.M. & R.W. SUSSMAN, 1990. Deforestation history of the eastern rainforests of Madagascar from satellite images. Science, 248: 212-215.

HAROLD, A.S., & R.D. MOOI, 1994. Areas of endemism: definition and recognition criteria. Systematic Biology, 43: 261-266.

HUMBERT H., 1955. Les térritoires phytogéographiques de Madagascar. Leur cartographie. Année Biologique, 3rd serie, 31: 195-204.

JENKINS, P.D., 1992. Description of a new species of *Microgale* (Insectivora: Tenrecidae) from Eastern Madagascar. Bull. Br. Mus nat. Hist. (Zool.), 58: 53-59.

JENKINS, P.D., 1993. A new species of *Microgale* (Insectivora: Tenrecidae) from Eastern Madagascar with an unusual dentition. Am. Mus. Novitates, 3067: 1-11.

JENKINS, P.D., S.M. GOODMAN & C.J. RAXWORTHY (in press). The shrew tenrecs (*Microgale*) (Insectivora: Tenrecidae) of the humid forest on the eastern slopes of the Reserve Naturelle Integrale d'Andringitra. Fieldiana.

KLUGE, A.G. & J.S. FARRIS. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. Systematic Zoology, 18: 1-32.

LANGRAND, O. 1991. Guide to the birds of Madagascar. Yale, New Haven, 364p.

LANG, M. 1990. Phylogenetic analysis of the genus group *Tracheloptychus - Zonosaurus* (Reptilia: Gerrhosauridae), with a hypothesis of biogeographical unit relationships in Madagascar. *In*: G. Peters & R. Hutterer (eds.), Vertebrates in the tropics. pp. 261-274. Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany.

MACPHEE, R.D.E., 1987. The shrew tenrecs of Madagascar: systematic revision and holocene distribution of *Microgale* (Tenrecidae, Insectivora). Am. Mus. Novitates, 2889: 1-45.

MADDISON, W.P. & MADDISON, D.R., 1992. MacClade, Version 3. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.

MARTIN, R.D., 1972. Adaptive radiation and behaviour of the Malagasy lemurs. Philosophical Transactions of the Royal Society of London (Series B), 264: 295-352.

MITTERMEIER R.A., I. TATTERSALL, W.R. KONSTANT, D.M. MYERS & R.B. MAST, 1994. Lemurs of Madagascar. Conservation International, Washington, DC. p.356.

MORRONE, J.J., 1994. On the identification of areas of endemism. Systematic Biology, 43: 438-441.

MYERS, N., 1988. Threatened biotas: « hotspots » in tropical forests. The Environmentalist, 8: 187-208.

MYERS, N., 1990. The biodiversity challenge: expanded hot-spot analysis. The Environmentalist, 10: 243-256.

PAULIAN, R., 1961. La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. Faune de Madagascar 13: 1-442.

PIMM, S.L., G.J. RUSSELL, J.L. GITTLEMAN, & T.M. BROOKS, 1995. The future of biodiversity. Science, 269: 347-350.

RAXWORTHY, C.J., & R.A. NUSSBAUM, 1994. A rainforest survey of amphibian, reptiles and small mammals at Montagne d'Ambre, Madagascar. Biological Conservation, 69: 65-74.

RAXWORTHY, C.J., & R.A. NUSSBAUM, 1995. Systematics, speciation, and biogeography of the dwarf chameleons (*Brookesia* Gray; Reptilia; Sauria; Chamaeleontidae) of northern Madagascar. Journal of the Zoological Society of London, 235: 525-558.

RAXWORTHY, C.J., & R.A. NUSSBAUM (in press). Biogeographic patterns of reptiles in Eastern Madagascar. *In*: Natural and Human Induced Environmental Change in Madagascar. Chicago Press, Chicago.

ROSEN, B.R., 1988. From fossils to earth history: Applied historical biogeography. *In*: A. Myers & P. Giller (eds.), Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distribution. pp. 437-481. Chapman Hall, London.

ROSEN, B.R. & A.B. SMITH, 1988. Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. *In*: M.G. Audley-Charles & A. Hallam (eds.), Gondwana and Tethys. No. 37, Geological Society Special Publication. pp. 275-306. Oxford University Press, Oxford.

STOREY, M., J. J. MAHONEY, A.D. SAUNDERS, R.A. DUNCAN, S.P. KELLY & M.F. COFFIN, 1995. Timing of hot spot-related volcanism and the breakup of Madagascar and India. Science, 267: 852-855.

SWOFFORD, D. L. 1993. PAUP- Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Version 3.1. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.

Table I.- Distribution of survey sites within Humbert's (1955) phytogeographic divisions. Survey sites numbers are: 1 = Montagne d'Ambre 1, 2 = Montagne d'Ambre 2, 3 = Nosy Be 1, 4 = Manongarivo 1, 5 = Manongarivo 2, 6 = Tsaratanana 3, 7 = Marojejy 1, 8 = Marojejy 2, 9 = Masoala 1, 10 = Ambatovaky 1, 11 = Zahamena 1, 12 = Zahamena 2, 13 = Ambohitantely 2, 14 = Périnet 2, 15 = Ankaratra 3, 16 = Ranomafana 2, 17 = Andringitra 1, 18 = Andringitra 2, 19 = Andringitra 3, 20 = Isalo 1, 21 = Manombo 1; 22 = Marovony 1, 23 = Vohimena 1, 24 = Anosy 1, 25 = Anosy 2, 26 = Mandena 1. Elevation bands for each site indicated by: 1 (below 800 m), 2 (800-1500 m), or 3 (above 1500 m).

Region	Domain	Sub-domain	Sector	Survey Site
Eastern	Sambirano	Sambirano	Sambirano	3, 4
	Montane	Montane	Tsaratanana	6
			Marojejy	
			Ankaratra	15
			Andringitra	19
			Andohahela	
	Central	Centernorth	Montane	1, 2, 5, 8
			Occidental	
		Center	Montane	12, 13, 14, 16, 18
			Occidental	20
		Centersouth	Montane	25
			Occidental	
	Eastern	Eastern	Northeast	7, 9
			East	10, 11, 17, 21
			Southeast	22, 23, 24, 26
Western	Western	Western	North	
			Ambongo-Boina	
			West	
			Southwest	
	Southern	Southern	Mahafaly	
			Androy	

Table. II. Site diversity of vertebrate spécies endemic to Eastern Madagascar.

Site	Eastern endemic species diversity				
	Amphibians	Reptiles	Birds	Mammals	Total
Ambre 1	25	23	7	7	62
Ambre 2	18	22	7	5	52
Nosy Be 1	10	26	0	2	38
Manongarivo 1	20	24	4	7	55
Manongarivo 2	14	9	4	4	31
Tsaratanana 3	22	13	15	7	57
Marojejy 1	40	41	30	12	123
Marojejy 2	41	8	32	10	91
Masoala 1	28	28	20	13	89
Ambatovaky 1	37	30	18	13	98
Zahamena 1	31	29	31	25	116
Zahamena 2	36	21	19	15	91
Ambohitantely 2	17	19	4	7	47
Perinet 2	63	30	32	18	143
Ankaratra 3	13	9	4	4	30
Ranomafana 2	35	22	23	11	91
Andringitra 1	30	15	9	2	56
Andringitra 2	32	21	11	19	83
Andringitra 3	16	8	9	8	41
Manombo 1	18	12	4	3	37
Isalo 1	7	1	0	0	8
Anosy 1	34	21	21	13	89
Anosy 2	35	21	21	14	91
Vohimena 1	21	21	11	7	60
Marovony 1	19	20	11	4	54
Mandena 1	13	18	3	4	38

Table. III. Statistics for Parsimony Analysis of Endemism (PAE) in Eastern Madagascar.

Character	Vertebrate Data Set				
	Amphibians	Reptiles	Birds	Mammals	All Combined
Number of species	131	152	38	39	360
Number of informative species	101	100	38	34	273
Number of unique synendemics	25	33	12	4	74
Number of most parsimonious trees	32	14	14	28	1
Consistency Index	0.41	0.49	0.38	0.36	0.38
Consistency Index (excluding uninformative species)	0.35	0.38	0.38	0.32	0.32
Homoplasy Index	0.59	0.51	0.62	0.68	0.68
Retention Index	0.57	0.55	0.77	0.59	0.53
Number of steps in most parsimonious tree	315	304	100	110	925
Number of steps in combined taxa PAE tree[1]	333	334	133	125	925
Minimum number of steps in Humbert's hypothesis[2]	399	353	218	153	1123

1) Fig. 4; 2) Fig. 5.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 385-396

ON THE ORIGIN OF THE MALAGASY *MANTELLA*

Helmut ZIMMERMANN

Abraham-Wolf-Strasse 39, D-70597 Stuttgart, GERMANY

ABSTRACT.- The species of the genus *Mantella* have brillant colors and patterns, especially *Mantella aurantiaca,* and are active during the day. Due to these characteristics, more than 100 years ago herpetologists classified them together with the South American « dart-poison frogs » into the family Dendrobatidae. Recently, toxicologists discovered that the skin of *Mantella* contains similar toxins to those found in dendrobatid frogs. Nowadays, the Malagasy poison frogs and the neotropical dart-poison frogs belong to two separate taxa , the Mantellinae and the Dendrobatidae, geographically separated by more than 12 000 km by reason of the continental drift. FORD (1989) has studied the same phenomenon in Dendrobatidae and Arthroleptidae of Africa. Since behavioral characters are postulated to be important for reconstructing phylogeny, I will examine this hypothesis by comparing 52 characters of the Malagasy *Mantella* with the neotropical Dendrobatidae and the behavior of an outgroup of *Hyla* with regard to homology criteria. A testable phylogeny is established predominantly based on shared behavioral characters. It implies that both the frog groups *Mantella* and Dendrobatidae and probably also *Arthroleptis,* originate from a direct common ancestor which must have likely lived in Gondwanaland (Africa) before Madagascar and South America become isolated.

KEY-WORDS - Phylogeny, Ethology, Biogeography, Dendrobatid frogs, *Mantella*

RESUME.- Les espèces du genre *Mantella* sont exceptionelles parmi les grenouilles de Madagascar. Ce sont des animaux diurnes à couleur brillantes et attractives, en particulier *M. aurantiaca.* Ainsi, les herpétologues les ont classé ensemble, il y a plus d' un siècle, avec les « grenouilles à poison de flêche » d'Amérique de Sud dans la famille des Dendrobatidae. En plus, les toxicologues ont récemment découvert que la peau des *Mantella* contient des toxines similaires à celles trouvées dans les grenouilles dendrobates. Cependant les « grenouilles à poison de Madagascar » et les « grenouilles à poison de flêches » néotropicales sont actuellement classées dans deux taxa différents, le Mantellinae et le Dendrobatidae, qui sont géographiquement séparés par plus de 12 000 suite à la dérive des continents. En 1989, FORD avait étudié le même phénomène sur la Dendrobatidae et l'Arthroleptidae d' Afrique. Si on considère que les caractères comportementaux sont des facteurs importants pour reconstruire une phylogénie, une hypothèse est tentée en comparant 52 caractères des *Mantella* de Madagascar avec ceux des Dendrobatidae néotropicaux et ceux d'un groupe extérieur, le *Hyla.* L'ensemble étant basé sur des critères d' homologie. En effet, une phylogénie basée sur des caractères comportementaux communs a été établie. Ce qui suggère que, les deux groupes de grenouilles (*Mantella* et Dendrobatidae*)* et aussi probablement l'*Arthroleptis,* proviennent directement d'un ancêtre commun qui aurait vécu sur l'ancien continent gondwanien.

MOTS-CLES.- Phylogénie, Ethologie, Biogéographie, Grenouilles Dendrobatidae, *Mantella*

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

INTRODUCTION

The 14 species of *Mantella* inhabit the rain forest and wetland areas of Madagascar and are active only during the day. Most of them have brillant colours, terrestrial oviposition behavior and a terrestrial way of life. Therefore, initially *Mantella* were placed in the genus *Dendrobates* (GRANDIDIER, 1872); later in their own genus in the family Dendrobatidae (BOULENGER, 1882), later by NOBLE (1931) in the Polypedatidae (=Rhacophoridae), then in the subfamily Mantellinae of the family Ranidae (LAURENT, 1943, 1946, 1951), then as Mantellinae in the family Rhacophoridae (LIEM, 1970), once more in the family Ranidae (GUIBE, 1978; BLOMMERS-SCHLÖSSER, 1979, 1980; BUSSE, 1981) and together with *Laurentomantis* and *Mantidactylus* in the family Mantellidae (BLOMMERS-SCHLÖSSER & BLANC, 1991). A new classification of BLOMMERS-SCHLÖSSER (1993) retains only two genera, the diurnal *Mantella* and the nocturnal, very heterogeneous and numerous genus *Mantidactylus* in the subfamily Mantellinae.

The members of the poison frog family Dendrobatidae number about 160 living species. They are both terrestrial and diurnal, found in the rain forests of Central and South America and are also provided with brilliant colours like mantellas. It is hardly possible to distinguish many morphs and species externally from some *Mantella* species. Following the last taxonomy of FORD (1989) and FORD and CANNATELLA (1993) they are members of the superfamily Ranoidea. The families Dendrobatidae and Arthroleptidae form together a sister group (DUELLMAN, 1993a; FORD, 1989, 1993) in this superfamily.

It is well known since the discovery of the first dendrobatid frogs that they produce a very strong skin toxin with different compounds. Surprisingly the same toxin with many of the same compounds are found also in species of *Mantella*. Having investigated the social and reproductive behavior, it is fascinating to establish the same behavior parameters of courtship. Therefore this study will examine a phylogenetical relationship between these taxa.

MATERIAL AND METHODS

Both systematic biologists and ethologists agree that for classification not only morphological and biochemical criteria, but also behavioral characteristics should be considered (HENNIG, 1982; LORENZ, 1978; MAXON & MYERS, 1985; MAYR, 1975). Many behavioral characters are to be closely correlated with certain morphological characters (HALLIDAY & ARANO, 1991).

This study follows an investigation of ZIMMERMANN and ZIMMERMANN (1988) about behavioral, systematics and zoogeography of the formation of species groups in dart-poison frogs Dendrobatidae.

Behavioral investigations have been carried out in the laboratory and in the field during the last 22 years on 32 species of dendrobatid frogs (see above) and during the last 8 years on 6 species of *Mantella (Mantella aurantiaca, M. betsileo, M. crocea, M. madagascariensis, M. pulchra, M. viridis)*. Field observations of *Mantella aurantiaca, M. crocea, M. madagascariensis, M. pulchra* have been carried out in the Madagascar rain forest and wetland around 25 km from Andasibe (=Périnet), East Madagascar, during the months October to April from 1989-1994, field observations of *Mantella*

betsileo within and on the border of the rain forest on the island of Nosy Bohara (=Sainte Marie) in December 1989.

Observations and analysis of behavior which I document here have been carried out by protocolling, by photography, drawings from nature, and with a video camera Canon Precision-Engineered AF Zoom lens 10x Piezo. It has not been possible to make studies on *M. betsileo, M. madagascariensis, M. pulchra,* and *M. viridis* as complete as on *M. aurantiaca* and *M. crocea.*

We utilized characters that were homologous among taxa (HASZPRUNAR, 1994; REMANE, 1952; RIEDL, 1975; RIEGER & TYLER, 1975, 1985; TYLER, 1988; *In:* W. WIESER ed.1994). For more clearness in comparison the 8 dendrobatid species groups (=32 species) in ZIMMERMANN and ZIMMERMANN (1988) are compressed to 4 similar groups and compared with the *Mantella* group. As an outgroup with well-described social and courtship behavior, two neotropical frog species *Hyla rosenbergi* and *Hyla faber* (KLUGE, 1981; MARTINS & HADDAD, 1988) are compared with the other frog groups (the sound analysis will be dealt within another study).

The parameters are listed as the occurrence of characters of the species groups from bottom to top . This method of « shared characteristics » or « graduated similarity » gives a first survey of the total 52 patterns from 32 species of Dendrobatidae (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN, 1988), 8 species of *Mantella* (this work) and 2 species of *Hyla* (KLUGE, 1981; MARTINS & HADDAD, 1988).

A schematic representation of a complex stimulus-reaction chain during courtship behavior are drawn according to photos from two species groups, the *Phyllobates terribilis* group, and the *Mantella aurantiaca* group, and a photo documentation of the non-amplexus mating of *Mantella aurantiaca.*

Because toxicologists have found the same alkaloids in dendrobatids and mantellas I will refer to these similar frog toxins, *e.g.* pumiliotoxin B, which is found in the skin of both, *Dendrobates pumilio* and *Mantella aurantiaca.*

Figure 1 shows the configuration of Africa, Madagascar and South America in the earliest Cretaceous (100 -140 MYA). At that time, South America and Madagascar were isolated from Gondwana and had drifted in the East-West direction. Figure 1 also shows the modern configuration of the continents and the island of Madagascar with registration of the distribution of dendrobatids and mantellas and their enormous radiation.

RESULTS

It is quite natural that single or several « similar » characters of behavior or other patterns are shown by many frog species. In contrast the appearance of the same feature in dendrobatids and *Mantella* frogs is extraordinary in many ways as illustrated below:

1. Both dendrobatids and mantellas have the ability of producing the same skin poison, alkaloids. This nerve toxin induces an alteration in the channels of the « end-plate ». One of these toxin compounds, Batrachotoxin, is the most potent non-protein toxin in nature, stronger than curare. The frogs of the *Dendrobates histrionicus* group and the *Mantella* group produce less strong alkaloids. Pumiliotoxin from the skin of

Mantella aurantiaca and *Dendrobates pumilio* are never found in non-dendrobatid frog species. (DALY *et al.*, 1984; MYERS & DALY, 1983).

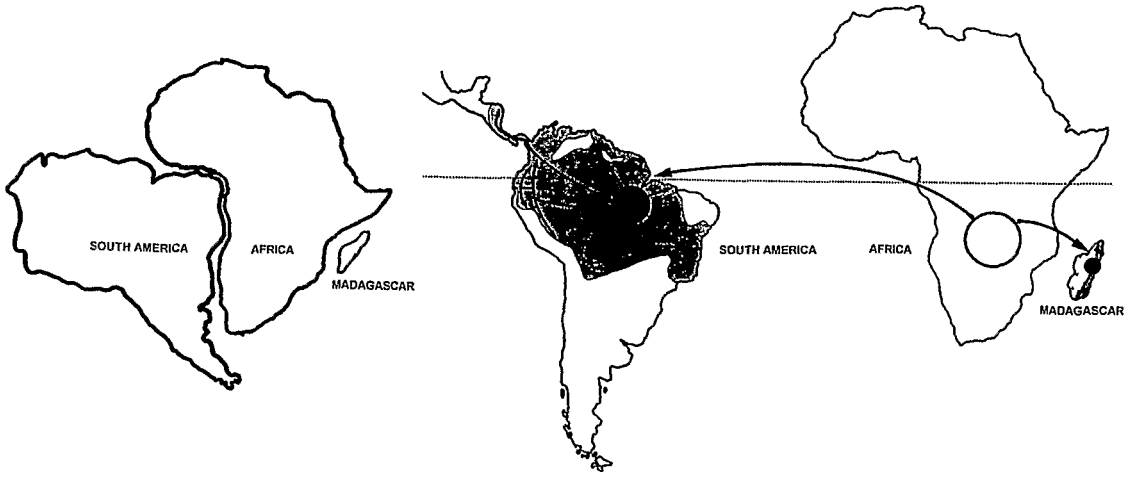


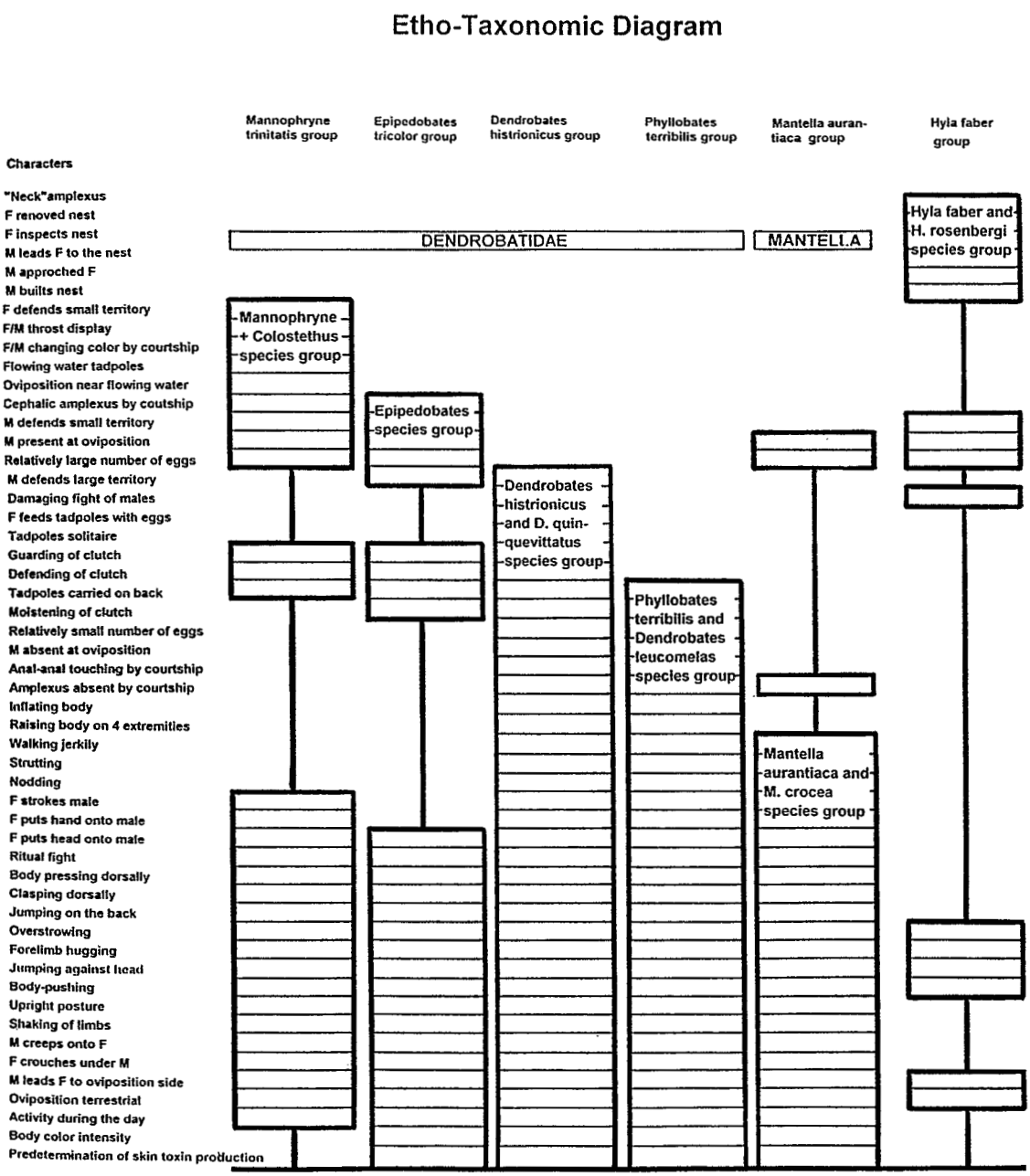
Fig. 1. The configuration of Africa, Madagascar, and South America in the earliest Cretaceous (left) by PINDELL *et al.*, and the modern configuration with registration of the dispersal of *Dendrobatidae* (left) and *Mantella* (right).

2. The similarity of body colors or body patterns are widespread among frogs. But the similarity in colors and patterns of the morphs of the poison-dart frogs *Dendrobates* and the Malagasy poison frogs *Mantellas* is surprising, *e.g.*, the Malagasy golden frog, *Mantella aurantiaca,* looks similar to the red morph of *Dendrobates histrionicus* (Ecuador), or *Dendrobates pumilio* (Costa Rica); the same red-black body patterns are found in morphs of both *Mantella cowani* and *Dendrobates histrionicus* of Colombia.

3. A single similar character such as terrestrial oviposition or the diurnal activity is not unusual. The remarkable thing is the great number of the similar courtship behavior features displayed in both frog taxa. The same movements in action and reaction between males and females during mating can found in the stimulus reaction chain during courtship, *e.g.*, in the mating behavior of the *Phyllobates-Dendrobates* groups and the *Mantella* group (Fig. 2).

4. Different amplexus patterns are usual in frog behavior. In all investigated dendrobatid species and *Mantella* species, amplexus appears during the struggle behavior of male-male or female-female interactions . But I have never observed an amplexus during courtship in any species of the *Dendrobates histrionicus* group, the *Phyllobates terribilis* group, or the *Mantella aurantiaca* group (see latest phase of mating in *Mantella aurantiaca* , photo of one female with two males, Fig. 3).

Table I. Etho-Taxonomic Diagram: Different degrees of similarities in specific behavior characters are used to indicate relationships among species groups.



5. The Etho-Taxonomic Diagram (Table I) contains altogether 52 employable parameters of 6 species groups. It presents a comparison of the similar 26 characters of *Dendrobatidae* and *Mantella,* 24 alone in the *Mantella aurantiaca* species group, in the *Dendrobates histrionicus* group and in the *Phyllobates terribilis* group. It gives us a basic idea of the phylogenetical relationship among members of the *Mantella* group and

the 4 dendrobatid groups by the degree of similar behaivioral traits. Remarkable is that 24 character states form a circle of the courtship behavior alone but not of the circle « territoriality » nor of « brood care behavior ».

6. Comparative investigations in frog behavior are rather rare or incomplete in non-dendrobatid frogs.

Therefore I shall select as an outgroup an exceptionelly well-studied frog group of neotropical *Hyla,* the *Hyla faber* group (KLUGE, 1981; MARTINS & HADDAD, 1988) for comparison. Although these frogs show terrestrial oviposition, the comparison demonstrates only 6 of the common 24 characters of the *Mantella* and dendrobatid groups (Table I).

Hence, the diagram demonstrates the high level of common behavioral characters of the dendrobatids and the *Mantella* groups in contrast to the *Hyla faber* group.

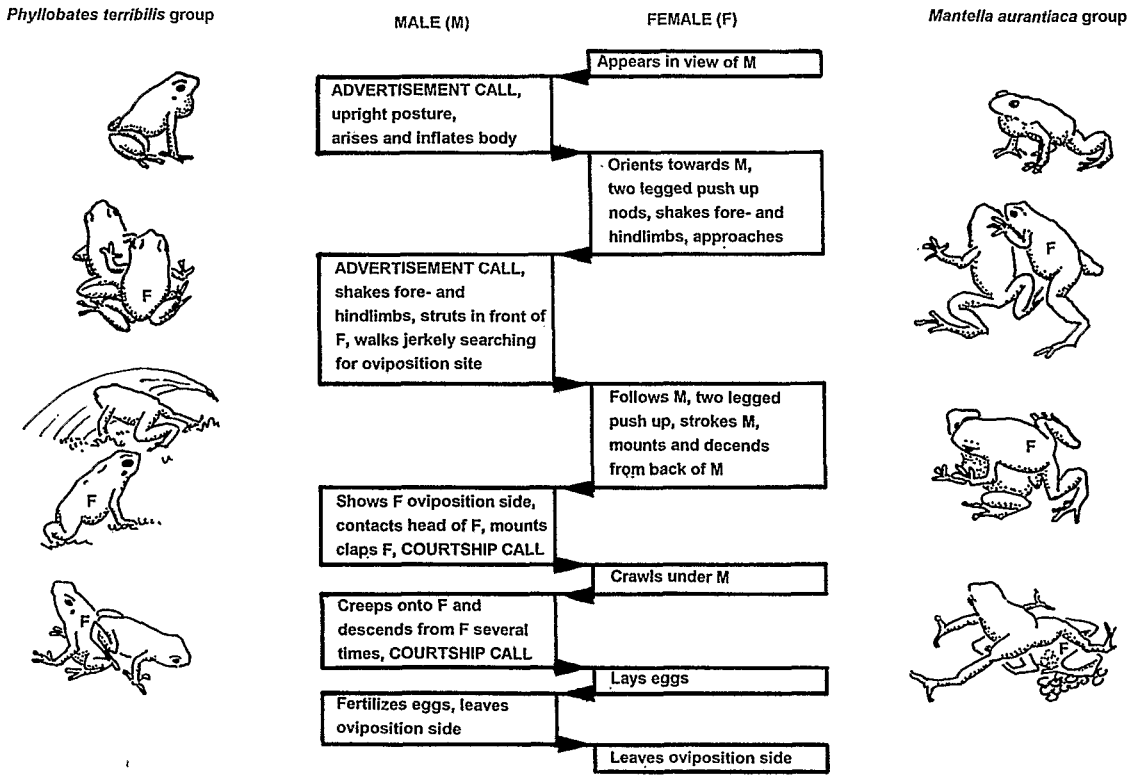


Fig. 2. Stimulus reaction chain during courtship of *Phyllobates terribilis* (left) and *Mantella aurantiaca* (right).

DISCUSSION

DUELLMAN and TRUEB (1986) have confirmed that the « higher taxonomy of anurans is not well established and the placement of some genera and subfamilies has shifted from one family to another » (see introduction). Also the question of classification and phylogenetical relationship between *Mantella* and dendrobatids is very old. BUSSE (1981) supposed that the similarities in dendrobatids and mantellas are to be considered as a convergence phenomenon, because of external morphological features such as colors and patterns in both taxa, but he does not explain this phenomenon explicitly. Due to the similarity of many features, appearance, habits and coloration of mantellas and dendrobatids, GLAW and VENCES (1993) state the genus *Mantella* exhibits a « high level of convergence ».

A comparison of osteological characters between these groups would be helpful. Also, no fossils are known from either taxa (DUELLMAN & TRUEB, 1986; DUELLMAN, 1993a). Tadpole morphology has not been studied in any of these species , and it may be that comparative data on these frog species for a phylogenetic approach are less useful given the enormous variability in the environment (STARRLETT, 1973) *e.g. Mantella laevigata* larvae are found in tree holes (GLAW & VENCES, 1994), *Mantella aurantiaca* in wetlands and swamps (ARNOULT, 1965; ZIMMERMANN *et al.*, 1994), *Mantella madagascariensis* near rivulets (ZIMMERMANN *et al.*, 1990), *Dendrobates histrionicus, Dendrobates quinquevittatus* in bromeliads (ZIMMERMANN, 1989) and *Epipedobates boulengeri* near flowing water (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN, 1988).

Similar difficulties appear when using bioacoustic patterns alone for relating species separated by great distances or different habitats like dendrobatids and mantellas. Only when considering a limited number of taxa and using biochemical and morphological data (COCROFT & RYAN, 1995) and ethological patterns do answers on phylogenetic questions become evident.

Frogs of both the dendrobatid and *Mantella* taxa are provided oddly enough with the same skin toxin (DALY *et al.*, 1984). Research in toxicology suggests that the common occurrence of alkoloids provides an evolutionary perspective on the genera *Dendrobates* and *Phyllobates* (MYERS, 1983). Nevertheless, the occurence of the same toxins in dendrobatids and mantellas are treated as convergent (DALY *et al.*, 1984).

Ethological research has been carried out with many species of *Dendrobatidae* (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN, 1988, *in lit.*) and *Mantella* (ARNOULT, 1965; ZIMMERMANN, 1992; ZIMMERMANN & ZIMMERMANN, 1992, 1994). Such studies in living animals are very complex and time-consuming (HENNIG, 1982). Some hardships include animal dying during the experiments, the difficulty of making field observations in natural habitats such as swamps or rainforest canopies or even in laboratories with inadequate conditions. But these studies can give us insight in the foundation of systematics, and the nature of many characters themselves (TRUEB, 1973).

Often ethological studies lack in the differentation the weighing parameters of behavior for phylogenetical use. The homology criteria demands that the applied characters should have only little adaptive value, *e.g.* behavior parameters of the circle « territoriality » or « brood care » show many adaptive characters and are not very valuable for phylogenetic use. On the other hand the characters of courtship behavior are more independent of environment influence, *e.g.* the clasping position of the male in mating behavior (NUSSBAUM, 1984) and their characters have great value for systematics

and phylogenetics (MAYR, 1975), especially by using consequential series of mating patterns in many species (HENNIG, 1982).



Fig. 3. Males of *Mantella aurantiaca* show no amplexus during mating (here 2 males and 1 female)

New studies of classification of Dendrobatidae (FORD, 1993; FORD & CANNATELLA, 1993; based on GRIFFITHS,1959,1963 and DUELLMAN & TRUEB, 1986) are both a demonstration of the ranid hypothesis for dendrobatids and a reference to the affinities to another frog taxon from another continent: to the *Arthroleptidae* from Africa. Many common morphological characters show that *Arthroleptidae* and *Dendrobatidae* are sister groups. Unfortunately, there is less information in recent literature about behavioral parameters of *Arthroleptis* (PASSMORE & LARRUTERS, 1979; STEWART, 1976; WAGER, 1965) comparing *Arthroleptis* with *Mantella* and *Dendrobates* behavior. But these are indications of great interest in the relationship between anuran taxa of Africa and South America.

Since the acceptance of the continental drift theory, the relationship of many taxa has been explainable and confirmed, for example, the Malagasy reptiles *Oplurus, Chalarodon* with the iguanids of the New World or the *Acranthophis* and *Sanzinia* of Madagascar and the neotropic boids (BRIGGS, 1987). Only studies of phylogenetic relationships are missing. DUELLMAN and TRUEB (1986) explain that ranids consisted of ranines and the stock that gave rise to the mantellines were present in Gondwanaland at the time of the separation of Madagascar about 140 million years ago.

Additionally, see BLOMMERS-SCHLÖSSER and BLANC (1993) « L'ouverture du canal de Mozambique et d'Océan Indien nord-occidental a dû isoler une partie du stock originel des Mantellidae. Leurs descendants se sont éteints en Afrique; ils ont donné à Madagascar, une de plus riches radiations adaptive de toute la faune des Amphibiens. »

CONCLUSION

Research of today spreads rapidly. Since the appearence of Amphibian Species of the World in 1985, 519 new amphibian species (DUELLMAN, 1993b) have been identified as of 1993. By the latest indications, dendrobatids, arthroleptide and mantellas are closely related; they could be considered as sister groups with a common ancestor of the *Ranoidea* stock that arose in Gondwanaland. Additional investigations, especially DNA-analysis, are needed to confirm this hypothesis.

ACKNOWLEDGEMENTS

Thanks for many years of cooperation in behavior studies of dendrobatids to Elke Zimmermann, Deutsches Primatenzentrum Göttingen; for polishing the English Mark-Tell Schneider, University of Stuttgart; for suggestions and corrections Peter Narins, University of California, Los Angeles; for translating the Abstract into French Nasolo Rakotoarison, Parc Tsimbazaza, Antananarivo; for their kind collaboration the Malagasy authorities; for partial financial support of the field studies in Ecuador the Deutsche Forschungsgemeinschaft, Bonn and in Madagascar the Bundesverband für fachgerechten Natur- und Artenschutz, Hambrücken.

REFERENCES

ARNOULT, J., 1966. Contribution à l'étude des batraciens de Madagascar. Ecologie et développement de *Mantella aurantiaca* Mocquard 1900. Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, 2.37(6):931-940.

BLOMMERS-SCHLÖSSER, R.M.A., 1993. Systematic relationships of the Mantellinae Laurent 1946 (Anura, Ranoidea). Ethol. Ecol., Evolution, 5:199-218.

BLOMMERS-SCHLÖSSER, R.M.A. & C.P. BLANC. 1993. Faune de Madagascar. Amphibiens. Mus. natn. Hist. nat. Paris, 75(2):385-530.

BOULENGER, G.A., 1882. Catalogue of the Batrachia *Salienta s. caudata* in the Collection of the British Museum, (2nd ed.):xvi+503p. Trustees Brit. Mus., London.

BRIGGS, J.C., 1987. Biogeography and plate tectonics. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo, 204 p..

BUSSE, K., 1981. Revision der Farbmuster-Variabilität in der madagassischen Gattung *Mantella* (Salienta:Ranidae). Amph.-Rept., 2:23-42.

COCROFT, R.B. & M.J. RYAN, 1995. Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. Anim. Behav., 49:283-303.

DALY, J.W., R.J. HIGHET & C.W. MYERS, 1984. Occurrence of skin alkaloids in non-dendrobatid frogs from Brazil (Bufonidae), Australia (Myobatrachidae), and Madagascar (Mantellinae). Toxicon, 22 (6):905-919.

DUELLMAN, W.E., 1993a. Amphibians in Africa and South America: Evolutionary history and ecological comparisons. *In:* P. Goldblatt (ed.), Biological relationships between Africa and South America.pp.201-243, Yale University Press, New Haven, London.

DUELLMAN, W.E., 1993b. Amphibian species of the world: Additions and corrections. The University of Kansas, Lawrence, 372p.

DUELLMAN, W.E.& L. TRUEB, 1986. Biology of amphibians. McGraw-Hill Book Company, New York, St. Louis, San Francisco, 670p.

FORD, L.S., 1989. The phylogenetic position of poison-dart frogs (Dendrobatidae): Reassessment of the neobatrachian phylogeny with commentary on complex character systems. Ph.D. Dissertation, The University of Kansas, Lawrence, Kansas.

FORD, L.S., 1993. The phylogenetic position of the dart-poison frogs (Dendrobatidae) among anurans: an examination of the competing hypotheses and their characters. Ethol. Ecol.& Evol., 5:219-231.

FORD, L.S. & D.C. CANNATELLA, 1993. The major clades of frogs. Herpetol. Monogr., 7:94-117.

GLAW, F.& M. VENCES, 1994. A fieldguide to the amphibians and reptiles of Madagascar. M.Vences & F.Glaw Verlags GbR. Köln. 480p.

GRANDIDIER, M.A., 1872. Description de quelques reptiles nouveaux, découverts à Madagascar en 1870. Annals. Sci. nat. (Zool.), (5)15 art, 20:6-11.

GRIFFITHS, I., 1959. The phylogenetic status of the Sooglossinae. Ann. Mag. Nat. Hist., 2:626-640.

GRIFFITHS, I., 1963. The phylogenie of the salienta. Biolog. Review., 38:241-292.

GUIBE, J.,1978. Les batraciens de Madagascar. Bonner zool. Monogr.,11. 141p.

HALLIDAY, T.& B. ARANO, 1991. Resolving the phylogeny of the European newts. TREE, 6(4):113-117.

HASZPRUNAR, G., 1994. Ursprung und Stabilität tierischer Baupläne. *In:* W. Wieser (ed.). Die Evolution der Evolutionstheorie. pp: 129-154. Spektrum Akadem. Verlag, Heidelberg, Berlin, Oxford.

HENNIG. W., 1982. Phylogenetische Systematik. Verlag Paul Parey, Berlin, Hamburg, 246p.

KLUGE, A.G., 1981. The life history, social organisation, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog. Misc. Pub. Mus .Zool. Univ. Michigan., Nr.160:1-170.

LAURENT, R.F., 1943. Contribution à l'ostéologie et la systématique des Rhacophoridés non-africains. Bull. Mus. r. Hist. nat. Belgique, 19(28):1-16.

LAURENT, R.F., 1946. Mise au point de la taxonomie des Ranidés. Rev. Zool. Bot. afric., 39(4):336-338.

LAURENT, R.F., 1951. Sur la necessité de supprimer la famille des Rhacophoridae mais de créer celle des Hyperoliidae. Rev. Zool. Bot. afric., 45(1):116-122.

LIEM, S.S., 1970. The morphology, systematics and evolution of the Old World tree frogs (Rhacophoridae and Hyperoliidae). Fieldiana Zool., 57:1-145.

LORENZ, K., 1978. Vergleichende Verhaltensforschung. Springer Verlag, Berlin, New York, 307p.

MARTINS, M. & C.F.B. HADDAD, 1988. Vocalizations and reproductive behaviour in the Smith frog, *Hyla faber* Wied (Amphibia:Hylidae). Amph. Rept., 9:49-60.

MAXON, L.R. & C.W. MYERS, 1985. Albumin evolution in tropical poison frogs (Dendrobatidae): A preliminary report. Biotropica, 17(1):50-56.

MAYR, E., 1975. Grundlagen der zoologischen Systematik. Parey, Hamburg, Berlin, 370p.

MYERS, C.W. & J.W. DALY, 1983. Dart poison frogs. Scientific american, 248(2):120-133.

NUSSBAUM,R.A., 1984. Amphibians of the Seychelles. *In:* D.R. Stoddart (ed.). Biogeography and ecology of the Seychelles Islands. pp: 379-415. Dr.W. Junk Publishers. The Hague, Boston, Lancaster.

NOBLE, G.K., 1931. The biology of amphibians. McGraw-Hill Book Company. New York.

PASSMORE, N.I. & V.C. CARRUTHERS, 1979. South African frogs. Witwatersrand University press, Johannesburg, 270p.

REMANE, A., 1952. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Akad. Verlagsges. Geest & Portig, Leipzig, 400p.

RIEDL, R., 1975. Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution. Parey, Hamburg, Berlin, 300p.

RIEGER, R.M. & S. TYLER, 1979. The homology theorem in ultra-structure research. Amer. Zool., 19:655-664.

STARRETT, P.H., 1973. Evolutionary patterns in larval morphology. *In:* J.L.Vial (ed.). Evolutionary biology of the anurans, pp.251-271. Univ. Missouri Press, Columbia.

STEWART, M.M., 1976. Amphibians of Malawi. State Univ.New York Press, New York. 163p.

TRUEB, L., 1973. Bones, frogs, and evolution. *In:* J.L.Vial (ed.). Evolutionary biology of the anurans. pp.65-172. Univ. Missouri Press, Columbia.

WAGER, V.A., 1965. The frogs of South Africa. Purnell & Sons (S.A.) PTY. LTD. Cape Town, Johannesburg, 242 p.

ZIMMERMANN, E. & H. ZIMMERMANN, 1994. Reproductive strategies, breeding, and conservation of tropical frogs: Dart-poison frogs and Malagasy poison frogs. *In:* J.B. Murphy, K.Adler & J.T. Collins (eds.). Captive management and conservation in amphibians and reptiles. pp.255-266. SSAR Symposia, Pennsylvania State Univ., Ithaca, N.Y.

ZIMMERMANN, H., 1989. Conservation studies on the dart poison-frogs *Dendrobatidae* in the field and in captivity. *In:* P.J.S. Olney & P. Ellis (eds.). Int. Zoo Yb.28. pp.31-44. The Zool. Society of London.

ZIMMERMANN, H., 1992. Nachzucht und Schutz von *Mantella crocea, Mantella viridis* und vom madagassischen Goldfröschchen *Mantella aurantiaca*. Z. Kölner Zoo., 35(4):165-171.

ZIMMERMANN, H. & E. ZIMMERMANN, 1988. Etho-Taxonomie und zoogeographische Artengruppenbildung bei Pfeilgiftfröschen (Anura: Dendrobatidae). Salamandra, 24(2-3):125-160.

ZIMMERMANN, H. & E. ZIMMERMANN, 1992. Artendiversität der Herpetofauna von Madagaskar. *In:* A. Bittner (ed.). Madagaskar - Mensch und Natur im Konflikt., pp.79-113. Birkhäuser Verlag, Basel, Boston, Berlin.

ZIMMERMANN, H., E. ZIMMERMANN & P. ZIMMERMANN, 1990. Feldstudien im Biotop vom Goldfröschchen, *Mantella aurantiaca,* im tropischen Regenwald Ost-Madagaskars. Herpetofauna, 64(12):21-24.

ZIMMERMANN, H., S. HETZ & P. ZIMMERMANN, 1994. Das Goldfröschchen, *Mantella aurantiaca,* sein Lebensraum und Konzeptionen zu seiner Arterhaltung. *In:* H.-J. Herrmann & H. Zimmermann (eds.). Beiträge zur Biologie der Anuren. pp: 30-55, 182-183. Zimmermann & Herrmann GbR, Stuttgart.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 397-402

SEASONAL VARIATIONS OF THE AMPHIBIAN COMMUNITIES IN TWO RAINFORESTS OF MADAGASCAR [1]

Franco ANDREONE

Museo Regionale di Scienze Naturali, Sezione di Zoologia, Via G. Giolitti, 36, 10123 Torino, ITALY - *Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza, Département Faune, BP 4096, Antananarivo 101,* MADAGASCAR

ABSTRACT .- Field surveys in different seasonal periods were carried out on the amphibians of two Malagasy protected areas: Ranomafana (National Park) and Andohahela (Strict Nature Reserve, Parcel 1). These rainforests are featured by different climates, the former by rainy precipitations throughout the year, the latter by rain-dry alternance. The 24 amphibians considered at Ranomafana are more abundant during the warmest months, showing different reproductive strategies and a narrow temporal-spatial niche partitioning. At Andohahela only a few of the 16 species considered (*e.g. Mantidactylus boulengeri*, *M. betsileanus*) were found in high concentrations. Some others (*e.g. Mantidactylus lugubris*, *M. microtympanum*) were abundant along streams, or found with very few individuals (*e.g. Plethodontohyla bipunctata*, *Mantidactylus* cf. *peraccae*). As a general rule, in both the studied areas, the *K*-oriented species depend closely on the microhabitat stability, while the *r*-oriented species are more adaptable and can be found in relatively high concentrations throughout the seasons.

KEY WORDS.- Madagascar, Amphibians, Rainforests, Seasonal abundance

RESUME .- Des recherches ont été conduites sur les amphibiens dans deux aires protégées de Madagascar, le Parc National de Ranomafana et la Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela (Parcelle 1). Ces forêts sont caracterisées par des climats différents, la premiere avec de fortes précipitations pendant toute l'anné, la deuxième avec une alternance sécheresse-pluie. Les 24 amphibiens de la forêt primaire de Ranomafana sont plus abondants pendant les mois les plus chauds, ont des stratégies de reproduction differentiés et une étroite niche écologique tempo-spatiale. A Andohahela sur les 16 espèces considerées seules deux d'entre elles présentent de fortes concentrations: *Mantidactylus boulengeri* et *M. betsileanus*. D'autres, comme *Mantidactylus lugubris* et *M. microtympanum,* sont abondantes près des fleuves et ruisseaux, alors que *Plethodontohyla bipunctata* et *Mantidactylus* cf. *peraccae,* ont été trouvées en petits nombres. En règle générale, les espèces à stratégie *K* sont trés dépendantes de la stabilité du microhabitat, tandis que les espèces *r* ont une plus grande capacité d'adaptation et peuvent être observées en grandes concentrations pendant toute l'année.

MOTS CLES.- Madagascar, Amphibiens, Forêts pluviales, Abundance saisonale

[1] Project for the Study and Conservation of Madagascar Amphibians (*Tetik'asa ho Fianarana sy Fikajiana ny Sahona Malagasy*)

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

INTRODUCTION

Although the rainforests, once distributed almost continuously along the eastern coast of Madagascar, are now highly fragmented, they are still the habitats of great part of the diversified Malagasy batrachofauna. In the « Grande Ile » a large number of anurans is present, with about 200 species presently known, but with many others discovered and described each year. Anyway, as often happens in insular faunas, such a specific richness is accompanied by a substantial poorness of families: only three families (Hyperoliidae, Microhylidae and Ranidae, sensu BLOMMERS-SCHLÖSSER, 1993) can be found in this island-continent, lacking many other groups, present elsewhere (*e.g.* Gymnophiones, Bufonidae). Because amphibians are said to be declining all around the World and sensitive to habitat alterations (BLAUSTEIN & WAKE, 1990), a particular attention should be deserved to variations and fluctuations in natural populations. Rainforests are the ideal habitat to make such an analysis, since, albeit usually considered stable, they are currently suffering a decline in amphibian abundance, and sometimes also the possible extinction of some species (see CRUMP *et al.*, 1992). A preliminary work was yet carried out at Ranomafana (ANDREONE, 1994), focusing on the effects of the habitat alteration. In this paper the amphibian community of another rainforest (Andohahela) is studied and compared to that of Ranomafana.

MATERIALS AND METHODS

Study sites

The Ranomafana National Park (21°16'S, 47°28'E) is situated at 800-1200 m a.s.l. and have a temperature range from 3.0° to 35.1° C (NICOLL & LANGRAND, 1989). The rainfall is distributed with about 200 days a year, the maximum in January and the minimum in October. Field surveys were made in December 1991 and August 1992. The survey site within the Andohahela Strict Nature Reserve, Parcel 1 (24°42'S, 46°11'E), is located from 380 to 600 m a.s.l. Compared to Ranomafana it shows a quite marked seasonality, with « rainy » warmest months (October- February) and « dry » coldest months (March-September). Field surveys were made in April and November 1994.

Survey methods

The searching consisted mainly of localization of specimens after examination of refuges. Field work occupied about 50 hours each month, the time being divided almost equally between day and by night. Species identification was based upon the keys provided by GLAW and VENCES (1994). Voucher specimens are conserved in the herpetological collections of the Museo Regionale di Scienze Naturali (Torino) and the Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza (Antananarivo).

Habitat and species categorisation

The comparisons were made only in relatively undisturbed habitats, thus excluding part of the results formerly reported by ANDREONE (1994). As far as habitat preferences are concerned, the following categories were recognized throughout day and nightime (see table I): T, « terrestrial species » (non-arboreal and aquatic amphibians, living along and within forest streams or in still water), and A, « arboreal species » (low-arboreal frogs, climbing up the forest layers to 1-2 m of elevation; high-arboreal species, which live usually on higher trees). When a species exhibited a « mixed » habitat preference it has been reported the most frequently observed habitat choice (*e.g. Mantidactylus boulengeri*, that is terrestrial for most of the time, but may climb on shrubs and small trees during nightime to intonate its reproductive call, is defined as terrestrial). Abundance indices (AI) (referring to the survey in the whole area) were coded for each species in each habitat: **0**, apparently absent; **1**, $n < 5$; **2**, $n = 5\text{-}10$; **3**, $n = 10\text{-}20$; **4**, $n > 20$. The average abundance index (AAI) was obtained dividing the sum of the AIs for all the species in a given period by the relative total number of species. Species utilised for the abundance estimation are reported in Tab. I. In this operation the highly cryptic and arboreal species, which can be located mainly by call haring and hardly to be found only by sight, were excluded. In fact, their AI would be underestimate if they do not call, and overestimate in the case of active calling. This is true especially for treefrogs of the *Boophis luteus* group (*e.g. B. albipunctatus, B. andohahela, B. elenae, B. luteus* and *B. sibilans*), for *Boophis difficilis* (at Andohahela) and for arboreal *Mantidactylus* species, such as *M. aglavei* (at Ranomafana). On the other hand, some species (*e.g. Mantidactylus betsileanus)* considered as « disturbed forest - oriented » in a former work on Ranomafana (ANDREONE, 1994) are here included, since they were found in the almost unaltered area at Andohahela. *Mantidactylus femoralis*, quoted by ANDREONE (1994) was not considered in the abundance index of Ranomafana, due to the taxonomic uncertainty of this population.

RESULTS

At Ranomafana 40 species were preliminarily found (see ANDREONE, 1994), while at Andohahela 24 species (ANDREONE & RANDRIAMAHAZO, in prep.). Of these 24 (Ranomafana) and 16 species (Andohahela) were considered for the ecological analyses and comparisons. The community composition of Ranomafana amphibians varied throughout the periods, since 24 species (100%) were found in December and only 16 (66.6%) in August; all the species found in August were also found in December. The faunal composition and abundance index change significantly between December and August (Wilcoxon test, $p = 0.009$). The AAI is significantly higher in December (2.50) than in August (1.66) if estimated on all the species (Mann-Whitney test, $U = 193$, $p = 0.042$), but identical (2.50) if calculated only on the species found in that period ($n = 24$ and 16; $U = 193$, $p = 0.976$).

On the contrary the community composition of Andohahela amphibians does not vary significantly throughout the analysed periods. Thirteen species (81.25% of the total) were found in April, 15 (93.75%) in November and 12 (75%) in both the field surveys. The faunal composition and abundance index do not change significantly between April and November (Wilcoxon test, $p = 0.735$). The AAI of species found at Andohahela is

quite similar in both the periods, although a sligthly higher (difference not significant) in April (2.19) than in November (2.13) if calculated on all the species (U = 131, p = 0.907), and similar too (2.69 and 2.27) if calculated only on the species found in that period (n = 13 and 15; U = 117, p = 0.362). One aspect of microhabitat partitioning, namely arboreality/terrestriality, coincided with the basic dichotomy of diel activity period between night and day. None of the arboreal species is diurnal. Finer distinctions can be made among the arboreal species, since different frogs utilise various habitats (*e.g.* canopy, trunks, leaf axills). Some arboreal microhylids (*e.g. Platypelis, Anodonthyla*) live in bamboo internodes, holes in tree trunks and in leaf axills. Forteen (Ranomafana) and ten (Andohahela) species are terrestrial or aquatic, 71.4% and 70% of which are mantellines. Most arboreal and semi-arboreal species (all the rhacophorines except *Aglyptodactylus* and many microhylids) move from their diurnal retreats to nocturnal breeding sites, usually temporary or permanent ponds. Most of the species which do not exhibit changes in AI are included in the terrestrial-aquatic category, 57.14% at Ranomafana and 75% at Andohahela.

DISCUSSION

Of course it is necessary to stress that the almost instantaneous surveys do not give an overall indication about seasonal fluctuations: many species were certainly missed and most likely the total amphibian composition at Ranomafana and at Andohahela is much more varied. The amphibian communities of Ranomafana and Andohahela low altitude forest show diversity in habitat preference and in annual and diel cycles of activity. Although, as pointed out by NICOLL and LANGRAND (1989), there is not a real dry season at Ranomafana, the temperature excursion and the higher rainfall rate during the warmest months do not allow an equal repartition and activity of all the species throughout the year. In the years after the first survey many other species were found and it is likely that Ranomafana is, similarly to another central-eastern protected area of Madagascar (Périnet-Analamazaotra), one of the « hot spots » of Malagasy amphibian biodiversity. Conditions of high humidity and precipitations all around the year allow a narrow niche segregation, not only in the diel activity, but also throughout the seasons. In fact, a considerable part of the species has been observed in only one of the considered period. Fourteen species out of 24 (Ranomafana) and ten of 16 (Andohahela) were utilised for the community analysis. At Ranomafana most of them were found in different abundances in the months under study. Most likely, since most of the terrestrial species are « *K*-oriented » mantellines or microhylids, they rely on a general environmental stability. In fact, many of the terrestrial species strictly confined to the leaf litter (*e.g. Mantidactylus opiparis, Plethodontohyla inguinalis*) are more specialised in their habitat requirements. Other species (*e.g. Mantella madagascariensis, Mantidactylus lugubris* and *Aglyptodactylus madagascariensis*) occurs originally in the unaltered or primary rainforest, but may now be found in some degraded parcels as well. The situation is much different at Andohahela. In this area the seasonality is much higher and the rain precipitations are low in some periods. As yet stressed by NICOLL and LANGRAND (1989), the faunal and botanical composition of Andohahela is transictional in several aspects between the eastern and southern domains. Although all the amphibians reflect an overall eastern composition, many species (*e.g. Mantidactylus bertini*, the « southern variety » of *Boophis difficilis, B. miniatus*, possibly *B. albipunctatus* and *B. andohahela*) reflect a considerable degree of endemism, most likely due to the function of refuge

made by the Anosyenne chain. Only a few species are present in high concentrations, they are: *Mantidactylus boulengeri*, which most likely has a direct egg development, and possibly needs only a high air humidity (as noticed at Andohahela), some species closely related to the stream habitat (*M. lugubris, M. microtympanum*), or species which usually aggregate around lentic water bodies (e.g. *M. betsileanus, Boophis madagascariensis*). *Boophis luteus*, *B. difficilis* and *B. andohahela* - not considered in the community analysis - are equally present in high number in both the surveys and are, like many arboreal rhacophorines, highly adaptable and possibly breed in several seasonal periods. It should anyway be stressed that the two study periods at Andohahela (April and November) were not characterised by high rainfalls. Perhaps, for this reason the amphibian community and abundance indices did not vary significantly. Possibly the species of this rainforest area (among the southernmost of Madagascar) have an « explosive » breeding activity in the true rainy season, which is likely in January-February. In this sense they would behave like the species of the western dry forests. Further analyses should be therefore deserved to the knowledge of the faunal composition of forests of Madagascar, taking into account that species inhabiting these extraordinary ecosystems constitute a world heritage to be strongly protected.

ACKNOWLEDGEMENTS

I thank F. Glaw (Cologne), H. Randriamahazo (Antananarivo), D. Vallan (Berne) and M. Vences (Cologne) for the help in the field and for the scientific support. The staff of the PBZT (Antananarivo) was as usually friendly and helpful: special thanks to its Director, A. Randrianjafy and to mrs. C. Ravoarimanga of DEF (Antananarivo) for the necessary permits to visit the protected areas and to capture the amphibians.Part of the work was financially supported by Zoo-Project s.r.l. and by C. Guidi (Perugia).

REFERENCES

ANDREONE, F., 1994. The amphibians of Ranomafana rain forest, Madagascar: preliminary community analysis and conservation considerations. Oryx, 28: 207-214.

ANDREONE, F. & H. RANDRIAMAHAZO (in preparation). Ecological and taxonomic observations on the amphibians and reptiles of the Andohahela low altitude rainforest, S. Madagascar.

BLAUSTEIN, A.R. & D.B. WAKE, 1990. Declining amphibian populations: a global phenomenon? Trends in Ecology and Evolution, 5 (7): 203-204.

BLOMMERS-SCHLÖSSER, R.M.A., 1993. Systematic relationships of the Mantellinae Laurent 1946 (Anura Ranoidea). Ethology, Ecology & Evolution, 5: 199-218.

CRUMP, M.L., F.R. HENSLEY & K.L. CLARK, 1992. Apparent Decline of the Golden Toad: Underground or Extinct? Copeia, 1992 (2): 413-420.

GLAW, F. & M. VENCES, 1994. A Fieldguide to the Amphibians and Reptiles of Madagascar. Second edition, including Mammals and freshwater Fish. Vences and Glaw Verlags GbR, Köln.

NICOLL, M.E. & O. LANGRAND, 1989. Madagascar: Revue de la conservation et des aires protégées. WWF, Gland.

TABLE I. Amphibians found in the Ranomafana N.P.(left column) and at Andohahela S.N.R. (right column) and considered for the abundance indices. Hab = Habitat (T = terrestrial and aquatic species; A = arboreal species). Seasonal abundance: 0, none observed; 1, n < 5 observed; 2, n = 5-10; 3, n = 10-20; 4, n > 20. AUG = August, DEC = December, APR = April, NOV = November.

		Ranomafana		Andohahela		
Hab	**Family, subfamily and species**	**AUG**	**DEC**	**APR**	**NOV**	
	Ranidae					
	Mantellinae					
T	*Mantella madagascariensis*	0	2			
T	*Mantidactylus betsileanus*	4	4	3	3	*Mantidactylus betsileanus*
T	*Mantidactylus biporus*	0	2			
T	*Mantidactylus blommersae*	1	2			
T				4	4	*Mantidactylus boulengeri*
A	*Mantidactylus cornutus*	2	2			
T	*Mantidactylus curtus*	0	2			
T				2	1	*Mantidactylus femoralis*
T	*Mantidactylus grandidieri*	3	3			
A	*Mantidactylus liber*	3	3			
T	*Mantidactylus lugubris*	3	3	4	4	*Mantidactylus lugubris*
A	*Mantidactylus luteus*	2	3	1	1	*Mantidactylus luteus*
T	*Mantidactylus majori*	3	3			
T				4	4	*Mantidactylus microtympanum*
T	*Mantidactylus mocquardi*	2	2			
T				0	1	*Mantidactylus* cf. *peraccae*
T	*Mantidactylus opiparis*	2	3	4	4	*Mantidactylus opiparis*
A	*Mantidactylus pulcher*	1	3			
A				1	1	*Mantidactylus tornieri*
	Rhacophorinae					
T	*Aglyptodactylus madagascariensis*	0	4	2	2	*Aglyptodactylus madagascariensis*
A				0	1	*Boophis boehmei*
A	*Boophis madagascariensis*	4	3	4	3	*Boophis madagascariensis*
A	*Boophis reticulatus*	4	2			
	Microhylidae					
A	*Anodonthyla boulengeri*	2	2			
A				2	2	*Anodonthyla nigrigularis*
T				0	1	*Plethodontohyla bipunctata*
T	*Plethodontohyla inguinalis*	0	1	1	0	*Plethodontohyla inguinalis*
T	*Plethodontohyla notosticta*	0	2			
A	*Platypelis grandis*	0	2	3	2	*Platypelis grandis*
A	*Platypelis* cf. *pollicaris*	3	3			
A	*Platypelis tuberifera*	1	2			
T	*Scaphiophryne marmorata*	0	2			

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 403-410

EXTENDED CALL REPERTOIRE OF A MADAGASCAR FROG

Peter M. NARINS [1] & Edwin R. LEWIS [2]

[1] *Department of Physiological Science, 621 Circle Drive South, Box 951527, University of California, Los Angeles, CA 90095-1527* U.S.A.

[2] *Department of EE & CS, University of California, Berkeley, CA 94720* U.S.A.

ABSTRACT.- The call repertoire of *Boophis madagascariensis* (Rhacophoridae) males was recorded in the natural habitat of this animal- the rain forest in eastern Madagascar. We have classified the calls made by males of this species into 28 types. Even if all « iambic » calls are considered variants of one type, there are still 8 call types produced by this species. This represents the largest call repertoire of any frog reported to date. Playback studies using a subset of the natural calls as stimuli were carried out to determine the functional significance of several of the call types. We found one sequence of call notes evoked increased call rates from males, other note sequences inhibited males from calling, whereas others appeared to have no effect on male calling rate. The evolutionary significance of an extended call repertoire is discussed.

KEY-WORDS.- Vocalizations, Rhacophorid frogs, *Boophis*, Playback studies

RESUME.- Les cris mâles du *Boophis madagascariensis* (Rhacophoridae) ont été enregistrés dans son milieu naturel, la forêt tropicale humide de l'est de Madagascar. Nous les avons classés ensuite en 28 types différents. Bien que tous les cris « iambiques » soient considérés comme les variantes d'un même type, cette espèce en compte 8 à son actif, ce qui représente le plus large répertoire jamais réalisé pour les grenouilles. Des extraits de la bande témoin ont été utilisés comme stimuli afin d'établir la signification fonctionnelle de quelques types. Une séquence de la bande témoin a pour effet d'accélérer la vitesse d'émission des cris mâles; une autre, de les suspendre alors que d'autres extraits ne modifient pas le son d'origine. La signification fonctionnelle d'un répertoire élargi des cris est discutée.

MOTS-CLES.- Vocalisations, Grenouilles Rhacophoridae, *Boophis*, Etudes en « playback »

INTRODUCTION

Most frogs and toads are vocal. Males typically produce a small number of stereotyped, repetitive vocalizations that have a restricted number of functions. At least five major call types were recognized by BOGERT (1960) including the mating call, the territorial call, the distress call, the warning call, and the release call. In addition, males of some territorial species produce a call when another frog, usually a male, is detected within their territory. This call is distinct from the mating call and is referred to an encounter call (MCDIARMID & ADLER, 1974), now more commonly referred to as a short-distance aggressive call (SALTHE & MECHAM, 1974). Generally, a frog's mating

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

call serves more than one function and so it is now referred to as the advertisement call (WELLS, 1977).

The advertisement call notes may be repeated in a periodic fashion for many hours and are often highly stereotyped in their structure. That is, the calls are redundant and are emitted with little spectral or temporal variation in their call parameters. These factors presumably confer the calls with increased localizability and noise immunity, both highly advantageous features in an environment such as a tropical rain forest, characterized by extremely high levels of ambient noise during the evening hours, when most anuran amphibans are actively calling.

Many anurans have advertisement calls that consist of a single repeated note or trill. However, some species have more complex advertisement calls consisting of multiple notes (NARINS & CAPRANICA, 1976; LITTLEJOHN, 1977; WELLS, 1988). For example, some hylids such as *Smilisca sila* are capable of producing single or multiple-note calls, but the notes are identical in both call types (TUTTLE & RYAN, 1982). In contrast, the advertisement call of the neotropical leptodactylid *Physalaemus pustulosus* (RAND & RYAN, 1981) consists of a « whine » note followed by a variable number of « chuck » notes, which are spectrally and temporally quite distinct. At the time of this observation, *Physalaemus* was thought to have one of the most complex vocalizations of any frog (TUTTLE & RYAN, 1982). Complexity is evident in the vocalizations of *Hyla ebraccata* as well, in which males respond to conspecific calls by increasing the proportion of their multi-note and aggressive calls (WELLS & GREER, 1981, SCHWARTZ & WELLS, 1984). In a more recent study, the striped morph of *Polypedates leucomystax*, a rhacophorid frog common in Peninsular Malaysia, appears able to produce an advertisement call with at least three distinct notes, suggesting yet greater complexity (NARINS *et al.*, 1996).

Boophis madagascariensis (Rhacophoridae) is endemic to Madagascar where it is restricted to the eastern half of the island. It is a large (60-80 mm snout-to-vent) brown treefrog with large dermal flaps on the elbows and heels. Males are smaller than females (PETERS, 1874). During the day, they may be found in the leaf axils of large plants, but at night males call from shallow water, at the border of pools or slow-moving streams or from elevated perch sites on the vegetation. Male calls are easily recorded since they are not readily disturbed by the sounds of investigators in their vicinity. They may be found calling from sunset until 0100-0200 hours during November.

Our goal in this study was to record and characterize the vocal repertoire of *Boophis madagascariensis*. In addition, we used acoustic playback experiments with natural calls as stimuli to determine both the functional significance of some of the call types as well as the effect of increasing call intensity on the evoked calling responses.

MATERIALS & METHODS

Field recordings and playback experiments were conducted during October, 1993 at a location about 0.8 km east of the entrance to Ranomafana National Park (21.25°S, 47.3°E), approx. 240 km south of Antananarivo, Madagascar. At the study site (altitude: 900m), several species of frogs could be found calling from the ground along the roadside or from the emergent vegetation up to several meters above the ground. Ambient temperature and relative humidity were consistently between 18°-22°C and

88%-95%, respectively. All experiments were carried out between 18h45 and 00h25 hours, local time, when calling activity was most intense.

Calling males of *Boophis madagascariensis* were located in their natural habitat. Ambient temperature, relative humidity, a description of the calling site, estimate of nearest-neighbor distances, and any vocal interactions with neighboring males were noted for each individual studied. Two minutes of spontaneous vocalizations were registered with a directional microphone (Audio-Technica AT-835 or AKG CK8) that was placed 10-35 cm from each calling male and recorded onto a portable cassette recorder (Sony Walkman Pro WM D6C). All recordings were made using low-noise tape (TDK Type II).

Following this, we broadcast acoustic stimuli consisting of natural call sequences (see below) using the Sony Walkman driving a speaker-amplifier (Calrad 20-257) and a 10-cm diameter loudspeaker, fixed at the end of a boom on a tripod. This arrangement allowed the loudspeaker to be placed 110 cm from the calling male without disturbing him. The stimuli were simultaneously recorded on one channel of a stereo tape-recorder (Marantz PMD 430), while the male's vocalizations were recorded on the other channel.

Four stimuli were used in the playback experiment. Stimulus 1 consisted of a 6-click « iambic » note, repeated 4 times in a 6.1s period, followed by 11.5s of silence. This sequence was repeated continuously for three minutes, followed by a 2-minute period of no stimulus. The same stimulus was then rebroadcast to the test male for another 3-minute period, but at a higher playback level. Levels at the eardrum of the male under test ranged between 69 and 95.9 dB SPL, were incremented in steps of 6 dB, and were calibrated using a precision sound level meter (GenRad 1982) and the known distance from the loudspeaker to the test male. Stimulus 2 was a « rip » note repeated 4 times in a 6.5s period, followed by 12.1s of silence. The repetition period for stimulus 2 was the same as that for stimulus 1. Stimulus 3 consisted of three notes presented sequentially and repeated for 30 minutes. Note 1 was a 7-click « iambic » note, followed by 20.3s of silence. Note 2 was a long « rip » note followed by 23.4s of silence and note 3 was a long « rip » followed immediately by a 6-click « iambic » note followed by 19.6s of silence. Stimulus 4 has the same structure as stimulus 3, but the notes are: (1) 3 quick tocs, (2) a 6-click iambic note, and (3) 3 quick tocs followed by a 6-click iambic note. The stimuli and the note timings are presented in figure 1.

RESULTS

Twenty-eight different call notes were recorded from a total of 10 calling males of *Boophis madagascariensis*. This number was contained in the 24 hours of recordings that we analyzed. These calls were distiguished by their voltage waveforms (Fig. 2) as analyzed on a DSP Sona-graph (Kay 5500) and printed on a Gray Scale Printer (Kay 5510), as well as their acoustic signatures (how they sounded). Even if the click-like sequences (Fig. 2i-2bb) which we term « iambic » sounds are considered as merely one call « type » with different numbers of clicks (I3-I23), there are still at least 8 distinct call notes contained in the males' advertisement call. However, not all males produced all 28 calls. For example, one male produced 14 distinct call notes while all others produced a fewer number. In addition, none of the 10 males ever produced an I21 note, although there is no reason to suppose that males are not capable of producing this particular note

(since they can produce I3-I23 notes). Moreover, we believe that the complete repertoire of call note types for this species has not yet been completely documented.

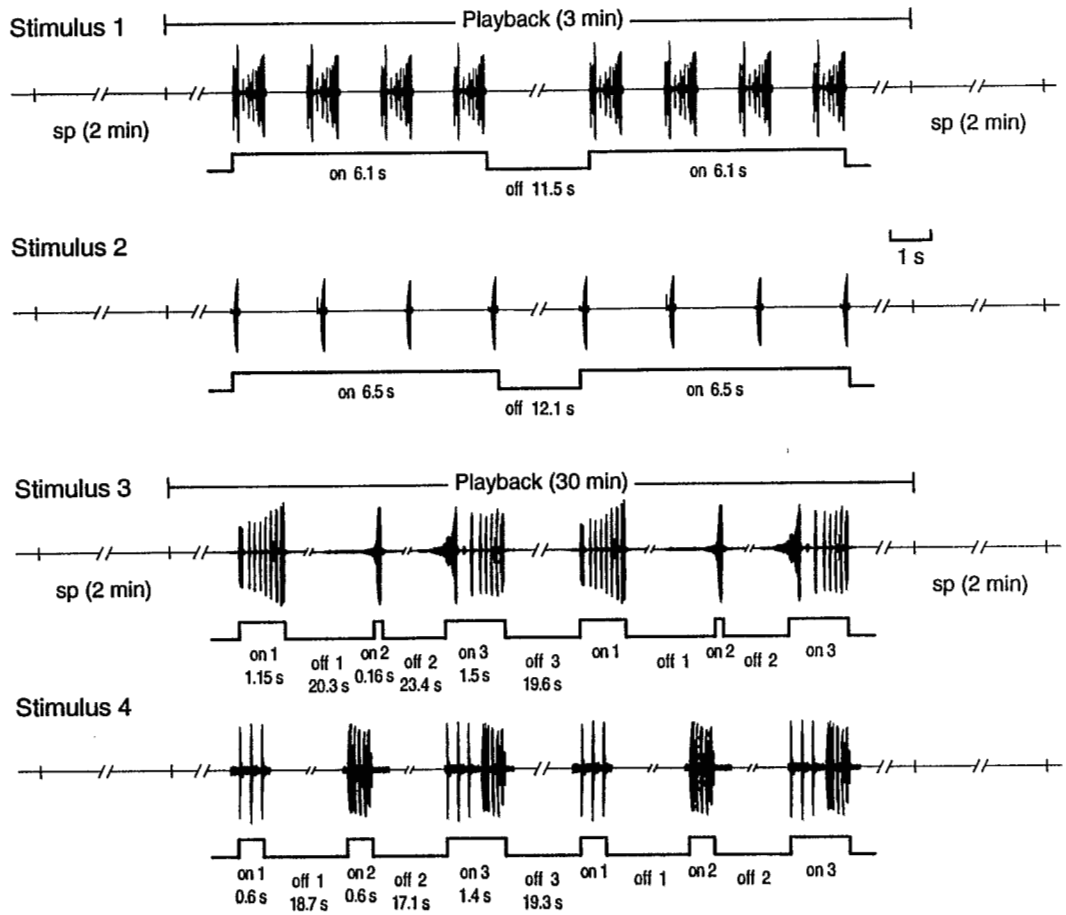


Fig. 1. Oscillograms and timing ot the four acoustic stimuli used in the playback experiments. For details, see text. Sp= spontaneous activity- the period during which no stimulus was presented.

Playback studies with stimulus 1 and 2 both resulted in increased calling rates from the males under test, with increasing playback levels (Fig. 3). Using stimulus 3 and 4 as stimuli resulted in similar results except in the case of stimulus 4 presented at relatively low levels (85 dB SPL), the three « toc » notes clearly inhibited the production of iambic calls from the test males. The other two components of stimulus 4, namely the 6-click iambic note and the 3 tocs followed by the 6-click iambic note, had no obvious effect on the production of rips or iambic notes from the test males. Thus, we have demonstrated that playback of the males' own call notes may result in increasing, decreasing or non-changed calling rates from the males under test. Moreover, there is some evidence that playback of particular call notes results in a higher probability of the test male producing those same call notes in response. More data analysis will be needed to substantiate this claim.

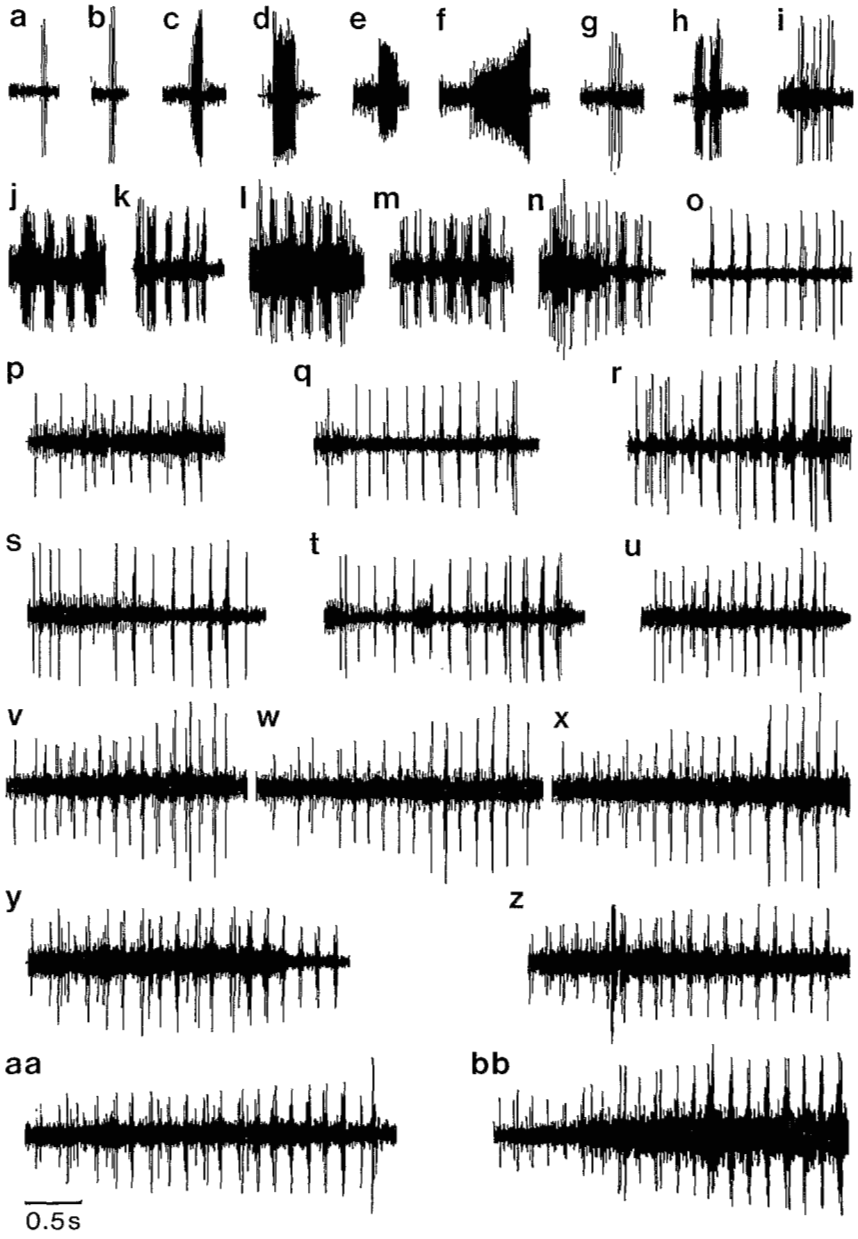


Fig. 2. Oscillograms of 28 call notes produced by males of *Boophis madagascariensis*. Ambient temperature ranged from 18°-22°C. (a) « toc » note, (b) « click » note, (c) « rip » note, (d) « loud click » note, (e) tone-like note with a frequency of 670 Hz, (f) « long rip » note, (g) « creak » note, and (h) to (bb) are « iambic » notes with increasing numbers of clicks.

How can a frog produce such a wide repertoire of calls? Preliminary morphological analysis of the vocal musculature of *B. madagascariensis* reveals no unusual adaptations that would facilitate rapid glottal opening or closing, for example (B. MCCLELLAND,

pers. comm.). This suggests that the neural control system driving the vocal musculature in this species must be quite specialized and clearly deserves additional study.

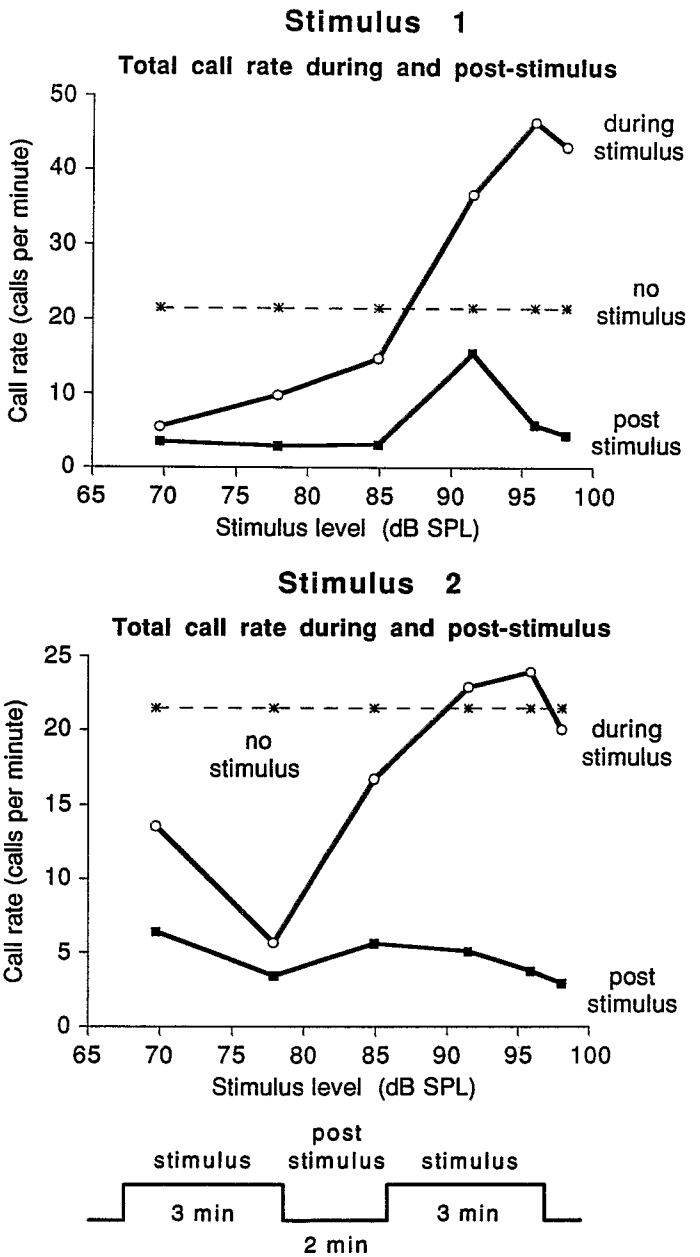


Fig. 3. Playback results for stimuli 1 and 2 presented an increasing levels. Data are averages for 10 frogs. Both stimuli cause an increase in evoked call rate with increasing playback intensity, but neither stimulus was effective at increasing call rate during the « post-stimulus » period. The dashed lines represent the average spontaneous calling rate for one frog recorded for 90 minutes. Ambient temperature for the spontaneous calling: 18°C.

The total number of calls in a frog's vocal repertoire varies from species to species. The extent of the repertoire reflects the selection pressure for premating reproductive isolation within the species, the ecological environment in which it resides, and the development of its social behavior (CAPRANICA, 1976). The discovery of a frog with the ability to produce more than two dozen different call notes suggests the potential to signal subtle state variations heretofore unknown among the anurans.

CONCLUSIONS

We have demonstrated that the call repertoire of male *Boophis madagascariensis* in eastern Madagascar consists of a minimum of 28 distinct call notes. Moreover, playback studies using natural call notes and note sequences revealed that some of the notes evoked increased call rates from males, other notes caused inhibition of the frog's calling and still other notes had no observable effect on the rate of call production by males.

Many neotropical frogs in the families Hylidae or Leptodactylidae produce stereotyped vocalizations. In these families there are species whose vocal repertoire has been characterized and extensively studied. For example, males of the Puerto Rican coqui, *Eleutherodactylus coqui* (Leptodactylidae) produce a stereotyped, two-note call in which the first (Co) note is used by males in aggressive interactions whereas the second (Qui) note is used to attract females (NARINS & CAPRANICA, 1976). In this species, the Co note is produced either alone or followed by the Qui note. The Qui note is never given alone, and moreover the Qui note never preceeds the Co note, *i.e.*, the temporal order of the notes is fixed. A fixed temporal note order is the rule in many species of Hylids and Leptodactylids, as well as in many other families of anuran amphibians. We have observed that *B. madagascariensis* appears able to « choose » from a pool of call notes and produce these notes in a great number of ordered sequences. In this sense, *B. madagascariensis* is unusual among frogs. We do not suggest that this species is unique in this sense, but we hope that more information on the vocal behavior of this and other species endemic to Madagascar becomes available before its habitat is completely destroyed.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors wish to thank Dr. Patricia Wright from the Institute for the Conservation of Tropical Environments for her support of our project. David Narins also assisted in getting the project off the ground. Thanks are also due to Benjamin Andriamihaja, Gervais Sylvestre Rakotoarivelo, Richard Randriamampionona and Freddy Raymond for logistical support in the field. This research was supprted by a Guggenheim Fellowship and NIH Grant no. DC00222 to PMN and NIH Grant no. DC00112 to ERL.

REFERENCES

BOGERT, C.M., 1960. The Influence of Sound on the Behavior of Amphibians and Reptiles. *In*: W.E. Lanyon & W.N. Tavolga (eds.). Animal Sounds and Communication. pp. 137-320. A.I.B.S., Washington, D.C.

CAPRANICA, R.R., 1976. The Auditory System. *In*: B. Lofts (ed.). Physiology of the Amphibia Vol. III. pp. 443-466. Academic Press, New York.

GLAW, F. & M. VENCES, 1994. A fieldguide to the amphibians and reptiles of Madagascar. M. Vences & F. Glaw Verlags GbR. Köln. 480p.

LITTLEJOHN, M.J., 1977. Long-range Acoustic Communication in Anurans: An Integrated and Evolutionary Approach. *In*: D.H. Taylor & S.I. Guttman (eds.). The Reproductive Biology of Amphibians. pp. 263-294. Plenum Press, New York.

MCDIARMID, R.W. & K. ADLER, 1974. Notes on territorial and vocal behavior of neotropical frogs of the genus *Centrolenella*. Herpetologica, 30:75-78.

NARINS, P.M. & R.R. CAPRANICA, 1976. Sexual differences in the auditory system of the tree frog *Eleutherodactylus coqui*. Science, 192:378-380.

NARINS, P.M., A.S. FENG, H.S. YONG & J. CHRISTENSEN-DALSGAARD (submitted). Variants or separate species? Extreme diversity of two forms of the treefrog, *Polypedates leucomystax*. Copeia, 1996.

PETERS, W.C.H., 1874. Über neue Amphibian. Gessamtsitzung, Monasb. Akad. Wiss. Berlin 792-795.

RAND, A.S. & M.J. RYAN, 1981. The adaptive significance of a complex vocal repertoire in a neotropical frog. Z. Tierpsychol., 57:209-214.

SALTHE, S.N. & J.S. MECHAM, 1974. Reproductive and Courtship Patterns. *In*: B. Lofts (ed.). The Physiology of the Amphibia. pp. 309-521. Academic Press, New York.

SCHWARTZ, J.J. & K.D. WELLS, 1984. Interspecific acoustic interactions of the neotropical tree frog *Hyla ebraccata*. J. Comp. Physiol., 14:211-224.

TUTTLE, M.D. & M.J. RYAN, 1982. The role of synchronized calling, ambient light, and ambient noise in anti-bat-predator behavior of a tree frog. Behav. Ecol. Sociobiol., 11:125-131.

WELLS, K.D., 1977. The social behaviour of anuran amphibians. Anim. Behav., 25:666-693.

WELLS, K.D., 1988. The Effect of Social Interactions on Anuran Vocal Behavior. *In*: B. Fritzsch, M.J. Ryan, W. Wilczynski, T.E. Hetherington & W. Walkowiak (eds.). The Evolution of the Amphibian Auditory System. pp. 433-454. John Wiley and Sons, New York.

WELLS, K.D. & B.J. GREER, 1981. Vocal responses to conspecific calls in a neotropical hylid frog, *Hyla ebraccata*. Copeia, 1981:615-624.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 411-422

QUELLE EST L'ORIGINE ET EN QUEL LIEU SE PRODUIT LA PARTURITION DU COELACANTHE ACTUEL: *LATIMERIA CHALUMNAE* SMITH, 1940 (PISCES SARCOPTERYGII) ?

Laurence BELTAN

Laboratoire de Paléontologie, M.N.H.N., 8 rue de Buffon, 75005 PARIS, FRANCE

ABSTRACT.- Coelacanths, which first appeared in the Devonian, were present in numerous aquatic environments up to the late Cretaceous. These paleogeographical distributions are now reduced to only one biotope, the Comoro Archipelago in the North-East of the Mozambique Channel, where the single extant representative occurs: *Latimeria chalumnae*. In the Diego Suarez Basin (North-Northwestern Madagascar), Karoo Triassic formations representing a shallow facies have yielded small coelacanths (20 cm long on average), which seem to have resulted from parturitions by large specimens. It is noteworthy that this paleobiotope is situated only about 800 km from the modern biotope of Latimeria, which is probably derived from one of the Triassic Malagasy coelacanths. While the anatomy of Latimeria is well documented, the reproduction site of this ovoviviparous form is unknown. Parturition probably takes place in shallow water, in anfractuosities of coral reefs or in excavations of the volcanic slopes of the Comoro Islands, in the euphotic zone. Doesn't this represent a subject for additional research ?

KEY-WORDS.- *Latimeria*-Origin Parturition, Triassic, NW Madagascar-Comoro Archipelago, Geological-Paleozoological continuum

RESUME.- Les coelacanthes, apparus au Dévonien, ont peuplé de nombreux milieux aquatiques à toutes les époques jusqu'au Crétacé supérieur. Ces diverses paléogéographies sont maintenant réduites à un seul biotope, l'Archipel des Comores au N.E. du Canal de Mozambique, biotope où vit le seul représentant actuel *Latimeria chalumnae*. Au N.NW de Madagascar, dans le Bassin de Diego, des formations triasiques appartenant au Karoo, et de facies peu profond, ont livré des coelacanthes de 20 cm de long en moyenne, et semblant être issus de parturitions de grands spécimens. Il est à noter que ce paléobiotope n'est qu'à 800 km du biotope de *Latimeria*, qui dérive probablement d'un des coelacanthes triasiques malgaches. Si l'anatomie de *Latimeria* est bien connue, en revanche on ignore les lieux de reproduction de ce poisson ovovivipare. La parturition a probablement lieu en eau peu profonde, dans les anfractuosités des récifs coralliens, ou les excavations des pentes volcaniques des Iles Comores, en zone euphotique. N'y a-t-il pas là un pôle de recherche ?

MOTS-CLES.- *Latimeria*-Origines Parturition, Trias, NW Madagascar-Archipel des Comores, Géologique-Paléozoologique Continuum

INTRODUCTION

Les coelacanthes apparus, avec le genre *Euporosteus*, du Dévonien moyen d'Allemagne, étaient considérés comme éteints au Crétacé supérieur du S.E de l'Angleterre avec le genre *Macropoma*. Ce groupe très répandu dans différents milieux

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

aquatiques (marin, d'eau douce, euryhalin, et lacustre), a pour principale caractéristique son faible taux évolutif. Ce groupe ubiquiste a traversé les temps géologiques, et ses représentants ont été trouvés dans tous les systèmes (STENSIÖ, 1921; LEHMAN 1952; 1978; VOROBYEVA *et al.*, 1967; SCHAEFFER, 1952; BELTAN, 1972, 1995), entre autres auteurs. Mais il y a lieu d'insister sur le fait que c'est dans le système triasique que le groupe des coelacanthes comprend le plus grand nombre de genres (FOREY, 1989). Citons par exemple les genres *Axelia* Stensiö et *Sassenia* Stensiö du Spitsberg, *Laugia* Stensiö du Groënland, *Diplurus* Schaeffer des Etats-Unis, *Ticinepomis* Rieppel de Suisse, *Alcoveria* Beltan d'Espagne.

A la même époque, plus exactement au Trias inférieur, beaucoup de coelacanthiformes se sont développés à Madagascar, avec les genres *Coelacanthus*, (MOY-THOMAS, 1935; BELTAN, 1980; BATTAIL *et al.*, 1987), *Pivetauia* (LEHMAN, 1952), et surtout *Whiteia*, connu par les espèces *tuberculata* et *wordwardi* (LEHMAN, 1952; BELTAN, 1968, Fig. 1A, Fig. 2D).

Cette grande profusion de genres fossiles s'est réduite à un seul genre vivant, *Latimeria* (Fig.1B) et dont le biotope se trouve à proximité de l'Archipel des Comores (en particulier la Grande Comore et Anjouan), au N.E du canal de Mozambique (Fig. 3) (DANIEL *et al.*, 1972; UPTON, 1982; MAUGE *et al.*, 1982). Le gisement triasique est représenté sur la figure 3 par un rectangle parsemé de pointillés (voir Fig. 4).

DONNEES RELATIVES A *LATIMERIA*

Anatomie

Ce poisson bleu ardoise, aux huit nageoires, fort étrange par sa conformation, et qui ne s'est presque pas modifié depuis le Dévonien, a été étudié sur les plans anatomiques, physiologiques, systématiques, phylogénétiques, par MILLOT et ANTHONY (1958, 1965, 1978) et ROBINEAU (1987). Ces études ont été diffusées succinctement dans divers ouvrages: (LEHMAN, 1965, 1978; VOROBYEVA *et al.*, 1967) inter alia. L'étude de *Latimeria* a permis, entre autres, de connaître le rôle de l'organe rostral (MILLOT *et al.*, 1958), dont la présence chez les fossiles demeurait jusque là une énigme (LEHMAN, 1952; BELTAN, 1968; entre autres auteurs).

Locomotion. Habitat

L'observation de *Latimeria* au cours de la nage a permis de constater que celle-ci est lente. En effet, la deuxième dorsale et la nageoire anale se déplacent en même temps du même côté, tandis que la nageoire pectorale droite et la gauche se déplacent en sens opposé. La deuxième dorsale et l'anale assurent en partie la propulsion. Les déplacements des nageoires paires (pectorales et pelviennes), au cours de la nage de *Latimeria,* évoquent ceux des tétrapodes. Très souvent, le *Latimeria* nage verticalement, la tête vers le bas (FOREY, 1989).

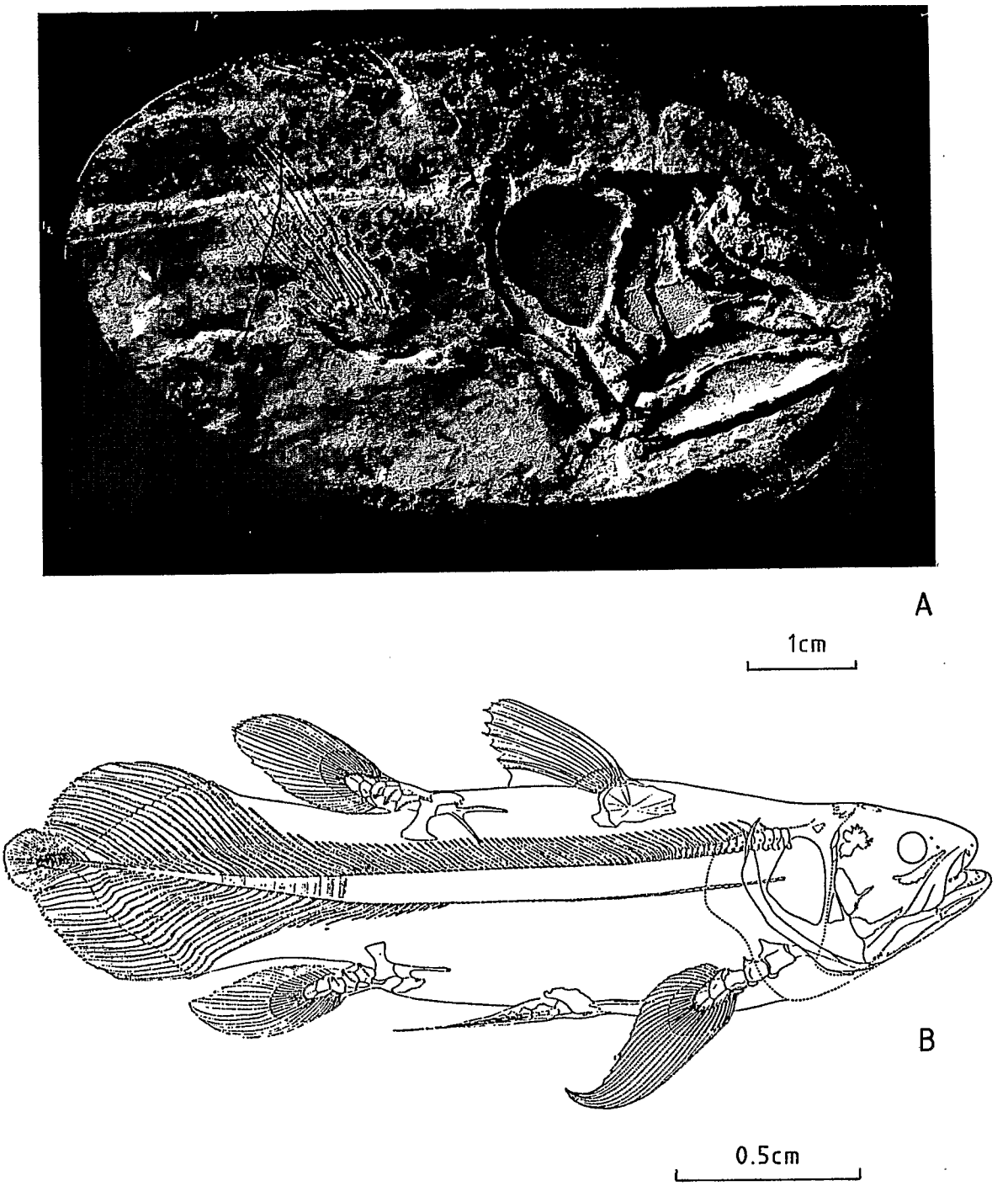


Fig. 1. A. *Whiteia woodwardi* Moy-Thomas, 1935. Crâne dermique, et partie antérieure du corps pourvu de 2 nageoires, d'un spécimen juvénile, conservé dans un nodule sectionné sagittalement, Trias inférieur du N.W. de Madagascar. B. *Latimeria chalumnae* Smith, 1940. Squelette du corps (d'après MILLOT & ANTHONY).

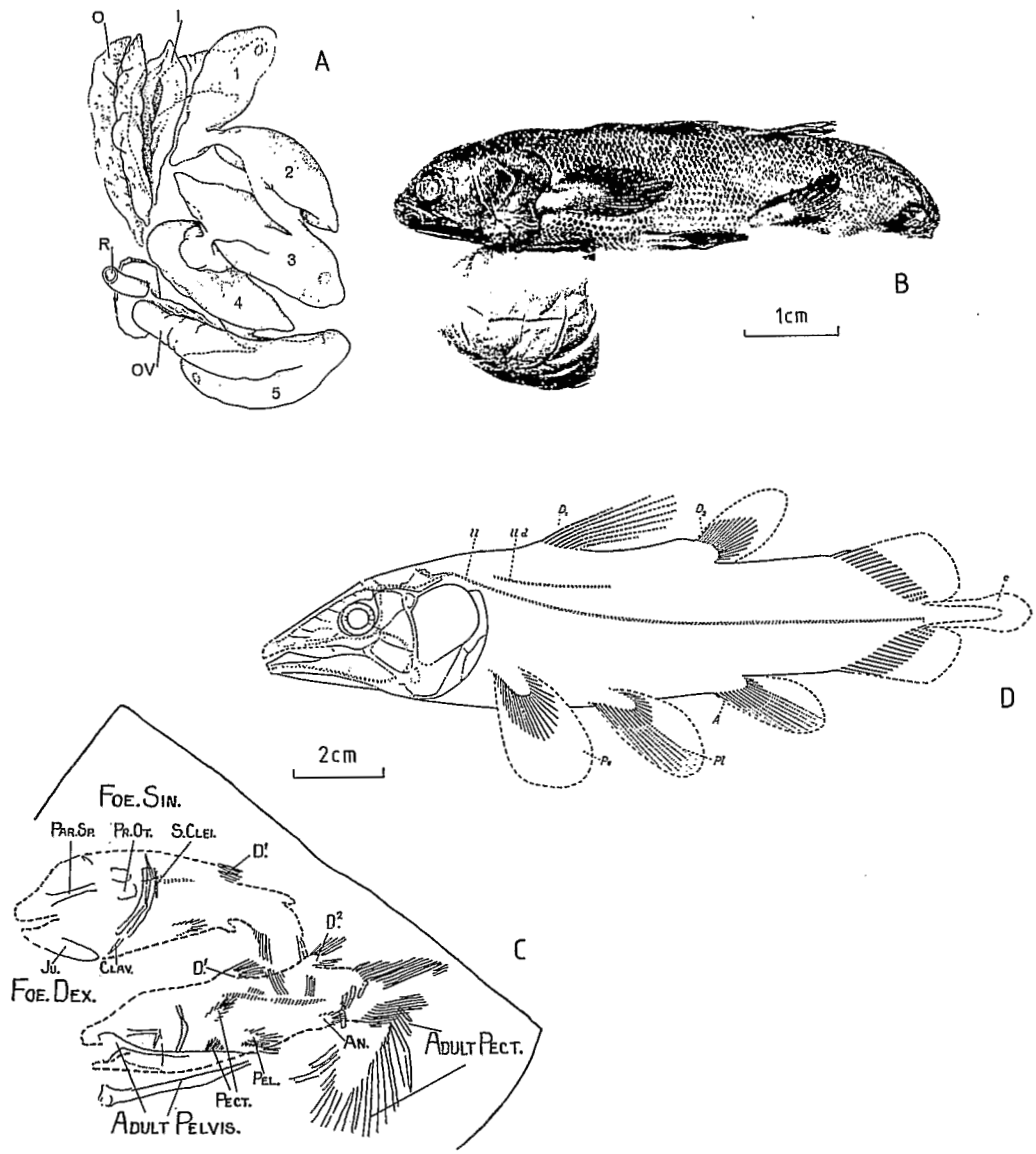


Fig. 2. A. *Latimeria*: Parturition d'une femelle gravide. O, ovaire; I, infundibulum de l'oviducte; ov, partie distale de l'oviducte; r, rectum; 1-5, jeunes pourvus de leur sac vitellin dans les parties dilatées de l'oviducte (d'après LAVETT-SMITH *et al.*, 1975). B. Jeune *Latimeria*, extrait de la poche 2, muni de son sac vitellin (observer la grandeur de l'oeil). C. Parturition d'un coelacanthe, *Holophagus* Egerton 1861; Jurassique supérieur de Bavière, Solenhofen (Allemagne). An, nageoire anale; clav., clavicule; D1, 1ère nageoire dorsale; D2, 2ème nageoire dorsale; Foe. Dex., foetus dans l'oviducte droit; Foe.Sin., foetus dans l'oviducte gauche; Ju, plaque gulaire; Par.sp., parasphénoïde; Pect., nageoire pectorale; Pel., nageoire pelvienne; Pr.ot., pro-otique. D. Reconstitution d'un coelacanthe juvénile, *Whiteia woodwardi* (d'après LEHMAN, 1952). A, nageoire anale; c, nageoire caudale; D1, première nageoire dorsale; D2, deuxième nageoire dorsale; Pe, nageoire pectorale; Pl, nageoire pelvienne; ll, ligne latérale principale; ll.d., ligne latérale dorsale.

En ce qui concerne le comportement et l'habitat, le *Latimeria* vit dans la partie nord-occidentale de l'Océan Indien, en particulier non loin des pentes abruptes des Iles Comores (UPTON, 1982). L'habitat a été étudié par FRICKE et HISSMANN (1994), grâce à des excursions océaniques en submersible; des précisions ont été obtenues sur les lieux de séjour de *Latimeria*. Ce sont des cavernes profondes à ouverture plus ou moins large, existant sur les pentes volcaniques de la Grande Comore. Pendant le jour, ils sont groupés dans ces cavernes tapissées de bivalves, partageant celles-ci avec d'autres poissons ayant probablement la même éthologie. Cette association a fait penser aux auteurs que les *Latimeria* devaient se nourrir sur place; ils ont aussi observé les déplacements de *Latimeria* qui quitte les cavernes en quête de nourriture, et effectue des migrations verticales, oscillations variant entre -200 et -800 m, et quelques fois il atteint -20 m. On peut signaler qu'il a été pêché la nuit à cette profondeur, avec d'autres poissons (THOMSON, 1981). Parmi ces poissons, on peut citer le *Ruvettus pretiosus*, recherché par les pêcheurs comoriens pour ses vertus antipaludéennes, et vivant probablement dans les mêmes fonds que *Latimeria*, appelé « Gombessa » en langue vernaculaire (FOREY, 1989).

Origine de *Latimeria*

Les Coelacanthes ou Actinistiens, très anciens et caractérisés par un faible taux d'évolution, forment un groupe constituant une succession de genres. Néanmoins, une classification de ces Actinistiens a été élaborée (SCHULTZE, 1993).

Il semble que le Nord-Ouest de Madagascar et l'Archipel des Comores forment une vaste unité géologique (MAUGE *et al.*, 1982; Fig. 3; DANIEL *et al.*, 1972). Dans cette unité, la province malgache recélerait les quatre familles suivantes: Whiteidae (Trias), Coelacanthidae (Trias), Mawsonidae (Trias moyen-Cénomanien), Latimeridae (Jurassique inférieur-Récent). Ces familles interviendraient dans la phylogénie qui a conduit au *Latimeria*, vivant dans l'Archipel des Comores. Le *Latimeria* aux ossifications de la joue peu développées (entre autres) dériverait de *Whiteia* au museau allongé, aux plaques sclérotiques bien ossifiées, et au lobe charnu de la deuxième nageoire dorsale moins accentué que celui de *Latimeria*, qui possède une grande nageoire caudale comme celle de *Mawsonia* du Crétacé supérieur, trouvé, entre autres, en Lybie. Les Coelacanthes malgaches auraient traversé les strates géologiques du Trias au Quaternaire. On peut émettre l'hypothèse que *Latimeria* est le dernier représentant d'une succession de genres affectés au cours des temps géologiques par des microvariations anatomiques (Fig.1, A, B; Fig.2 D).

Reproduction. Ovoviviparité

C'est en 1975 que l'on découvrit l'ovoviviparité chez *Latimeria* (Fig.2 A). De la poche n°2 on a extrait un alevin pourvu de son sac vitellin et mesurant 322 mm (Fig. 2 B) (LAVETT-SMITH *et al.*, 1975). Les mâles sont plus petits que les femelles qui, lorsqu'elles sont gravides, ne portent que 4 ou 5 alevins, ce qui est un nombre assez réduit, et de plus la gestation semble durer près d'un an (FOREY, 1989). L'ovoviviparité chez les coelacanthes était déjà connue. En effet elle a été décrite chez le genre *Holophagus penicillata* du Jurassique de Bavière par WATSON (1927; Fig. 2C). Mais en ce qui concerne *Latimeria*, on ne sait pas où a lieu la parturition et où les alevins éjectés

poursuivent leur croissance, leur développement, avant d'atteindre le stade adulte pour vivre en eaux profondes.

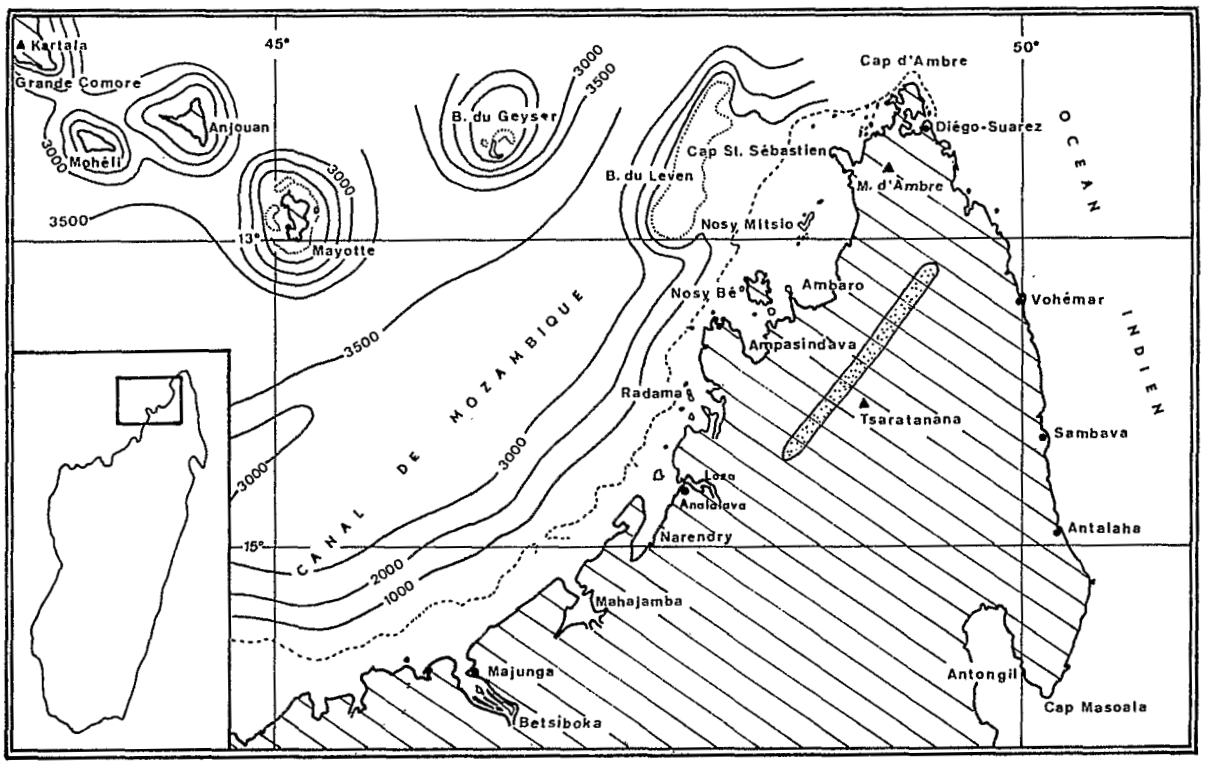


Fig. 3. Archipel des Comores et Nord-Ouest de Madagascar (d'après DANIEL *et al.*, 1972). L'auteur a figuré par un rectangle parsemé de pointillés le gisement du Trias inférieur.

DISCUSSION

Biotope.

En ce qui concerne le biotope du *Latimeria*, on sait par FRICKE et HISSMAN (1994), que celui-ci effectue des migrations verticales, non loin des pentes abruptes de la Grande Comore. Pendant le jour, il séjourne dans les cavernes des rochers basaltiques, avec des espèces différentes, et se nourrit peut-être sur place. L'auteur ne pense pas à cette éventualité, car la bouche de *Latimeria* est dépourvue de maxillaire, le dentaire, et les plaques intrabuccales sont munies de petites dents. Une telle morphologie ne permet pas la rétention de poissons de taille importante. Les essais de capture signalés sont probablement des tentatives de combat, voire de jeu. Le canal de Mozambique étant pauvre, et pour fuir les prédateurs comme les requins, le *Latimeria* effectue le long des pentes ses migrations nocturnes, jusqu'au complexe récifal (-200 m, -20 m) où il se nourrit d'invertébrés, de petits poissons et peut-être même qu'il broute les coraux, dont les récifs sont complexes et variés dans l'Océan Indien (GUILCHER, 1971). Au cours de la nutrition, le *Latimeria* peut nager la tête vers le plancher récifal, et grâce à l'organe

rostral, dont il a été question plus haut, il peut détecter le faible champ électrique provoqué par une éventuelle proie dissimulée sous un fragment de récif.

Considérations géologiques

L'Archipel des Comores d'un volcanisme actuel semble être relié au Massif d'Ambre, lui aussi d'un volcanisme récent, situé au N de Madagascar (LEX.STRAT., 1956; MAUGE *et al.*, 1982; UPTON, 1982). Au Sud de cette montagne d'Ambre vers l'Ouest, s'étendent des assises fossilifères de faciès Karoo (Carbonifère au Jurassique). Ces couches sont en partie recouvertes vers l'Ouest par les alluvions d'un important fleuve, la Mahavavy (BESAIRIE, 1972; BELTAN, 1995). Ce gisement triasique d'une centaine de km de long est jalonné de localités fossilifères comme Anjavimilay, Ankitokazo, Bobasatrana, Anaborano (Fig. 4 A.B). Ce gisement est représenté sur la figure 3 par un rectangle parsemé de pointillés, et n'est qu'à 800 km du biotope du *Latimeria*. Les localités fossilifères ont livré entre autres des poissons actinoptérygiens et des coelacanthes en excellent état de conservation, et dont quelques uns ont été signalés dans l'introduction. Etant donné la position de Madagascar dans le Gondwana au Trias, ces poissons marins, comme d'autres vertébrés et invertébrés, vivaient dans une mer épicontinentale calme, chaude, peu profonde, prolongement vers le S.W. de la Téthys, et aussi en milieu récifal. En effet des fragments de récifs coralliens ont été trouvés, mais pour la plupart ils ont été détruits au cours de la fossilisation, par des interactions chimiques (BELTAN, 1995). Cette mer était un refuge pour les espèces de petite taille où elles se développaient. Les coelacanthes comme d'autres poissons avaient une petite ou moyenne longueur: 20 à 35 cm (LEHMAN, 1952; BELTAN, 1995). La figure 2D représente un *Whiteia woodwardi* à l'état juvénile. On pourrait penser que les coelacanthes triasiques malgaches *Whiteia*, *Piveteauia*, *Coelacanthus*, gardaient une petite taille; il n'en est rien. Ces coelacanthes devaient être issus de parturitions d'individus adultes qui, une fois celles-ci accomplies, devaient retourner en eaux profondes. Ceci semble corroboré par l'existence de formations Karoo découvertes au cours de sondages sur la marge continentale de Madagascar (SEGOUFIN *et al.*, 1977). D'autres carottages signalés par les mêmes auteurs ont révélé des formations allant du Crétacé à l'Actuel et dans lesquelles les différents genres malgaches devaient proliférer, certains s'éteignant, d'autres se modifiant. Il en résulte la conclusion hypothétique sur l'origine de *Latimeria*, évoquée dans le paragraphe relatif à ce problème.

Où la parturition a-t-elle lieu?

Il est mentionné dans le paragraphe sur la reproduction ovovivipare de la rubrique intitulée: « Données relatives à *Latimeria* » qu'on ignore le lieu de la parturition, et du développement des alevins, jusqu'à ce que ceux-ci deviennent des adultes semi-benthiques.

Au cours des explorations en submersible, aucun spécimen juvénile n'a été capturé, ou simplement aperçu (FRICKE & HISSMAN, 1994). Au point de vue paléontologique, nous savons que les spécimens juvéniles de *Whiteia* par exemple (Fig. 1A, Fig. 2D vivaient en eau peu profonde et milieu récifal (BESAIRIE, 1972a; BELTAN, 1995). Cette donnée permet d'établir une hypothèse concernant le biotope des alevins et des formes

juvéniles de *Latimeria*, d'extrapoler, pour atteindre une solution plausible susceptible de satisfaire l'esprit.

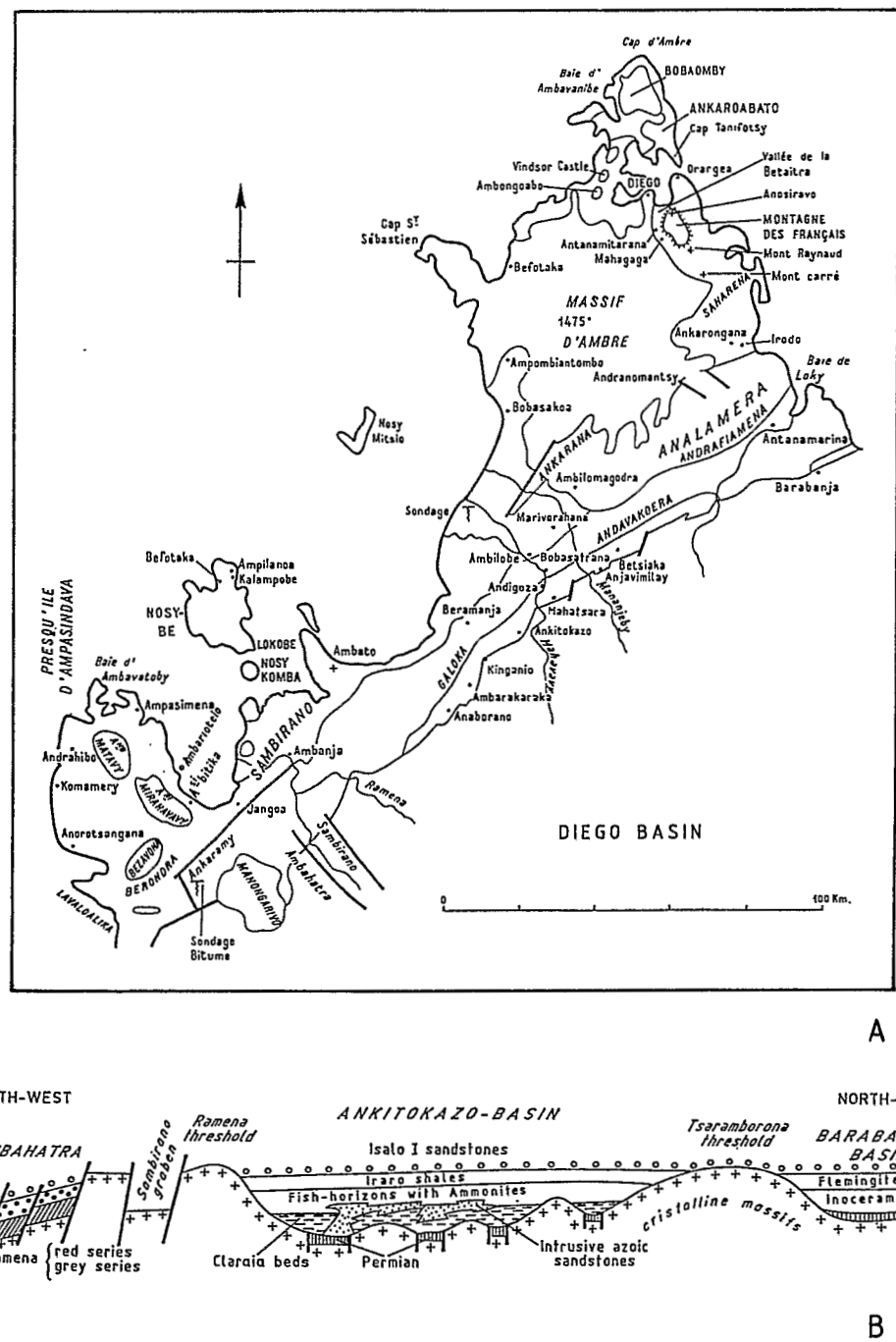


Fig. 4. A. Carte montrant les localités fossilifères du Trias inférieur du NW de Madagascar. Bassin de Diego (d'après BESAIRIE, 1972). B. Section stratigraphique schématique du Bassin de Barabanja NE, à l'Ambatra SW, à travers le Bassin d'Ankitokazo, montrant l'évolution du Permo-Trias (d'après BESAIRIE, 1972).

La figure 5 représente une coupe schématique transversale médiane, Est-Ouest, de la Grande Comore, et sur laquelle l'auteur a essayé de montrer le rythme nycthéméral de *Latimeria*.

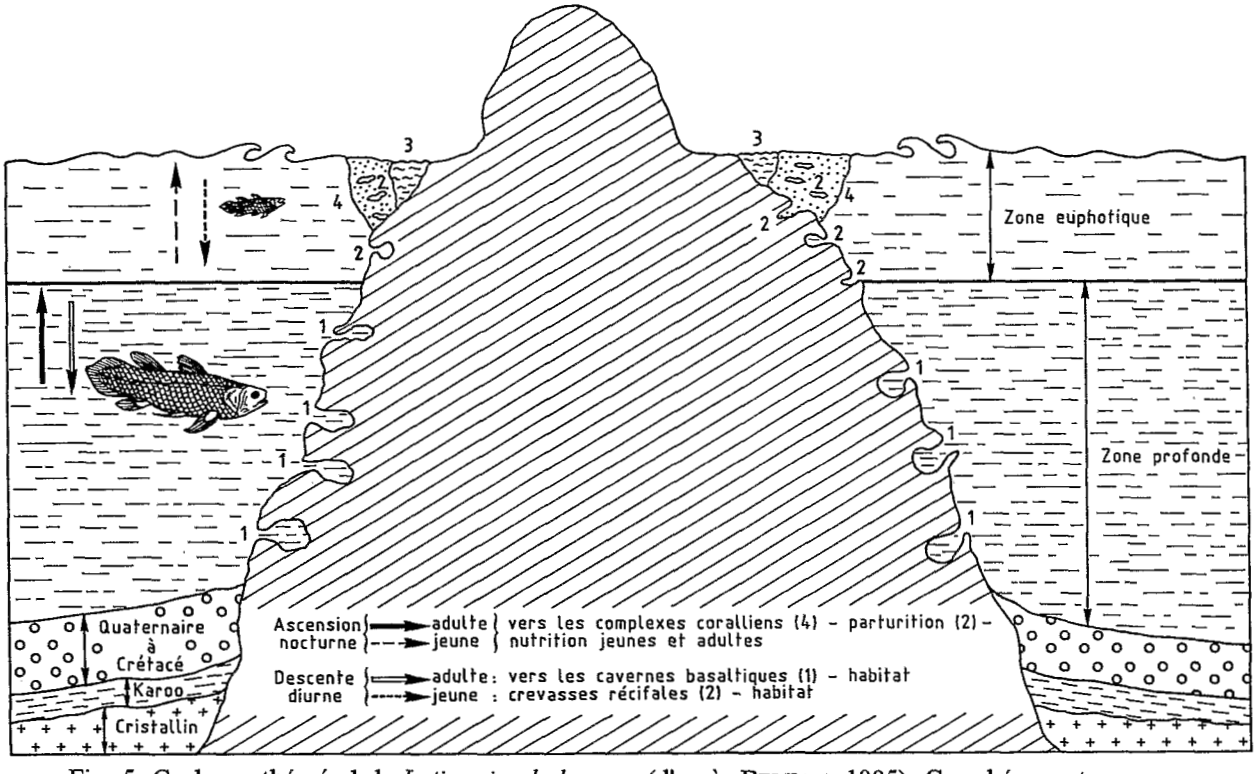


Fig. 5. Cycle nycthéméral de *Latimeria chalumnae* (d'après BELTAN, 1995). Ce schéma est une coupe transversale médiane E.W. de la Grande Comore, tendant à montrer les migrations de *Latimeria*, et les lieux probables de parturitions (voir texte). 1, caverne-habitat basaltique de l'adulte; 2, anfractuosité pour la parturition, et habitat diurne des jeunes nyctalopes; 3, lagon; 4, récif frangeant. Pas à l'échelle.

Les roches cristallines et les sédiments butent sur les pentes basaltiques abruptes. Celles-ci sont creusées de cavernes plus ou moins grandes et profondes. Dans la zone obscure, où la lumière ne pénètre pas, entre -200 et -800m, ces cavernes (Fig. 5(1), servent de refuge pendant le jour au *Latimeria*, pourvu de grands yeux phosphorescents, où les individus vivent groupés. FRICKE et HISSMAN (1994) écrivent à propos du comportement dans les cavernes: « The approach of the submersible caused coelacanths to retreat deeper into the caves ». Cette observation prouve le caractère phosphorescent des yeux, donc de capter le maximum de lumière du *Latimeria*. Certaines cavernes sont préférées à d'autres, ils peuvent migrer de l'une à l'autre ou nager en solitaire en pleine eau non loin des pentes. Lorsque la nuit arrive, les individus effectuent une ascension nocturne jusqu'à -20m dans la zone euphotique, à proximité du récif corallien frangeant (4) très complexe dans l'Océan indien (GUILCHER, 1971), et ils sont alors en quête de nourriture, petits poissons, seiches, et nagent très souvent verticalement, la tête en bas, cherchant de petites proies grâce à l'organe rostral (voir plus haut). Les femelles gravides se nourrissent aussi parmi les coraux et effectuent leur parturition dans les cavernes basaltiques ou les crevasses récifales de la zone euphotique où l'eau est calme (2). Les jeunes immatures, pourvus sans doute d'yeux phosphorescents, se nourrissent la nuit

dans la zone récifale ou le lagon (3), puis le jour regagnent les crevasses où ils demeurent dans l'obscurité à l'abri des prédateurs, tandis que les adultes quittent la zone euphotique, en direction des profondeurs obscures pour rejoindre la même caverne-habitat (1) de pentes basaltiques.

En résumé, les migrations nycthémérales des jeunes et des adultes se font dans le même sens; leur rencontre ne se fait que dans les récifs coralliens pour la nutrition, au cours de période nocturne; et pendant la période diurne, il y a une grande distanciation géographique entre les deux groupes.

Cette hypothèse est émise parce que l'auteur a observé de nombreuses excavations sombres parmi les coraux de la Grande Barrière récifale d'Australie, au cours de prospection en semi-submersible. Ces crevasses récifales sont, à son avis, d'excellentes niches écologiques. En ce qui concerne *Latimeria*, ces anfractuosités seraient propices à la parturition, au développement et la protection des jeunes nyctalopes.

CONCLUSIONS

L'analyse, faite ci-dessus, permet de penser qu'il existe un continuum géologique et paléozoologique (coelacanthes), entre le gisement triasique du N.W. de Madagascar (paléobiotopes des coelacanthes) et l'Archipel des Comores biotope du *Latimeria*. Eu égard à la bathymétrie, il n'est pas surprenant qu'aucun coelacanthe fossile contenu dans les sédiments n'ait pu être examiné. Le *Latimeria* dérive probablement de formes malgaches connues dès le Trias inférieur (*Whiteia* étant privilégié).

D'autres données sont à prendre en compte:

1°) Trias inférieur du N.W. de Madagascar:

a) Les coelacanthes connus sont à l'état juvénile, comme *Whiteia*, *Piveteauia* et vivaient en eau peu profonde (ou de milieu récifal).

b) Les spécimens de grande taille ne sont pas connus. Ils devaient retourner dans les profondeurs.

2°) Archipel des Comores:

a) On note que des alevins un peu plus petits que les coelacanthes juvéniles triasiques ont été trouvés dans l'abdomen d'une femelle gravide de plus d'un mètre et on ignore où se développent ces alevins.

b) *Latimeria* adulte vit entre -200 et -800m le jour et remonte à -20m en milieu corallien, la nuit.

En établissant une analogie entre le paléobiotope et le biotope, on peut supposer que la parturition et la croissance des alevins ont lieu dans les crevasses récifales sombres. C'est là un pôle de recherche de biologie marine.

Dans le cas où cette hypothèse serait confirmée, on pourra dire que la vie de *Latimeria*, de l'état juvénile à l'état adulte, se déroule exclusivement dans l'obscurité, et cette nouvelle donnée élargirait le champ des connaissances relatives à ce poisson énigmatique.

REMERCIEMENTS

L'auteur tient à remercier Mme F. Pilard-Coppens pour l'illustration de l'article, ainsi que le Docteur J.-M. Dutuit pour ses conseils judicieux.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BATTAIL, B., L. BELTAN & J.-M. DUTUIT, 1987. Africa and Madagascar during Permo-Triassic times: the evidence of the Vertebrate faunas. *In*: Gondwana Six, Columbus, Ohio (U.S.A.), G.D.McKenzie (ed.). Geophysical Monograph, 41: 147-155. American Geophysical Union; Washington, D.C.

BELTAN, L., 1968. La faune ichthyologique de l'Eotrias du N.W. de Madagascar: Le neurocrâne. Cah. de Paléont., 125 p., C.N.R.S. (ed.), Paris.

BELTAN, L., 1972. La faune ichthyologique du Muschelkalk de la Catalogne. Mémorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona, 41: 281-325, Barcelona.

BELTAN, L., 1980. Eotrias du NW de Madagascar: Etude de quelques poissons dont un est en parturition. Ann. Soc. Géol. Nord, 99: 543-564; Lille (France).

BELTAN, L., 1995. Overview of systematics, paleobiology, and paleoecology of Triassic fishes of northwestern Madagascar. *In*: Mesozoic Fishes. Systematics and Palaeoecology; G. Arratia & G.Viohl (eds.): pp.479-500, 13 figs, 1 tab., 1 app.; Friedrich Pfeil publ., München, Germany.

BESAIRIE, H., 1972. Géologie de Madagascar. I- Les terrains sédimentaires (avec la collaboration de M.COLLIGNON). Ann. Géol. de Madagascar, 35: 463; Tananarive.

DANIEL, J., J. DUPONT & C. JOUANNIC, 1972. Relations Madagascar-Archipel des Comores (N.E. du canal de Mozambique). Sur la nature volcanique du banc du Leven. C.R .Acad. Sci., sér., D, 274: 1784-1787. Paris.

FOREY, P.L., 1989. Le Coelacanthe, La Recherche, 20 (215): 1318-1326. Paris.

FRICKE, H.W. & K. HISSMANN, 1994. Home range and migrations of living Coelacanth *Latimeria chalumnae*. Marine Biology. International Journal on Life in Oceans and coastal waters. 120: 171-180. Berlin, Heidelberg, New York.

GUILCHER, A., 1971. Mayotte Barrier Reef and Lagoon, Comoro Islands, as compared with other Barrier Reefs, Atolls and Lagoons in the World. *In*: Symp. Zol. Soc. London 28: D. R. Stoddart & M.Yonge (eds.), Regional Variation in Indian Ocean Coral Reefs, pp.65-86; Acad. Press. London and New York.

LAVETT-SMITH, C., C. H. RAND & B. SCHAEFFER, 1975. *Latimeria*, the living Coelacanth is ovoviviparous. Science, 190: 1105-1106. New York.

LEHMAN, J.-P., 1952. Etude complémentaire des Poissons de l'Eotrias de Madagascar. Kung. Svenska. Vetenk. Handl., 4 (2): 1-192. Stockholm.

LEHMAN, J.-P., 1966. Crossopterygii. *In*: Traité de Paléon. Piveteau, Masson (éd.), t. IV, (3): 301-412. Paris.

LEHMAN, J.-P., 1978. Coelacanthes (Actinistiens). *In*: Précis de Paléon.Vert., Masson (éd.), pp.110-116. Paris.

LEXIQUE STRATIGRAPHIQUE INTERNATIONAL, 1956. Afrique (Madagascar; H. Besairie & M. Collignon); I.G.C; C.N.R.S. 4 (11): 1-93, Paris.

MAUGE, L .A., J. SEGOUFIN, E. VERNIER & C. FROGET, 1982. Géomorphologie des bancs du Nord-Est du canal de Mozambique. Océan Indien Occidental. Marine Geology, 47 (1/2): 37-55. Elsevier Scientific Publish. Amsterdam.

MILLOT, J. & J. ANTHONY, 1958. Anatomie de *Latimeria chalumnae*; Squelette, muscles et formations de soutien. C.N.R.S (éd.), Paris, t.1: 120 p.

MILLOT, J. & J. ANTHONY, 1965. Anatomie de *Latimeria chalumnae*; Système nerveux et organes des sens. C.N.R.S. (2d.), Paris, t.II: 126 p., 76 pl.

MILLOT, J., J. ANTHONY & D. ROBINEAU, 1978. Anatomie de *Latimeria chalumnae*. C.N.R.S (éd.), Paris, t.III: 198 p.

MOY-THOMAS, J.A., 1935. Coelacanth fishes from Madagascar. Geol. Mag., 71. London.

ROBINEAU, D., 1987. Sur la signification phylogénétique de quelques caractères anatomiques remarquables du Coelacanthe, *Latimeria chalumnae* Smith, 1939. Annales de Sciences Naturelles, Zool., 8 (13): 43-60. Paris.

SCHAEFFER, B., 1952. The Triassic coelacanth Fish *Diplurus*, with observations on the evolution of the Coelacanthini. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 99, (2): 27-78. New York.

SCHULTZE, H.P., 1993. Osteichthyes: Sarcopterygii. *In*: Benton, M.J. (ed.): The Fossil Record 2., 37: 658-663, Chapman and Hall Publ.; London.

SEGOUFIN, J., L. LECLAIRE & M. CLOCHIATTI, 1978. Les structures du canal de Mozambique. Le problème de la ride de Davie. Ann. Soc. Géol. Nord, 97: 309-314, Lille (France).

STENSIÖ, E.A., 1921. Triassic fishes from Spitzbergen, Part I, 1-307, Vienna. (Adolf Holzhausen publ., Upsala).

THOMSON, K.S., 1981. The capture and study of two Coelacanths of the Comoro-Islands, 1972. Nation. Geographic Society Research Reports, 13: 615-622. Washington D.C.

UPTON, B.G.J., 1982. Oceanic Islands. *In*: The Ocean Basins and Margins. Indian Ocean. Stehl & Nairn (eds.) 6 (13): 585-648.

VOROBYEVA, E.I. & D.V. OBRUCHEV, 1967. Sarcopterygii, Coelacanthida (Actinistia). *In*: Fundamentals of Paleontology. Agnatha, Pisces. 11: 457-466. (translated from Russian). Jerusalem.

WATSON, D.M.S., 1927. The reproduction of the Coelacanth fish *Undina*. Proceed. Zool. Soc. London, 2: 454-457.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 423-440

POISSONS DES EAUX INTERIEURES DE MADAGASCAR

Patrick H. de RHAM [1]

27, chemin de Montolivet, CH - 1006 Lausanne, SUISSE

ABSTRACT.- Since the end of the 1980s interest among ichthyologists and in the aquarium trade has increased for the little known and highly endangered fish fauna of Madagascar. Recent research and field surveys have generated a substantial amount of new data on the geographic distribution, ecology, and behaviour of native fish species, including the unexpected discovery of some 15 new endemic species. New preserved and live material has also made it possible to resume modern systematic research on Malagasy fishes, and has brought to light important information on their phylogeny and on that of related groups. These data are often of considerable relevance to biogeography. Madagascar's freshwater ichthyofauna is characterized by a low number of species, a high level of endemism, and the fact that the endemic species occupy basal, primitive positions as compared with the continental members of their respective groups. The geographical distribution of many freshwater species in Madagascar is not well known, and because of widespread extinction of native fish populations, further research is hindered. Nevertheless, available data indicate that the native fish species are unevenly distributed in the island, which can be schematically divided into five main ichthyological regions. The eastern and north-western regions have the most diversified fish fauna, with the eastern region showing the highest number of species of the endemic family Bedotiidae, while the center of diversification of the family Cichlidae is in the Northwest. The three remaining regions, Central, West and Southwest have very depauperated fish faunas. Some aspects of the most prominent fish groups and families are briefly presented. Native fishes are an important and comparatively little known component of Madagascar's biodiversity, and their unique value in our understanding of the island's biogeography has only been recently recognized. If present trends continue, most endemic species could become extinct within one or two decades. It is therefore recommended that fieldwork and collecting be intensified and, as far as possible, conservation measures be taken.

KEY-WORDS.- Madagascar, Fishes, Inland waters, Endemics, Biogeography

RESUME.- Depuis la fin des années quatre-vingt on observe un renouveau d'intérêt de la part des ichtyologues et des aquariophiles pour les poissons indigènes malgaches, groupe peu connu et très menacé. De récentes recherches et collectes sur le terrain ont donné des informations nouvelles sur la distribution géographique, l'écologie et le comportement des espèces indigènes et même, ce qui n'était pas prévu au départ, de découvrir pour la science près d'une quinzaine de nouvelles espèces, toutes endémiques. Le matériel nouveau obtenu, en partie ramené vivant, a permis une reprise de l'étude systématique des espèces malgaches sur une base moderne, ce qui a déjà apporté d'importantes informations sur leur phylogénie et sur celle des groupes auxquels elles sont apparentées. Ces informations ont souvent un intérêt biogéographique considérable. L'ichtyofaune des eaux intérieures malgaches et plus spécialement des eaux douces a trois caractéristiques principales: un nombre faible d'espèces, un taux d'endémisme élevé et la position basale, primitive, des espèces endémique par rapport aux espèces continentales de leur groupes respectifs. La distribution géographique des espèces dans les

[1] Membre correspondant du Muséum d'Histoire Naturelle de Genève

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

eaux intérieures de Madagascar est encore mal connue. Malheureusement les recherches dans ce domaine sont entravées par la disparition rapide des populations d'espèces indigènes. Cependant les informations disponibles montrent que les espèces indigènes de poissons sont très inégalement distribuées dans l'île. Cinq régions « ichtyologiques » peuvent être délimitées. Les deux régions les plus riches en espèces sont celles de l'est et du nord-ouest, la première ayant la plupart des espèces de la famille endémique des Bedotiidae alors que la seconde parait avoir été le centre de diversification des cichlidés à Madagascar. Les trois autres régions, centre, ouest et sud-ouest ont une faune ichtyque très appauvrie. Les caractéristiques des groupes et familles les plus importants de Madagascar sont brièvement passées en revue. Il en ressort que les poissons indigènes sont un élément important, mais comparativement mal connu, de la biodiversité malgache et que leur intérêt unique pour notre compréhension de la biogégraphie de Madagascar n'a été que récemment reconnue. Si l'évolution constatée se poursuit, il faut s'attendre à ce que la majorité de s espèces endémiques disparaissent d'ici une ou deux décennies. Il serait donc recommandé que les prospections et collectes sur le terrain soient intensifiées, et, dans la mesure du possible, que des mesures de protection soient prises.

MOTS-CLES.- Madagascar, Poissons, Eaux intérieures, Endémiques, Biogéographie

INTRODUCTION

En janvier 1991, l'auteur en compagnie de Jean-Claude Nourissat, Président de l'Association France-Cichlid, a entrepris une première mission exploratoire à Madagascar pour voir s'il serait encore possible de trouver et de collecter des cichlidés endémiques que l'on disait être devenus très rares. Bien que ces poissons aient en effet beaucoup décliné, le but du voyage a été atteint puisque 5 des 9 espèces de cichlidés endémiques alors connues ont pu être collectées et ramenées vivantes en France. Quatre missions suivirent, dont une encore en 1991 et la dernière en 1994. Ces missions, à l'exception de la première, ont toutes eu lieux en fin de saison sèche, octobre - novembre, et ont duré entre deux et quatre semaines chacune. Bien que notre intérêt principal porta sur la famille des Cichlidae, des poissons indigènes appartenants à d'autres familles ont aussi été récoltés lorsque ils étaient rencontrés. Les données nouvelles obtenues grâce à ces cinq missions, en particulier sur la distribution géographique des espèces, nous ont paru suffisamment intéressantes pour justifier cette brève présentation générale de l'ichtyofaune malgache. Ce qui suit doit aussi beaucoup aux résultats du travail de terrain et des recherches du petit groupe d'ichtyologues qui, depuis la fin des années quatre-vingt, est à l'origine du renouveau d'intérêt pour cette faune remarquable, peu connue et extrêmement menacée.

CARACTERISTIQUES PRINCIPALES DE L'ICHTYOFAUNE INTERIEURE DE MADAGASCAR

Diversité et endémisme

Le nombre total des espèces qui se rencontrent plus ou moins régulièrement dans les eaux intérieures de Madagascar n'est pas connu avec précision, mais pourrait s'élever

à environ 150. KIENER (1963) cite 121 espèces et STIASSNY (1994) 141. Cependant si l'on ne tient pas compte de poissons se reproduisant en mer ou qui ne pénètrent qu'épisodiquement en eau douce, le nombre d'espèces connues aujourd'hui des eaux douces et faiblement saumâtres de Madagascar est un peu supérieur à 60 (LOISELLE, 1995, en donne 62), ces espèces appartenant à 13 familles. Pour une région tropicale de cette taille (587 000 km^2), la faune des poissons indigènes dulçaquicole de Madagascar est pauvre, ceci au niveau spécifique et plus encore aux niveaux taxinomiques supérieurs. Cette pauvreté est en grande partie la conséquence de l'absence de la plupart des familles de poissons d'eau douce de l'ancien monde. A part quelques poissons-chats, Madagascar ne compte pas de poissons ostariophysaires indigènes et par conséquent sa faune comparée à celle de l'Afrique et de l'Asie est dépourvue de cypriniformes et de la plupart des siluriformes, auxquels il faut encore ajouter des familles afro-asiatiques importantes comme les Notopteridae, Anabantidae et Channidae. Fait quelque peu surprenant pour une île continentale renommée pour être un refuge de formes archaïques, des groupes anciens comme les protoptères, polyptères et osteoglossidés indigènes n'existent pas aujourd'hui à Madagascar bien qu'ils aient pu y vivre par le passé. Tous les poissons d'eau douce sont considérés comme appartenant à des familles périphériques ou d'eau douce secondaires, ce qui veut dire que ce sont des espèces qui a un moment de leur évolution ont pu vivre ou au moins séjourner pendant de longues périodes en eau de mer. L'absence totale d'espèces d'eau douce primaires semble indiquer que le peuplement actuel des eaux douces de Madagascar s'est fait depuis la mer, bien que les lignées des espèces des quelques familles secondaires présentes, comme les cichlidés, étaient très probablement déjà sur place avant que Madagascar ne devienne complètement séparée du bloc indien (STIASSNY, 1994).

Le manque de groupes importants et aujourd'hui souvent dominants sur les continents est une constante de la faune vertébrée malgache et est attribué a un isolement précoce s'opposant à l'arrivée de formes continentales plus compétitives. Pour un organisme strictement dulçaquicole, les vastes étendues d'eau salées qui paraissent avoir entouré Madagascar depuis au moins 60 millions d'années (plus de 160 millions d'années, pour le bloc indo-malgache) ont été encore plus difficiles à traverser que pour un animal terrestre et n'ont pas permis l'arrivée d'un seul poisson d'eau douce primaire.

Une raison accessoire du nombre faible d'espèces endémiques de poissons à Madagascar comparé a d'autres groupes de vertébrés comme les amphibiens et les reptiles (une situation peu commune ailleurs, les poissons d'eau douce étant ordinairement les plus nombreux car représentant à eux seuls au moins le 20% des vertébrés du monde), est qu'aucun groupe de poissons n'a connu de spéciation explosive, seuls les cichlidés avec environ 20 espèces (LOISELLE, 1995; DE RHAM, sous presse) et la famille endémique athérinomorphe des Bedotiidae, qui pourrait atteindre un nombre équivalent d'espèces, montrent des exemple mineurs de radiation spécifique. Ceci pourrait peut-être expliquer pourquoi, comme l'a récemment relevé LOISELLE (1995), la Nouvelle Guinée, une île d'une superficie seulement légèrement supérieure et dont l'ichtyofaune est en certains points comparable, absence des grandes familles de poissons d'eau douce, compte avec 316 espèces indigènes, dont 214 d'eau douce (ALLEN, 1991) plus du double d'espèces que Madagascar. L'existence en Nouvelle Guinée d'un plus grand nombre d'habitats isolés, tels des lacs, a offert de nombreuses possibilités de spéciation allopatrique pour certains groupes, par exemple pour la famille des Melanotaeniidae qui y compte 53 espèces (ALLEN, 1991). La pluviosité plus élevée de la Nouvelle Guinée, encore aujourd'hui en grande partie recouverte de forêts ombrophiles, alimente des systèmes fluviaux plus puissants et plus développés, connaissant des niveaux

d'étiage moins bas qu'à Madagascar. Ce dernier facteur a pu jouer un rôle encore plus important par le passé, Madagascar ayant probablement connu des périodes climatiques très sèches et qui pourraient avoir considérablement réduit la diversité de son ichtyofaune. En Nouvelle Guinée, on peut déduire de la pluviosité actuelle plus forte, que des périodes de sécheresse analogues et peut-être synchrones auraient été moins prononcées et auraient eu moins d'impact sur l'ichtyofaune. Il est aussi important de se souvenir que la Nouvelle Guinée n'est en réalité que l'extension nord de l'Australie, dont elle n'est temporairement séparée que depuis le début du présent interglaciaire. L'ichtyofaune, très proche et en partie commune avec celle de l'Australie (ALLEN, 1991), a donc eu beaucoup plus d'espace pour se diversifié et une fois de plus, on en revient, comparé à celui de toutes les autres grandes îles tropicales du monde, à l'isolement unique de Madagascar.

Pour conclure cette comparaison: si on peut s'attendre à ce que la poursuite des recherches sur le terrain et en systématique produise une augmentation substantielle du nombre d'espèces répertoriées pour Madagascar, il devrait en aller de même pour la Nouvelle Guinée dont les territoires peu connus sont encore plus vastes et où, comme nous l'avons vu, les conditions écologiques sont dans l'ensemble plus favorables aux poissons. On peut donc même prévoir que l'écart numérique entre les deux ichtyofaunes ira en augmentant.

Une autre conséquence attendue de l'isolement de Madagascar est le haut degré d'endémisme de son ichtyofaune qui concorde avec celui des autres groupes de vertébrés de l'île. S'il atteint le taux déjà respectable d'environ 34% pour l'ensemble de l'ichtyofaune, il est presque total si l'on ne prend en compte que les espèces strictement d'eau douce, dont seules 2 ne seraient pas endémiques (REINTHAL & STIASSNY, 1991). Dans leur dernière publication, STIASSNY et RAMINASOA (1994) indiquent les noms de 43 espèces endémiques, d'eau douce et estuariennes, le nombre de genres endémiques se montant à 13 et celui des familles à 2. Mais comme cela ressort déjà d'une comparaison avec le chiffre donné plus haut (LOISELLE, 1995) pour les espèces d'eau douce, le nombre d'espèces endémique de STIASSNY et RAMINASOA est une estimation basse, le nombre réel étant plus proche, voire supérieur à 50, si l'on tient compte d'espèces récemment découvertes, certaines encore confidentielles, et de nouvelles divisions en cours d'espèces nominales anciennes.

D'une manière assez générale et quelques soit le groupe étudié, des études anatomiques et du comportement des espèces endémiques malgaches font ressortir des caractères primitifs et ces espèces sont souvent considérées comme occupant une position basale dans la lignée évolutive de leur groupe. Cet aspect sera traité plus en détail dans la revue des principaux groupes de poissons malgaches.

DISTRIBUTION DES POISSONS A MADAGASCAR

Les résultats de prospections récentes montrent que la distribution des espèces et même des genres à Madagascar et mal connue, plusieurs nouvelles espèces ayant été découvertes depuis 1989 et des espèces déjà connues ayant été rencontrées très en dehors des aires de répartition données précédemment. Ces lacunes dans nos connaissances et le constat de la disparition des poissons indigènes de nombreux habitats, sans qu'il soit toujours possible de savoir avec exactitude quelles espèces les peuplaient, laissent supposer que des populations non relevées, voire même des espèces ont

également pu récemment disparaître sans laisser de traces. Pour cette raison il est probablement trop tard pour connaître la répartition géographiques originelle de plusieurs espèces sans procéder à des extrapolations toujours hasardeuses.

TABLE I. Liste des poissons endémiques de Madagascar et région malgache.

Familles et genres endémiques soulignés. D = espèces exclusivement d'eau douce: H = espèces estuariennes. Espèces au statu incertain = ?.Espèces connues seulement d'un type ou série type, ou connues que d'une seule localité (typique) = *. Espèces de l'est = E; du centre = C; du nord-ouest = NW; de l'ouest = W; du sud-ouest = SW. Noms vernaculaires connus de l'auteur indiqués en majuscules.

CLUPEIDAE
D *Sauvagella madagascariensis* E
D Clupeidé n.sp, Mangarahara/Ambomboa (Sofia) *NW (col.:de Rham, 1992).

ARIIDAE
H *Arius madagascariensis* GOGO

ANCHARIIDAE
D *Ancharius brevibarbis* E, W ? (Ilanana - Onilahy) VAONA
D *Ancharius fuscus* E VAONA

ATHERINIDAE
D *Terramulus kieneri* E
D *Terramulus waterloti* *E

BEDOTIIDAE
D *Bedotia madagascariensis* *E VILY, ZONY
D..*Bedotia geayi* E VILY, ZONY
D *Bedotia longianalis* ? E
D *Bedotia tricolor* ? E
D *Rheocles alaotrensis* E - C
D *Rheocles lateralis* *E ZONY ALA
D *Rheocles pellegrini* *E
D *Rheocles sikorae* E
D *Rheocles wrightae* *E.
D *Rheocles* n.sp. « Andapa » *E. (col.: de Rham, 1993)
D *Rheocles* n.sp. « Mangarahara/Ambomboa (Sofia) » NW (col.: de Rham, 1992)
D *Rheocles* n.sp. « Ankofia-Anjingo » NW (col.: Sparks, 1994)
D *Rheocles* n.sp. « Masoala » E (2 espèces ?, col.: Sparks, 1994)

MUGILIDAE
D *Agonostomus telfairii* E TSINDRANO
(espèce endémique Madagascar/Mascareignes/Comores)

APLOCHEILDAE
(*Pachypanchax*: endémique Madagascar/Seychelles)
D *Pachypanchax omalonotus* NW, W
D *Pachypanchax sakaramyi* E (NW ?)

CYPRINODONTIDAE

D *Pantanodon madagascariensis* E
D *Pantanodon* n.sp. « Masoala » E (col.: Sparks, 1994)
D *Pantanodon* n.sp. « sud-est » E (col.: Sparks, 1994)

AMBASIIDAE
D *Ambassis fontoynonti* E

TERAPONIDAE
D *Mesopristes elongatus* E

CICHLIDAE

D *Paratilapia polleni*	FONY, FIAMANGA
D *Paratilapia bleekeri*	MARAKELY, FONY
D *Ptychochromis oligacanthus* NW	JOBA
H *Ptychochromis sp.* « côte est » E	SAROY
D *Ptychochromis* sp « sud-ouest » W	SARO, KOTRO
D *Ptychochromis nossibeensis* NW (prob. 3 ou plus espèces à Nosy Be)	TSIPOY
D *Ptychochromoides betsileanus* C, W ?	TRONDRO MAINTY
D *Ptychochromoides*. sp. ? *C (col.: Nourissat & de Rham, 1993)	FIAPOTSY
D *Ptychochromoides* n,sp. « Marolambo » E (col.: Reinthal & Stiassny, 1989)	KATRIA
D *Oxylapia polli* * E	SONGATANA
D *Paretroplus dami* NW	DAMBA
D *Paretroplus kieneri* NW	DAMBA
D *Paretroplus maculatus* NW	DAMBA
D *Paretroplus petiti* NW	DAMBA
H *Paretroplus polyactis* E	MASOVOATOAKA
D *Paretroplus* n.sp.*NW (col.:Nourissat & de Rham, 1991)	DBA. MENARAMBO
D *Paretroplus* ? n.sp. NW (col.: Nourissat & de Rham, 1992)	LAMENA

GOBIIDAE
D *Acentogobius therezieni* *
D *Chonophorus macrorynchus* E
D *Glossogobius ankaranensis* *NW (col.: Wilson, 1986)

KRAEMERIDAE
H *Gobitrichonotus arnouldi* E

ELEOTRIDAE

H *Eleotris pellegrini*	
H *Eleotris vomerodentata* *E	
H *Hypsoeleotris tohizonae* E, NW-(Nosy Be) ?	
D *Ophiocara macrolepidota*	
D *Ratsirakia legendrei* C, autre espèce dans l'E ?	TOHOFOTSY
D *Typhleotris madagascariensis* *SW	
D *Typhleotris pauliani* *SW	

Liste établie d'après STIASSNY & RAMINASOA (1994) et LOISELLE (1995) (cichlidés), et tenant compte des découvertes récentes connues de l'auteur. Pour les espèces découvertes depuis 1986, le nom du (des) collecteur(s) et l'année de la première collecte de matériel muséologique sont indiqués.

Il est habituel en biogéographie de diviser Madagascar en trois grandes régions: région est, région centrale et région ouest. Ceci parait acceptable pour les poissons, un petit nombre d'espèces paraissant propres aux hauts plateaux du centre, tandis que la majorité des espèces se trouvent dans les parties basses de l'est et/ou de l'ouest. Cependant la plupart des espèces endémiques ont des aires de distribution plus petites et qui sont même parfois très restreintes. Pour clarifier un peu les choses on peut diviser le territoire malgache en cinq régions ichthyologiques principales (de l'est à l'ouest et du Nord au Sud):

La région Est correspond à la plaine côtière et au versant oriental. Cette région exposée à l'alisé du sud-est a un climat humide et était jusqu'à une époque récente en grande partie couverte de forêt ombrophile. C'est d'après les données actuelles la région la plus riche en espèces indigènes de poissons. STIASSNY (1994) considère que 61% des espèces endémiques sont limitées exclusivement à la région forestière orientale y compris la plupart des espèces de la famille endémique des Bedotiidae. Comme cela avait déjà été observé par REINTHAL et STIASSNY (1991) sur la rivière Namorona, l'aire de répartition des espèces indigènes vers l'intérieur est souvent limitée par des chutes ou des rapides infranchissables, correspondant parfois à l'une des deux falaises du versant Est. La même observation a été faite par nous-mêmes sur la rivière Lokoho du nord-est de Madagascar où la plupart des espèces sont absentes de la cuvette d'Andapa à cause des rapides de Belaoka situés à environ 90 km de la côte. Pour cette raison les bassins supérieurs de certains cours d'eau importants du versant Est sont plutôt à inclure dans la région centrale. De toute manière la région orientale est écologiquement très hétérogène et comprend des milieux naturels très différents. Ainsi à la hauteur d'Ambila-Lemaitso on trouve d'abord, séparé de l'océan par une étroite bande sableuse, le canal légèrement saumâtre des Pangalanes avec une faune essentiellement estuarienne, dont deux cichlidés endémiques, *Paretroplus polyactis* et *Ptychochromis* sp. « Est ». Directement derrière suit une zone de sols podzoliques (humus brute sur sable de quartz blanc) avec des eaux noires et acides, petits lacs et cours d'eau drainant par endroit des marais à *Pandanus* et peuplés de *Bedotia* cf. *geayi.* et de *Paratilapia* cf. *bleekeri.* Plus à l'intérieur, les cours d'eau rapides des reliefs ont généralement des eaux claires, très légèrement acides ou neutres, peuplées de Bedotiidés différents de ceux des eaux noires, de gobiidés et d'eleotridés et parfois de Kuhliidés (*Kuhlia rupestris*). Cependant certain cours d'eau, en particulier les plus importants comme le Mangoro, ont des eaux troubles à cause de l'érosion provoquée par l'homme dans leur versants supérieurs. La turbidité du Mangoro parait avoir beaucoup augmenté depuis ces 20 dernières années (obs. pers.).

La région centrale comprend les hauts plateau du centre de l'île y compris la partie supérieur de certains bassins drainant vers l'est. Vers l'ouest il est difficile de fixer une limite précise à la région. On peut choisir arbitrairement la cotte de 600 m encore que plusieurs espèces de l'ouest n'atteignent pas cette altitude. L'ichthyofaune des hauts plateau est très pauvre et probablement ne comptait guère plus de 5 espèces, dont seulement 2 ou 3 seraient restreintes à cette région. Parmi ces dernières, *Ratsirakia legendrei*, est probablement éteint aujourd'hui. Cet éleotridé, atteignant une assez grande taille, représentait autrefois une ressource alimentaire importante; ARNOULT (1959) le dit: « très commun sur les hauts plateaux ». Le « marakely à bosse », *Ptychochromoides betsileanus*, un grand cichlidé, autrefois très commun dans certains milieux des hauts plateaux (KIENER, 1959, 1963), en particulier dans le Lac Itasy où il était appelé « trondro mainty », est un autre exemple d'extermination brutale d'une espèce. Une petite population relique de ce poisson, que l'on craignait éteint, vient d'être retrouvée dans un affluent de l'Onilahy, très au sud de l'aire précédemment connue pour l'espèce

(NOURISSAT, 1995; LOISELLE, 1995; DE RHAM, sous presse). Aujourd'hui la plupart des habitats aquatiques des hauts plateaux ne contiennent que des espèces introduites et le cichlidé indigène « marakely », *Paratilapia* (*polleni*) *bleekeri*, autrefois largement répandu à travers l'île (KIENER, 1963; KIENER & MAUGE, 1966), a presque totalement disparu des parties hautes de son aire originelle. Comme conséquence d'une érosion généralisée, d'une population humaine relativement dense et en forte augmentation et des déversement d'eau boueuse provenant des rizières, la plupart des rivières des hauts plateaux ont des eaux turbides fortement chargées en matière en suspension et souvent de mauvaise qualité. Ce facteur, auquel vient s'ajouter la concurrence des espèces introduites, a certainement grandement contribué à l'élimination d'espèces exigeantes en ce qui concerne la qualité de l'eau, comme *P. betsileanus* (KIENER, 1959).

La région du nord-ouest commence au nord de l'île et englobe toutes les zones de basse altitude du versant ouest jusqu'à une limite méridionale située un peu au sud du Cap Saint André (T. Vilanandro). Cette région vient au second rang en ce qui concerne la richesse en espèces indigènes et endémiques et la découverte récente de cinq espèces endémiques nouvelles, deux cichlidés (NOURISSAT, 1992, 1993; DE RHAM, 1993), deux bedotiidés et d'un clupéidé d'eau douce (obs. pers., SPARKS, comm.) montre que l'ichtyofaune du nord-ouest est encore peu connue et pourrait égaler en diversité celle de la région Est. La famille la plus importante de la région est celle des Cichlidae avec un nombre minimum de 9 espèces (LOISELLE, 1995; DE RHAM, sous presse), dont 6 (y compris le « lamena ») appartiennent au genre *Paretroplus* (sur les 7 du genre). Pour cette raison la limite sud de l'espèce la plus méridionale (sur le versant ouest) de Paretroplus, *P. petiti* (KIENER, 1963; KIENER & MAUGE, 1966) a été choisie comme limite de la région au sud. Cette faune comparativement riche s'explique probablement par un climat plus humide (comparé aux zones situées plus au sud), la région du Sambirano qui comprend l'île de Nosy Be étant même humide et primitivement couverte de forêt ombrophile. Les nombreux lacs et plaines d'inondation saisonnières de la région créent aussi des conditions très favorables pour les poissons, en particulier pour les cichlidés. La qualité des eaux est variable, mais la plupart des lacs ont aujourd'hui des eaux à forte turbidité et peu ou pas de végétation aquatique, en quoi ils semblent s'être profondément modifiés au cours des dernières cinquante années. Contrairement à ce que la littérature nous faisait croire (KIENER, 1963) la plupart des analyses des eaux faites dans la région ont donné des teneurs peu élevées en carbonates de calcium et autres sels minéraux dissous, la dureté totale ne dépassant que rarement la valeur de 3° allemands. Malgré cela le pH, en particulier de l'eau des lacs est généralement nettement alcalin, avec des valeurs proche de 8 ou même un peu plus. La rivière Ankofia-Anjingo prospectée en octobre 1993 faisait exception à cette règle, son eau limpide, très douce était légèrement acide. Cet habitat avait une des plus grande diversité en espèces indigènes que nous ayons pu observer à Madagascar et comprenait même plusieurs espèces estuariennes comme *Scatophagus tetracanthus* et *Mugil* cf. *microlepis*.

La région ouest, qui s'étend plus au sud et comprend la majeure partie des immensités du versant ouest, reste une énigme en ce qui concerne les poissons. D'après le peu de littérature existante, les espèces endémiques paraissant y être très peu nombreuses, les cichlidés étant réduit à 2 espèces, *Paratilapia* sp. et *Ptychochromis* sp., la dernière localisée au sud (Onilahy). Bien que le climat plus sec puisse expliquer une certaine réduction de la diversité, la région n'en est pas moins arrosée par plusieurs fleuves dont les plus grands, la Manambolo, la Tsiribihina et le Mangoki, offrent avec leurs lacs satellites des habitats favorables aux poissons et qui sont très productifs pour la pêche (KIENER, 1963). La plupart des études piscicoles sur la région ont été réalisées

avant les années soixante. Des prospections plus récentes, malheureusement très ponctuelles, n'ont rien apporté de nouveau. Il est vrai qu'une grande partie de la région qui est souvent d'accès très difficile, n'a pas fait l'objet de prospections systématiques et ceci est particulièrement vrai pour les zones plus distantes de la mer et peu peuplées, où les espèces marines et introduites sont susceptible d'être moins dominantes. Notre expérience d'autres région semble indiquer que des recherches de terrain plus poussées devraient permettre de trouver quelques espèces indigènes d'eau douce supplémentaires, à moins qu'elles aient déjà disparu. Mais l'ichtyofaune de la région restera sans doute pauvre comparée à celle de l'est et du nord-ouest. La raison de cette pauvreté est inconnue (ancien épisode climatique sec ?). Une étude récente (LOISELLE & STIASSNY, 1993) du matériel de musée de l'espèce nominale *Paratilapia polleni*, montre que des exemplaires collectés dans le Lac Ihotry correspondraient à un espèce distincte encore non décrite. On ne sait pas si cette espèce existe toujours. Très rare et peut-être déjà éteinte, la « race » de *Ptychochromis oligacanthus* décrite par Kiener (1963; KIENER & MAUGE, 1966) de l'Onilahy est également considérée aujourd'hui comme étant une espèce distincte. L'isolement de cette espèce de *Ptychochromis* dans le sud de la région est difficilement explicable. D'après nos recherches ce poisson survivrerait peut-être en très petit nombre dans le Lac Andronomay près de Tongobury (NOURISSAT & DE RHAM, 1995, sous presse).

La région sud-ouest correspond au sud de Madagascar qui s'étend jusqu'à environ 250 km au sud du Tropique du Capricorne à l'exclusion de la côte sud-est humide. Le climat est semi-aride et de grandes zones sont couvertes par le bush xérophytique du sud-ouest, également en voie de destruction dans plusieurs endroits. La région ne comprend que quelques rivières semi-permanentes et l'ichtyofaune d'eau douce est par conséquent très pauvre. Cependant c'est dans des habitats karstiques de la région que les deux premiers poissons cavernicoles de Madagascar, *Tiphleotris madagascariensis* et *T. pauliani*, Eleotridae, ont été découverts. Signalons à ce propos qu'une troisième espèce cavernicole, *Glossogobius ankaranensis* également dépigmentée et aveugle, mais appartenant à la famille voisine des Gobiidae a été récemment décrite (BANISTER, 1994) du massif karstique de l'Ankarana à l'autre extrémité de Madagascar.

Cette division de Madagascar en cinq régions est assurément schématique et bien qu'elle corresponde à une certaine réalité biogéographique, chaque région devrait être subdivisée en plusieurs entités plus petites pour donner une image représentative des habitats aquatiques et de leurs faunes associées. KIENER (1963) donne une description détaillée des eaux intérieures et des zones de pêche les plus importantes de Madagascar.

PRINCIPAUX GROUPES ET FAMILLES DE POISSONS MALGACHES

Espèces périphériques marines

Bien que les espèces endémiques d'eau douce soient le principal sujet de cette présentation, les espèces périphériques, d'origine marine récente et le plus souvent non endémiques, ne peuvent en être absentes, car, quantitativement. elles sont l'élément le plus important de l'ichtyofaune indigène des eaux intérieures de Madagascar. Ces espèces ont aussi souvent un comportement différent à Madagascar comparé à celui dont elles font preuve le long des côtes continentales. Ce groupe artificiel comprend non seulement

de nombreuses espèces non apparentées entre elles, mais également des poissons ayant des modes de vie et des comportements très différents. Schématiquement ont peut les diviser entre espèces anadromes, catadromes et un grand groupe d'espèces pour lesquelles on ne connaît généralement pas bien la signification et l'importance pour leur cycle biologique de leurs séjours plus ou moins prolongés en eau douce. Il ne semble pas y avoir à Madagascar d'espèces strictement anadrome du type saumon (*Salmo salar*). Les gobies sicydiinés, 3 espèces rapportées pour Madagascar (STIASSNY, 1994) vivent au stade adulte et se reproduisent dans des cours d'eaux côtiers, généralement très rapides. Les larves sont entraînées à la mer par le courant où après une période de vie pélagique elles remontent, parfois en masse (« bichiques »), les rivières, pour s'y établir et prendre la forme adulte. L'auteur suspecte que certaines autres espèces, par exemple le mulet d'eau douce *Agonostomus telfairii*, pourraient avoir un cycle biologique semblable, bien que dans le cas de cette espèce, ARNOULT (1959) certifie que tout son cycle biologique s'accomplit dans ses habitats d'eau fortement courante. On ne sait rien de la biologie du remarquable teraponidé d'eau douce endémique, *Mesopristes elongatus*, si ce n'est que tous les exemplaires (adultes) dont on connaît l'origine proviennent uniquement d'habitats fluviatiles des hauteurs de l'est (VARI, 1991). De même une espèce comme *Kuhlia rupestris*, cette fois largement répandue dans l'aire indo-pacifique, parait, à Madagascar, passer la plus grande partie de sa vie adulte dans des rivières d'eau claire et courante. Elle est, cependant, certainement catadrome. Typiquement catadromes, 3 espèces d'anguilles, *Anguilla bicolor, A. marmoratus, A. mossambica*, vivent à Madagascar et atteignent même les hauts plateaux (ARNOULT, 1959; KIENER, 1963).

Le mode de vie de la plupart des espèces marines/estuariennes, qui particulièrement dans l'ouest, comptent souvent parmi les espèces dominantes des habitats d'eau douce de basse altitude, est généralement mal connu. On ne sait pas dans la plupart des cas, si leurs migrations dans les eaux douces sont opportunistes, facultatives ou au contraire, sont une partie importante, voire obligatoire de leur cycle biologique. Chez plusieurs espèces, seuls les individus juvéniles paraissent pénétrer et vivre pendant plusieurs mois et peut-être plus, en eau douce. Ceci est le cas de *Scatophagus tetracanthus*, une espèce que l'on peut rencontrer très à l'intérieur des terres, aussi bien dans les lacs que les rivières, à condition qu'il y ait au moins un accès saisonnier à la mer. Contrairement à ce qui a été parfois écrit, il apparaît que la qualité physico-chimique des eaux ne joue pas un grand rôle et que cette pénétration en eau douce d'espèces marines peut aussi se produire dans les cours d'eau de la côte est, s'il n'y a pas des chutes et rapides infranchissables. Ainsi *S. tetracanthus* et d'autres espèces marines/estuariennes remontent le fleuve côtier Lokoho (nord-est, région d'Andapa) sur près de 100 km, jusqu'aux rapides de Belaoka à environ 400 m d'altitude, ceci malgré un courant assez fort et une eau extrêmement douce. Ce comportement de *S. tetracanthus* à Madagascar est étonnant, car, de source sûre, sur la côte du Kenya, la même espèce ne se rencontre que dans des habitats marins et ne pénétrerait jamais en eau douce (LOISELLE, comm. pers.). Notons que dans le même Lokoho, nous avons trouvé une population résidente de *Paretroplus* cf. *polyactis*, un cichlidé endémique, considéré auparavant comme uniquement estuarien. Certaines espèces estuariennes, comme le « gogo » ou poisson-chat « marin » (anglais: sea catfish) *Arius madagascariensis* (endémique) paraissent également être capable d'effectuer tout leur cycle biologique en eau douce.

Des observations comme celles mentionnées pour *S. tetracanthus*, semblent indiquer que la capacité exceptionnelle des espèces marines de coloniser les eaux douces à Madagascar, provient essentiellement de la concurrence réduite et de la disponibilité de

niches non occupées résultant de la quasi absence d'une ichtyofaune d'eau douce spécialisée. En comparaison, d'autres facteurs supposés faciliter une adaptation dulçaquicole des espèces marines, tels que l'alcalinité de l'eau, une teneur élevée en minéraux dissous, la proximité de mangroves, l'amplitude des marées et une transition graduelle de l'eau de mer à l'eau douce (KIENER,1963, 1965, 1966; KIENER & RICHARD-VINDARD, 1972), ne paraissent jouer qu'un rôle secondaire. Cependant, ces facteurs peuvent fort bien expliquer l'abondance et la haute productivité locales de ces espèces, comme cela est observé dans plusieurs zones de pêche de l'ouest. Une fois de plus, Madagascar se profile comme un site exceptionnel pour l'étude de processus évolutifs et adaptatifs, dans ce cas, le passage d'une vie marine à une vie dulçaquicole.

Cichlidés et autres groupes endémiques

Cichlidae. La famille percomorphe des cichlidés est à bien des égards remarquable parmi les poissons (STIASSNY, 1993), ce qui explique l'intérêt très actif que continuent à lui manifester ichtyologues et aquariophiles. Tous les cichlidés donnent des soins parentaux (parmi lesquels on peut distinguer différents modes) à leur ponte et à leur jeunes; la garde des jeunes devenus mobiles et autotrophes pouvant se prolonger sur plusieurs semaines, voire plusieurs mois. La famille est très diversifiée en Afrique, en particulier dans les Grands Lacs de l'Est africain où les cichlidés ont été l'objet de radiations spécifiques d'une ampleur probablement unique chez les vertébrés. On dénombre également un nombre important d'espèces en Amérique tropicale. Hors de ces deux régions principales, quelques espèces d'origine africaines ont atteint le Liban au Proche Orient, une espèce isolée a été récemment découverte dans le sud de l'Iran et 3 espèces appartenant au genre *Etroplus* sont confinées aux régions côtières de l'Inde méridionale et de Ceylan. Enfin à Madagascar, les cichlidés, avec approximativement 20 espèces (LOISELLE,1995), toutes endémiques, forment le groupe le plus important de poissons d'eau douce indigènes de l'île. Cependant ce nombre d'espèces est très réduit si on le compare à celui des espèces africaines dont le nombre dépasserait le millier. Les cichlidés sont aussi le groupe le mieux connu, les cichlidés malgaches ayant fait l'objet d'une révision de KIENER et MAUGE (1966) et de plusieurs autres publications portant sur différents aspect de leur taxinomie, distribution, biologie, comportement et relations phylogénétiques (STIASSNY, 1994, 1993, 1991). Cependant les lacunes de cette connaissance sont bien montrées par la découverte de trois, voire de quatre espèces, totalement nouvelles, pendant les dernières six années et aussi par le fait que la systématique des espèces connues antérieurement n'est pas encore totalement clarifiée.

Les cichlidés malgaches peuvent être divisé en deux groupes, les ptychochromiinés et les paretroplinés. Le premier regroupe (LOISELLE, 1995) les genres *Paratilapia* (3 spp.), *Ptychochromis* (5 spp.), *Ptychochromoides* (2-3 spp.) et peut-être *Oxylapia* (1 sp., STIASSNY (pers. comm.), aurait tendance à penser que ce genre monospécifique est plus proche des peretroplinés). Toutes les espèces de ce groupe se caractérisent par la possession de 3 épines à la nageoire anale. Le second groupe comprend uniquement le genre *Paretroplus* avec 6 espèces plus une espèce étroitement apparentée, nouvelle et encore non décrite, le « lamena », qui cependant parait suffisamment différente pour justifier la création d'un genre monospécifique nouveau.

Jusqu'à il y a peu, les ptychochromiinés étaient considérés par la majorité des spécialistes (PELLEGRIN, 1933; REGAN, 1920; KIENER & MAUGE, 1966) comme apparentés à certains cichlidés africains, dont les tilapiinés, alors que l'évidente parenté de

Paretroplus et d'*Etroplus* a été reconnue très tôt. Cependant, STIASSNY (1991), à la suite d'une étude anatomique comparée minutieuse, estime qu'il n'y a aucune parenté proche entre les ptychochromiinés et les cichlidés africains et que l'ensemble des cichlidés malgaches, plus les trois espèces sud-asiatiques d'*Etroplus*, forment un groupe naturel représentant la lignée existante la plus ancienne des Cichlidae. Cependant, si l'ancienneté des cichlidés malgaches fait l'unanimité, certains spécialistes n'acceptent pas toutes les conclusions de Stiassny et persistent à croire en un certain degré de parenté entre ptychochromiinés et tilapiinés (ALLGAYER, pers. comm.). Par contre, ils considèrent que les *Paretroplus* et *Etroplus* constituent un groupe à part, probablement encore plus primitif, certains allant même jusqu'à parler d'eux en terme de « para-cichlidés ». Il faut espérer que dans un proche avenir le sequençage de l'ADN et d'autres techniques moléculaires pourront conforter une de ces opinions et contribuer ainsi à résoudre cet intéressant problème phylogénétique et biogéographique.

Le fait que les *Paretroplus* malgaches et les *Etroplus* indiens aient si peu divergé après des millions d'années de séparation constitue à n'en pas douter un fait remarquable. Il est vrai qu'une espèce de *Paretroplus* et les trois espèces d'*Etroplus* sont estuariennes et qu'il a même été possible de garder un groupe d'*E. maculatus* pendant plusieurs mois et en parfaite condition en eau de mer pure (obs. pers.). Ces espèces pourraient donc traverser des bras de mer étroits où se propager à la faveur d'un système de lagunes saumâtres. Leur biologie et leur comportement les rendent, par contre, tout à fait incapables de traverser aujourd'hui la moitié de l'Océan Indien. Par conséquent cette lignée, avec des espèces très semblables aux actuelles, devait déjà exister avant que la proto-Inde ne se détache de Madagascar, ou, tout au moins, avant que la distance entre les deux masses ne devienne top importante. On peut même avancer, à titre d'hypothèse, que cette lignée particulière de cichlidés s'est différenciée, probablement à partir d'un ancêtre marin, dans les lagunes côtières de la grande île indo-malgache. Ceci s'est peut-être même passé au moment où le début du rift entre Madagascar et l'Inde a du produire un important système de lagunes et de lacs. Il est en effet très intéressant du point de vue biogéographique de constater que la distribution des genres *Paretroplus* et *Etroplus* s'accorde avec les résultats de récentes recherches géophysiques, qui indiquent que la masse indo-malgache s'est séparée de l'Afrique il y a environ 165 millions d'années, alors que le rift entre Madagascar et l'Inde, qui a été suivi par la dérive de l'Inde vers sa position actuelle, ne se serait produit que 100 millions d'années plus tard (RABINIWITS, *et al.*, 1983).

A Madagascar les récentes prospections ichtyologiques et collectes de cichlidés ont conduit à des découvertes qui soulèvent plusieurs intéressantes questions d'ordre taxinomique et biogéographique et qui sont encore loin d'être toutes résolues. Ainsi l'examen de matériel nouveau et vivant du plus populaire des cichlidés malgache, le « marakely » ou « fony », a permis par comparaison avec le matériel type ancien, de rétablir l'espèce *Paratilapia bleekeri* Sauvage, 1882, que Pellegrin en 1904 avait mis en synonymie avec *P. polleni* Bleeker, 1868. Cependant certains aspect de la distribution géographique de ces deux formes sont difficiles à expliquer et la systématique de *Paratilapia* pourrait être plus complexe qu'il n'y parait à première vue. Sans entrer dans trop de détails, disons que la principale interrogation provient de l'isolement de la population typique de *P. polleni* sur l'île de Nosy Be. D'après l'échantillonnage disponible, des population de morphologie et coloration *polleni* (forme plus élancée et petits points clairs sur le corps) ne se retrouvent ailleurs que dans la moitié sud de Madagascar. La moitié nord de la Grande Ile et donc les régions les plus proches de Nosy Be, étant peuplées par des populations de type *P. bleekeri* (morphologie plus

trapue et grands points clairs sur le corps). La découverte de populations isolées, tant au nord qu'au sud, et différant substantiellement de *P. bleekeri* et de *P. polleni,* complique encore le problème.

L'examen de matériel nouveau et vivant de l'espèce nominale *Ptychochromis oligacanthus* a montré, comme on pouvait s'y attendre, que les populations isolées de la côte est et du nord-ouest, sont, d'après les critères de la taxinomie moderne, deux espèce distinctes, la seconde correspondant à la population type (localité typique: fleuve Sambirano). Bien que cela ait été tenté, il n'a pas été possible d'obtenir des exemplaires des deux autres « races » de *P. oligacanthus* décrites par KIENER (1963; KIENER & MAUGE, 1966), celle du centre-nord (Madritsara) étant éteinte et celle du sud-ouest (Onilahy), devenue extrêmement rare, si elle n'a pas également disparu. Par contre des exemplaires de *Ptychochromis,* collectés par l'auteur en 1991 dans un des lacs de cratère de l'île de Nosy Be, se sont révélés être bien distincts des formes de l'île principale et par conséquent appartenir à une espèce propre. Plus encore, les populations de différents lacs de Nosy Be (l'île en compte une douzaine), échantillonnées en 1994 par Loiselle, paraissent montrer d'un lac à l'autre des différences du patron de coloration, suffisamment importantes et stables, pour justifier leur séparation au niveau spécifique (LOISELLE, 1995). Ainsi à l'intérieur même de l'île de Nosy Be, on aurait un cas de spéciation insulaire remarquable.

Les connaissances nouvelles acquises sur les genres *Paratilapia* et *Ptychochromis* ne sont que deux exemples des résultats des récentes recherches sur les cichlidés entreprises à Madagascar. Ces exemples ont été choisis pour leur intérêt biogéographique, mais on pourrait en donner plusieurs autres. Dans un domaine de recherche différent, l'élevage réussi en aquarium d'une espèce récemment découverte, le paretropliné « lamena », a permi d'observer un comportement parental nouveau pour les cichlidés (DE RHAM, 1995). Chez cette espèce, le mâle semble s'occuper seul des soins rapprochés aux oeufs et aux jeunes jusqu'au stade de la nage libre, la femelle ne participant à la garde des jeunes qu'à partir de ce stade. Chez les autres cichlidés pondeurs sur substrat, c'est très généralement le contraire, la femelle ayant le rôle prépondérant, surtout aux premiers stades du développement de la ponte. Si ce comportement, que l'on peut considérer comme primitif, était confirmé pour l'espèce et éventuellement pour d'autres paretroplinés, cela pourrait contribuer à notre compréhension sur l'évolution et l'origine encore mystérieuse, mais très probablement marine, des cichlidés (STIASSNY, 1993).

A Madagascar, les aires de distribution de plusieurs espèces, « lamena », *Oxylapia polli. Ptychochromoides* sp « Marolambo », etc., restent mal connues et l'identité taxinomique de deux grands exemplaires de cichlidés collectés en 1993 près d'Ambalavao demeure obscure. Stiassny estime qu'ils appartiennent à une espèce de *Ptychochromoides* nouvelle. Avec une longueur totale d'environ 400 mm, ces exemplaires sont les plus grands cichlidés indigènes jamais mesurés à Madagascar.

Aplocheilidae et Cyprinodontidae. Les **Aplocheilidae** étaient autrefois inclus dans les Cyprinodontidae (PARENTI, 1981), c'est pourquoi nous les traitons ensemble. Les Aplocheilidae regroupent la majorité des genres et espèces, toutes de petite taille, de cyprinodontes de l'ancien monde, connus sous le nom populaire de « killis » (killifishes) par les aquariophiles. Cette famille d'eau douce secondaire est surtout représentée en Afrique où elle compte de très nombreuses espèces dont la plupart appartiennent aux trois genres principaux, *Epiplatys, Aphyosemion et Notobranchius.* Les espèces asiatiques sont beaucoup moins nombreuses et font toutes partie du genre *Aplocheilius.*

La majorité des espèces d'*Aplocheilius* se rencontrent dans le sud de l'Inde et l'île de Ceylan. Seule une espèce estuarienne, *A. panchax*, a une aire beaucoup plus vaste, s'étendant de l'Inde à la région malaise où elle déborderait même de la ligne de Wallace (BLEHER, comm. pers.). A Madagascar la famille est représentée par le genre *Pachypanchax* avec seulement deux espèces, *P. omalonotus* et *P. sakaramyi*, actuellement reconnues. Une troisième espèce, *P. playfairii*, est propre aux Seychelles dont elle est l'unique poisson d'eau douce.

L'aire de répartition de *P. omalonotus* englobe toute la moitié nord des basses terres (jusqu'à 600 m. environ) du versant ouest, selon la littérature, au sud jusqu'à la hauteur de Morondava (ARNOULT, 1959; KIENER, 1963). Bien que nous n'ayons pas pu retrouver l'espèce près de cette dernière localité, nous avons pu la collecter dans plusieurs stations comprises entre le km 237 de la route Tananarive - Majunga jusqu'à une petite rivière coulant vers l'ouest en direction du massif de l'Ankarana entre Ambilobe et Anivorano Nord. Les différentes populations ont des coloration très variables, avec des poissons complètement bleus (km 237), d'autres populations ayant les nageoires jaunes ou oranges (Ambanja), ou montrant de nombreux points rouges sur le corps (Anjingo-Ankofia). Même sur l'île de Nosy Be, on trouve des populations « bleues » et « rouges » (LOISELLE, comm. pers.). Il est difficile à l'heure actuelle de dire s'il s'agit d'une variabilité intraspécifique ou si le taxon *P. omalonotus* englobe différentes espèces. Quant à *P. sakaramyi* son aire parait restreinte aux cours d'eau descendant de la Montagne d'Ambre dans l'extrême nord de Madagascar, son extension géographique, sans doute très réduite, n'étant pas connues avec précision. Remarquons à ce propos, que la petite rivière Sakaramy, de laquelle proviennent les types de l'espèce et dans laquelle Loiselle vient de la retrouver près de Joffreville, coule nettement en direction de l'est et que *P. sakaramyi* n'est donc pas restreint au versant ouest comme cela est curieusement dit par ARNOULT (1959) et KIENER (1963). Le nouveau matériel obtenu par Loiselle, en grande partie maintenu vivant, a permis de constater que *P. sakaramyi* était bien différent de *P. playfairi*. Ceci est également contraire à ce qui avait été avancé au moment de sa découverte et qui a été constamment répété par la suite, les auteurs cités plus haut considérant ce poisson comme une sous espèce, voire une simple forme géographique de *P, playfairii*. En fait comme on pouvait s'y attendre, *P. sakaramyi* est plus proche de *P. omalonotus*, tout en s'en distinguant nettement par la coloration.

Parmi les Aplocheilidae, les *Pachypanchax* paraissent être des formes primitives peu spécialisées et qui une fois de plus pourraient être considérées comme le groupe soeur du reste de la famille. Ils semblent beaucoup plus proches des *Aplocheilius* asiatiques que de n'importe quel groupe africain et en particulier sont bien différents des *Nothobranchius* est-africains. On retrouve donc un peu la même situation que celle des *Paretroplus* malgaches et des *Etroplus* sud-indiens.

Les Cyprinodontidae, après le démembrement de la famille par PARENTI (1981), ne sont plus représentés à Madagascar que par l'unique espèce *Pantanodon madagascariensis* (ARNOULT, 1959). A vrai dire, la position systématique de cette petite espèce, connue seulement d'un bassin de la côte est, n'est pas claire. Peu après sa découverte, elle avait été rapprochée des *Oryzias* asiatiques, pour être finalement incluse dans le genre *Pantanodon* Myers, 1955, dont l'espèce type et seul autre espèce, *Pantanodon podoxys*, provient de la côte est-africaine. Cependant aujourd'hui on aurait des doutes sur la réelle parenté de ces deux espèces (LOISELLE, comm. pers.), *P. podoxys* étant un poisson d'eau saumâtre, inféodé à la mangrove, alors que *P. madagascariensis*

vit en eau douce à bonne distance de la mer et de surcroît les deux espèces seraient morphologiquement assez différents.[2]

Quoiqu'il en soit un ne peut qu'être frappé par la faible diversité des cyprinodontes à Madagascar, surtout si on la compare au foisonnement d'espèces africaines. Leur manque de spécialisation étonne aussi et l'on peut se demander, par exemple, pourquoi à la différence de l'Afrique et de l'Amérique du Sud, Madagascar ne compte aucune espèce « annuelle ». Pourtant, en particulier dans le nord-ouest, de grandes zones périodiquement inondées paraissent offrir des conditions idéales pour ces espèces spécialisées des milieux aquatiques temporaires.

Bedotiidae. Cette famille athérinomorphe est une des deux familles endémiques de Madagascar. Bien que considérée périphérique par STIASSNY (1994) toutes ses espèces sont strictement dulçaquicoles. La famille comprend deux genres, *Bedotia* et *Rheocles*. *Bedotia,* comporte 4 espèces décrites -*B. geayi, B. longtanalis, B. madagascariensis, B. tricolor* - mais seuls deux de ces noms, *B. geayi* et *B. madagascariensis*, paraissent correspondre à des populations et localités plus ou moins connues. Cependant STIASSNY (1994) estime qu'une étude plus poussée du genre *Bedotia*, qui semble occuper toute la longueur de la côte est, mettrait en évidence plusieurs espèces nouvelles. Le genre *Rheocles*, révisé par STIASSNY (1990), ne comporte à l'heure actuelle que 5 espèces reconnues - *R. alaotrensis*, *R. lateralis*, *R. pellegrini*, *R. sikorae*, *R. wrightae* - , une espèce, *R. lateralis*, ayant été décrite (STIASSNY & REINTHAL, 1992) après cette révision. Cependant au moins 4 nouvelles espèces seraient sur le point d'être décrites, dont 2 proviennent du nord-ouest de Madagascar. Contrairement à ce qui a été cru pendant longtemps, l'aire de distribution de la famille n'est donc pas limitée au versant est. Plusieurs bassins fluviaux susceptibles de compter des espèces de *Rheocles* n'ayant pas encore été bien prospectés, de nouvelles découvertes paraissent probables. Cependant au moins trois espèces connues, *R. alaotrensis*, *R. sikorae* et *R. wrightae,* sont menacées, les deux dernières nommées étant même probablement déjà éteintes (STIASSNY, 1990). Sur le plan de la biogéographie générale, il est intéressant de rappeler que la spécialiste des Bedotiidae, considère que la famille phylogénétiquement la plus proche est celle des poissons arc-en-ciel, Malanotaeniidae, de la région australienne (STIASSNY, 1990). Les Melanotaeniidae comme les Bedotiidae étant des poissons uniquement dulçaquicoles, il semblerait que cette parenté soit un argument de plus pour placer les deux familles parmi les poissons d'eau douce secondaires (pas périphériques).

Anchariidae. Cette seconde famille endémique, de création récente (DE PINNA, 1992), ne comprend à l'heure actuelle que deux espèces du même genre, *Ancharius brevibarbis* et *A. fuscus*. Les origines et parentés phylogénétiques de ces siluriformes strictement d'eau douce restent mystérieuses. Longtemps rattachés à la famille des Ariidae (appelés « sea catfishes » en anglais), MO (1991) a montré qu'ils partageaient des caractères communs avec les Mochokidae, famille d'eau douce primaire de poissons-chats africains, dont le genre le plus important, *Synodontis*, comprend de nombreuses espèces et a replacé *Ancharius* dans les Mochokidae. L'apparence externe de ces poissons, forme du corps et possession d'une longue nageoire adipeuse (courte chez les Ariidae), rappelle en effet plus celle des *Synodontis*, que celle des *Arius* (plusieurs espèces estuariennes à Madagascar). Dans une étude ultérieure, DE PINNA (1992) a interprété les similitudes entre *Ancharius* et les Mochokidae comme une convergence et

[2] Après la préparation de cet article, l'auteur a appris que deux nouvelles espèces de *Pantanodon* ont été récemment découvertes sur la côte est, une au nord péninsule de Masoala, et l'autre au sud, près de Manajara (LOISELLE, pers. comm.)

estime que les arguments en faveur d'un rapprochement avec les ariidés l'emportent. Cependant le doute subsistant sur la parenté phylogénétique d'*Ancharius*, il a préféré créer pour eux la famille des Anchariidae. Certains indices laissent penser que les anchariidés pourraient constituer un groupe primitif, basal par rapport aux deux familles. A cause de leur parenté supposée avec les ariidés, en majorité marins ou estuariens, STIASSNY (1995) place les anchariidés parmi les familles périphériques. Cependant si une parenté plus proche avec les mochokidés revenait d'actualité, la logique voudrait qu'ils soient considérés comme une famille d'eau douce primaire. Ce seraient alors les seuls poisons d'eau douce primaires de Madagascar ! Ceci montre que la notion de poissons d'eau douce primaires, secondaires et périphériques n'est pas toujours exempte de subjectivité. Tous les auteurs (KIENER, 1963; ARNOULT, 1959) donnent pour les deux espèces d'*Ancharius* une aire de distribution strictement limitée aux eaux courantes du versant est. Nous avons donc été surpris de collecter un exemplaire d'*Ancharius* cf. *brevibarbis* dans la rivière Ilanana, un affluent de l'Onilahy qui débouche dans le Canal du Mozambique près de Tuléar.

Cichlidés, cyprinodontidés, bedotiidés, anchariidés sont probablement les éléments les plus intéressants de l'ichtyofaune d'eau douce malgache, cependant d'autre familles comprenant des espèces dulçaquicoles, telles les Clupeidae, Ambassidae, Gobiidae, Eeotridae etc. devraient également être passées en revue, mais malheureusement les données que nous avons sur ces espèces sont le plus souvent extrêmement réduites.

CONCLUSIONS

Bien que spécifiquement pauvre, l'ichtyofaune de Madagascar présente par ses espèces endémiques, appartenant à des lignées anciennes, un grand intérêt pour l'étude de l'évolution et des origines des groupes auxquels ces derniers se rattachent. Par voie de conséquence, on peut dire que les poissons sont porteurs d'une information primordiale pour notre compréhension du peuplement faunistique de l'île et donc de la biogéographie de Madagascar dans son contexte régional. Pourtant il ne fait pas de doute que les poissons malgaches sont loin d'avoir suscités le même intérêt de la part des scientifiques et des conservationistes (NICOLL & LANGRAND, 1989) que les autres groupes de vertébrés de l'île. Ceci parait aujourd'hui très regrettable, car les prospections récentes nous amènent à faire deux constatations très préoccupantes. La première est que l'ensemble de l'ichtyofaune indigène d'eau douce est menacée, certaines espèces étant éteintes ou sur le point de le devenir et de très nombreux habitats aquatiques autrefois connus pour leurs populations importantes d'espèces indigènes en étant aujourd'hui complètement dépourvus et peuplés uniquement d'espèces introduites. La seconde constatation est que malgré la raréfaction des poissons indigènes, pas moins d'une dizaine d'espèces totalement nouvelles pour la science ont été découvertes pendant les six ou sept dernières années. Ceci indique clairement que contrairement à ce que l'on croyait jusqu'il y a peu, l'ichtyofaune malgache est encore mal connue, même sur le plan de la systématique de base et de la répartition des espèces. Ceci est d'autant plus inquiétant que ces découvertes sont le fait de quelques petites équipes de chercheurs disposant de moyens très insuffisants et qu'une grande partie du territoire national demeure peu ou pas prospecté en ce qui concerne les poissons. On est donc en droit de craindre que cette importante composante de la biodiversité de Madagascar ne finisse par disparaître totalement avant même d'être bien connue, si un grand effort d'inventaire et de prospection n'est pas rapidement mis en place. Il n'est certainement pas exagéré de dire

que les poissons endémiques sont le groupe de vertébrés le plus menacé à Madagascar et il n'est malheureusement pas imaginable de revenir à la situation originale. Certains changements, comme l'introduction d'espèces continentales concurrentes, sont irrémédiables. Cependant il semblerait que la plupart des espèces endémiques de poissons soient encore présentes, et même si leurs populations sont souvent extrêmement réduites, on peut encore espérer les sauver de l'extinction à condition que des mesures urgentes soient prises sans délais. Un tel programme de conservation devrait comprendre la protection des habitats aquatiques et l'élevage en captivité des espèces les plus menacées.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLEN, G. R., 1991. Field guide to the freshwater fishes of New Guinea. Publication n°9 of the Christensen Research Institute, Madang, Papua New Guinea, 268p.

ARNOULT, J. 1959. Poissons des eaux douces, Faune de Madagascar. Publ. I.R.S., Tananarive, 10: 162p.

BANISTER, K.E., 1994. *Glossogobius ankakanensis*, a new species of blind cave goby from Madagascar (Pisces): Gobiodei: Gobiidae. aqua, Jounal of Ichthyology and Aquatic Biology, 1(3): 25-28.

DE PINNA, M.C.C., 1992. Higher levels phylogeny of Siluriforms, with a new classification of the Order (Teleostei, Ostariophysi). Ph.D. Thesis, City University, New York, 294p.

KIENER, A., 1959. Le Marakely à bosse de Madagascar. Bull de Madagascar, 157: 501-512.

KIENER, A., 1963. Poissons, pêche et pisciculture à Madagascar. Publ. 24 C.F.T.T., Nogent sur Marne: 244p.

KIENER, A. & M. MAUGE, 1966. Contribution à l'étude systématique et écologique des poissons Cichlidae endémiques de Madagascar. Mém., Mus. Hist. Nat., Zoologie, 40(2): 51-99.

KIENER, A. & G. RICHARD-VINDARD, 1972. Fishes of the continental waters of Madagascar, pp. 477-479, *In:* Battistini, R & G Richard-Vindard (eds).

LOISELLE, P. V., 1995. The cichlids of Jurassic Park, Part 1. Cichlid News, 4(3): 18-2.

LOISELLE, P. V. & M.L.J. STIASSNY, 1993. How many Marakely? J. Amer.Cichlid Assoc., 157: 2-8.

MO, T., 1991. Anatomy, relationships andsystematics of the Bagridae (Teleostei, Siluroidei) - with a hypothesis of siluroid phylogeny. Theses zoologicae, 17: 1-216.

NICOLL, M. E. & LANGRAND, O.,1989. Madagascar: Revue de la conservation et des aires protégées. WWF - Fond Mondial pour la Nature. Gland, Switzerland, 374p.

NOURISSAT, J.-CL., 1992. Madagascar. RFC, 118: 8-29.

NOURISSAT, J.-Cl., 1993. Madagascar bis. RFC, 129: 8-36.

NOURISSAT, J.-Cl., 1994. Madagascar 1993. RFC, 138: 7-20.

NOURISSAT, J.-Cl., 1995, Madagascar 1994. RFC, 151: 6-25.

PARENTI, L.R., 1981. A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). Bull. Amer. Mus. Nat. His., 163(4): 3431-557.

PELLEGRIN, J., 1933. Les poissons des eaux douces de Madagascar et des îles voisines. Tananarive, Mém. Acad. Malgache,14p.

REINTHAL, P. N. & M. L. J. STIASSNY, 1991. The freshwater fishes of Madagascar; a study of an endangered fauna with recommmendations for a conservation strategy. Conservation Biology, 5(2): 231-243.

RHAM, P. DE, 1993. The New Red Cichlid from The Red Island. Tropical Fish Hobbyist, 42(2): 8-18.

RHAM, P. DE, 1995a. Breeding the Lamena, A new cichlid from Madagascar. Part 1 Cichlid News, 4(1): 14-17.

RHAM, P. DE,. 1995b. *Ibid*, Part II Cichlid News,.4(2): 14-17.

RHAM, P. DE, 1995. Reproduction du « Lamena ». RFC, 145: 21-33.

RHAM, P. DE, (sous-presse). Les Cichlidés endémiques de Madagascar: des poissons peu connus et menacés. comps.rends. Symp. PARADI, Saly, Sénégal 14-20 novenmbre 1993.

RHAM, P. DE, (sous-presse). Endemic Cichlids of Madagascar. Publ. DCG-DATS, Stuttgart.

STIASSNY, M.L.J., 1990. Notes on the anatomy and relationships of the bedotiid fishes of Madagascar, with a taxonomic revision of the genus *Rheocles*. Amer. Mus. Novit., 2979: 1-33.

STIASSNY, M.L.J., 1991. Phylogenetic intrarelationship of the family Cichlidae: an overview. *In:* M.H.A. Keenleyside, (ed.), Cichlid Fishes, Behavior, Ecology and Evolution, pp.1-35. Chapman Hall Publ., London.

STIASSNY, M.L.J., 1993. What is a cichlid ? Tropical. Fish.Hobbyist Mag., 42(3): 141-146.

STIASSNY, M.L.J., 1993. Cichlids are Different ! Tropical Fish Hobbyist, 42(2): 84-98.

STIASSNY, M.L.J. & P.N. REINTAL, 1992. Description of a new species of *Rheocles* (Atherinomorpha, Bedotiidae) from the Nosivolo Tributary, Mangoro river, eastern Malagasy Republic. Amer. Mus. Novit.,3031: 1-8.

STIASSNY, M.L.J. & N. RAMINOSOA, 1994. The fishes of the inland waters of Madagascar. Biological diversity in African fresh and brackish water fishes. Geographical overviews Symposium PARADI. Teugel *et al.* (eds.), Ann. Mus. r. Afr. Centr. Zool.,275: 133-149.

VARI, R.P., 1992. Redescription of *Mesopristes elongatus* (Guichenot, 1866), an Endemic Malagasy Fish Species (Pisces, Terapontidae). Am. Mus. Novitates, 3039: 1-7.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 441-455

ORIGINS AND AFFINITIES OF THE SCORPION FAUNA OF MADAGASCAR

Wilson R. LOURENÇO

Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), M.N.H.N., 61 rue de Buffon 75005 Paris, FRANCE

ABSTRACT.- Since the appearence of the classical publications of POCOCK (1894) and KRAEPELIN (1905), the biogeography of the scorpions of Madagascar has been a complex puzzle: a very long period of separation between the great island and Africa was postulated by POCOCK (1894). Subsequent contributions (*e.g.*, FAGE, 1929; MILLOT, 1948; PAULIEN, 1961; LEGENDRE, 1972), have increased considerably our knowledge of the scorpion fauna of Madagascar. However, many interpretations as to the origins and especially of the affinities of this fauna, have been impaired by lack of precise knowledge of the phylogeny of Madagascan scorpions. Affinities with African scorpions have been accepted by most authors for quite some time (VACHON, 1979). The apparent demonstration of affinities with the Indo-Malayan and Australian regions (FAGE, 1929; MILLOT, 1948; LEGENDRE, 1972), proved, however, to be the consequence of misinterpretation when a typical Gondwanian lineage was finally established by LOURENÇO (1983, 1985). This Gondwanian lineage was detected by the study of all the genera of Ischnuridae distributed between Australia and Cocos Island near the Central American Pacific coast, suggesting that the present representatives of the Madagascar scorpion fauna are derived from protoelements of both the families Buthidae and Ischnuridae which were already present in Gondwanaland, previous to fragmentation and continental drift. Finally, recent study of new elements from Madagascar (LOURENÇO, 1995, 1996a,b,c) reinforces the likelihood of affinities with Africa, and of new affinities with Sri Lanka and India.

KEY-WORDS.- Scorpion, Madagascar, Archaic, Affinities, Continental drift, Biogeography

RESUME.-Depuis la publication des travaux classiques de POCOCK (1894) et KRAEPELIN (1905), la biogéographie des Scorpions de Madagascar semble correspondre à un véritable puzzle: une très longue période de séparation et d'isolement entre la grande île et l'Afrique a été postulée par POCOCK (1894). Des contributions subséquentes (*e.g.*, FAGE, 1929; MILLOT, 1948; PAULIAN, 1961; LEGENDRE, 1972), ont considérablement augmenté les connaissances sur la faune des Scorpions malgaches. Néanmoins, plusieurs explications et/ou interprétations visant à élucider les origines et en particulier les affinités de cette faune, ont été biaisées par un manque de connaissance précise concernant la phylogénie des Scorpions malgaches. Des affinités avec la faune africaine ont été acceptées depuis fort longtemps par la plupart des auteurs (VACHON, 1979). L'apparente démonstration d'affinités avec les faunes des régions Indo-Malaise et Australienne (FAGE, 1929; MILLOT, 1948; LEGENDRE, 1972), se sont avérées être le résultat des mauvaises identifications, en particulier depuis qu'une lignée typiquement Gondwanienne a été établie par LOURENÇO (1983, 1985). Cette lignée Gondwanienne a pu être établie à partir de l'étude de tous les genres de la famille des Ischnuridae, répartis depuis l'Australie jusqu'à l'île de Cocos proche des côtes pacifiques de l'Amérique Centrale. Cette étude suggère que les représentants actuels de la faune scorpionique malgache dérivent des protoéléments des familles Buthidae et Ischnuridae, lesquels étaient déjà présents dans la Gondwanie avant la fragmentation et la dérive des masses continentales. Finalement, l'étude récente de plusieurs nouveaux éléments de la faune malgache (LOURENÇO, 1995, sous-presse), vient renforcer la véracité des affinités avec la faune africaine et démontre l'existence de nouvelles affinités avec le Sri Lanka et l'Inde.

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

MOTS-CLES.- Scorpion, Madagascar, Archaique, Affinités, dérive continentale, Biogéographie

INTRODUCTION

Contributions to the knowledge of the scorpion fauna of Madagascar began with descriptions of species by GERVAIS (1844) POCOCK (1890, 1894), KRAEPELIN (1896, 1901) etc. FAGE (1929) produced the first monographic study of the group which was a comprehensive work for the period in which it was produced.

The peculiarities of the fauna of Madagascar have attracted the attention of several authors who have attempted to reach biogeographical conclusions regarding their origins and affinities. However, since the classical publications of POCOCK (1894) and KRAEPELIN (1905), the biogeography of the scorpions of Madagascar has proved to be a complex puzzle. As long as 1894, POCOCK suggested that Madagascar had been isolated from Africa for a very long period of time.

Subsequent contributors (FAGE, 1929; MILLOT, 1948; PAULIEN, 1961; LEGENDRE, 1972; VACHON, 1979), proposed interpretations of the origins and especially of the affinities of Madagascar's fauna which have been biased by two major factors: (i) lack of precise knowledge regarding the phylogeny of Madagascan scorpions in relation to those of Africa and the Orient; and (ii) overestimation of the extent of contemporary knowledge of Madagascar's fauna. FAGE (1929) stated: « since scorpion species are of large size and have been collected in all the regions of the island, it is possible to estimate that we know all the populations of the island as well as their relative density and distribution ». MILLOT (1948) followed this up by claiming: « Scorpions are the best known Arachnida of Madagascar. Because of their large size they can easily be observed and collected. Therefore, most of the species of the great island are certainly identified at present ».

Even though between 1929 and 1969 only two new species were recorded and described from Madagascar (FAGE, 1946; VACHON, 1969), the scorpion fauna of the island is not really well known. In fact, as with most zoological groups, when more species are described and the group appears to be well known, further smaller species begin to be recorded and described, and the average body size of the group is reduced (FENCHEL, 1993; BLACKBURN & GASTON, 1994). The recent discovery and description of several new taxa in Madagascar (LOURENÇO, 1995, 1996a,b,c) refer, in most cases, to microscorpions whose existance had not previously been suspected (see Table I below). The discovery of small species depends upon the use of sophisticated methods of collecting which were not available at the time when FAGE and MILLOT published their work (*e.g.* detection with Ultra-Violet light).

In this paper my aim is to present a clear view of the origins and affinities of the scorpions of Madagascar by (i) modifying previously incorrect data on phylogeny, and

(ii) supporting new evidence by the introduction of new elements which reinforce the likehood of affinities with Africa, and of new affinities with Sri Lanka and India.

Table I. Comparative composition of the present scorpion fauna of Madagascar and that of three different periods.

FAGE 1929

FAMILY BUTHIDAE

Grosphus Simon, 1880

Gr. madagascariensis (Gervais, 1844)

Gr. hirtus Kraepelin, 1901

Gr. flavopiceus Kraepelin, 1901

Gr. bistriatus Kraepelin, 1901

Gr. limbatus Pocock, 1889

Gr. limbatus annulata Fage, 1929

Gr. grandidieri Kraepelin, 1901

Odonturus Karsch, 1879

O. baroni (Pocock, 1890)

Uroplectes Peters, 1861

U. fischeri nigrocarinatus Kraepelin, 1913

FAMILY SCORPIONIDAE

Heteroscorpion Birula, 1903

H. opisthacanthoides (Kraepelin, 1895)

Opisthacanthus Peters, 1861

O. madagascariensis Kraepelin, 1894

Total: 2 families, 6 genera, 10 species

2 subspecies

MILLOT 1948

FAMILY BUTHIDAE

Gr. bistriatus

Gr. flavopiceus

Gr. hirtus

Gr. limbatus

Gr. limbatus annulata

O.baroni

U.fischeri nigrocarinatus

Babycurus Karsch, 1886

Babycurus gracilis Fage, 1946

Isometrus Hemprich & Ehrenberg, 1829

Isometrus maculatus (DeGeer) **- Alien**

FAMILY SCORPIONIDAE

H.opisthacanthoides

O.madagascariensis

Doubtful species (*)

Babycurus centrurimorphus Karsch, 1886

Isometrus madagassus Roewer, 1943

Total: 2 families, 7 genera, 10 species,

2 subspecies

(*) *Grosphus madagascarienis* is not mentioned by Millot.

VACHON 1969/79

FAMILY BUTHIDAE

Gr. madagascariensis

Gr. hirtus

Gr. grandidieri

Gr. flavopiceus

Gr. limbatus

Gr. limbatus annulata

Gr. bistriatus

Gr. griveaudi Vachon, 1969

Tityobuthus baroni

Tityobuthus gracilis

FAMILY SCORPIONIDAE

H.opisthacanthoides

O.madagascariensis

Doubtful species (*)

B.centrurimorphes

U.fischeri nigrocarinatus

Total: 2 families, 4 genera and 12 species

(*) *I.madagassus* is not mentionned by Vachon

THIS STUDY

FAMILY BUTHIDAE

Gr. madagascariensis

Gr. hirtus

Gr. grandidieri

Gr. flavopiceus

Gr. limbatus

Gr. annulata

Gr. bistriatus

Neogrosphus Lourenço, 1995

Neogrosphus griveaudi (Vachon)

Isometrus maculatus - **Alien** (*)

T. baroni

T.gracilis

Tityobuthus guillaumeti Lourenço, 1995

Tityobuthus pococki Lourenço, 1995

Tityobuthus lucileae Lourenço, 1996

Microcharmus Lourenço, 1995

Microcharmus cloudsleythompsoni Lourenço, 1995

Microcharmus hauseri Lourenço, 1996

Pseudouroplectes Lourenço, 1995

Pseudouroplectes betschi Lourenço, 1995

FAMILY ISCHNURIDAE (**)

H. opisthacanthoides

O. madagascariensis

Opisthacanthus punctulatus Pocock, 1896

Paleocheloctonus Lourenço, 1996

Paleocheloctonus pauliani Lourenço, 1996

Total: 2 families, 9 genera, 19 species

(*) *Isometrus madagassus* is a synonym of

I.maculatus

(**) The genera of Scorpionidae were separated into two families Scorpionidae and Ischnuridae by LOURENÇO (1985).

I. POSSIBLES ORIGINS OF THE SCORPION FAUNA OF MADAGASCAR

As proposed in a recent paper (LOURENÇO, 1996d), a useful and didactic approach can be based on UDVARDY'S (1981) division of biogeography into three spatio-temporal entities. In correlation with UDVARDY'S model, three major biogeographical events may tentatively be used to explain the distribution patterns currently observed. In the present paper, which provides an explanation of possible origins of the fauna of Madagascar, I shall limit myself to the first of the three scales: the phylogenetic or palaeobiogeographical scale. The other two scales are treated in a another paper (LOURENÇO, 1996d).

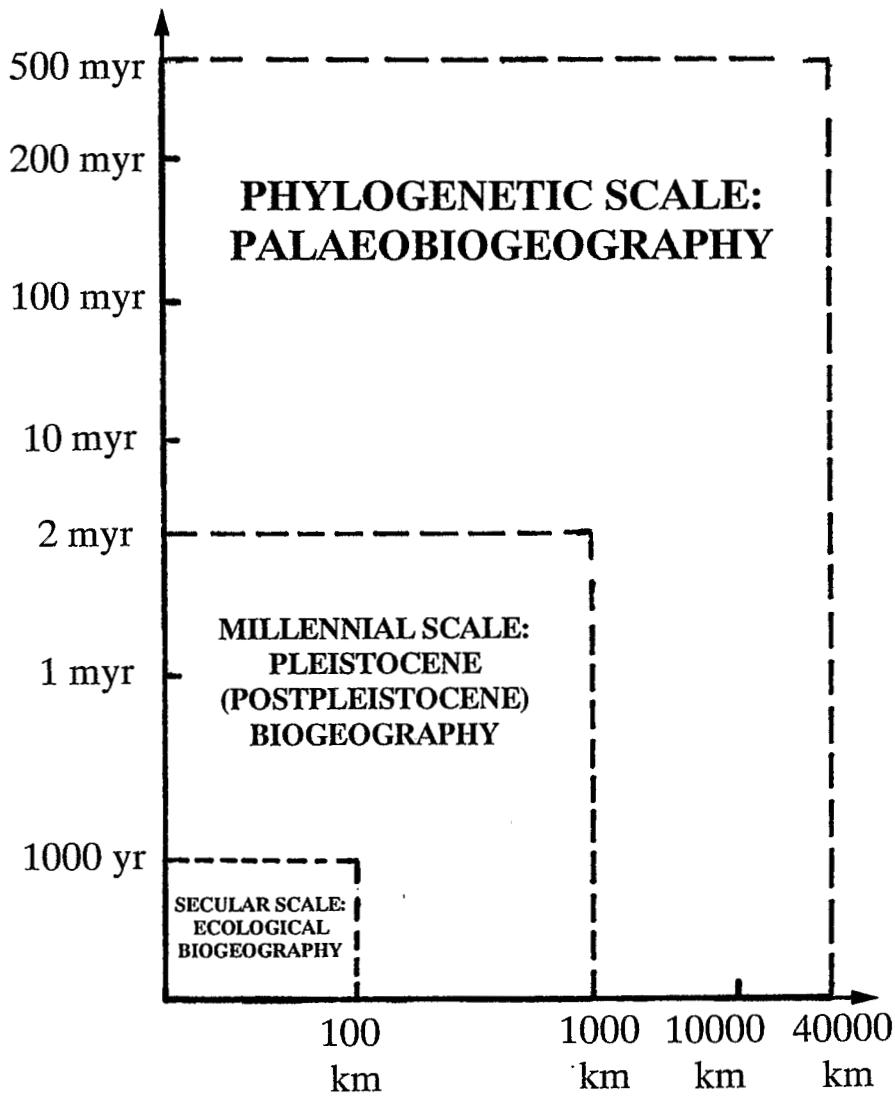


Fig. 1. Division of biogeography into the three spatio-temporal scales of Udvardy (modified after Udvardy, 1981).

The phylogenetic scale encompasses the evolutionary time of all biota and is limited in space only by the size of the earth (UDVARDY, 1981). On this scale only historical factors can be assumed since, for almost all ecological conditions, data are largely or totally unknown. At this level the evolutionary process of biogeography is, to a considerable extent, a tributary of continental drift and plate tectonics. In relation to Madagascar the following biogeographical assumptions can be proposed: (i) the two major lineages of scorpions present today, *i.e.* the families Buthidae and Ischnuridae, are derived from pulmonate (Neoscorpionina) elements that originated in Laurasia and Gondwanaland during Pangean times; (ii) protobuthids were the dominant fauna during Pangean times, and the present distribution of Buthidae on all continental lands of the world is the result of a vicariant process resulting from the fragmentation of Laurasia and Gondwanaland; (iii) the protoischnurids certainly evolved in Gondwanaland during Pangean times, and the present distribution of the Ischnuridae clearly suggests a typical Gondwanian lineage (LOURENÇO, 1985); (iv) a precise analysis of the present scorpion fauna of Madagascar reveals several primitive lineages which show only patchy distributions in other continental lands such as Africa and India; and (v) the presence of these primitive lineages suggests a long period of isolation between Madagascar and other land masses, following the fragmentation of Gondwanaland and continental drift.

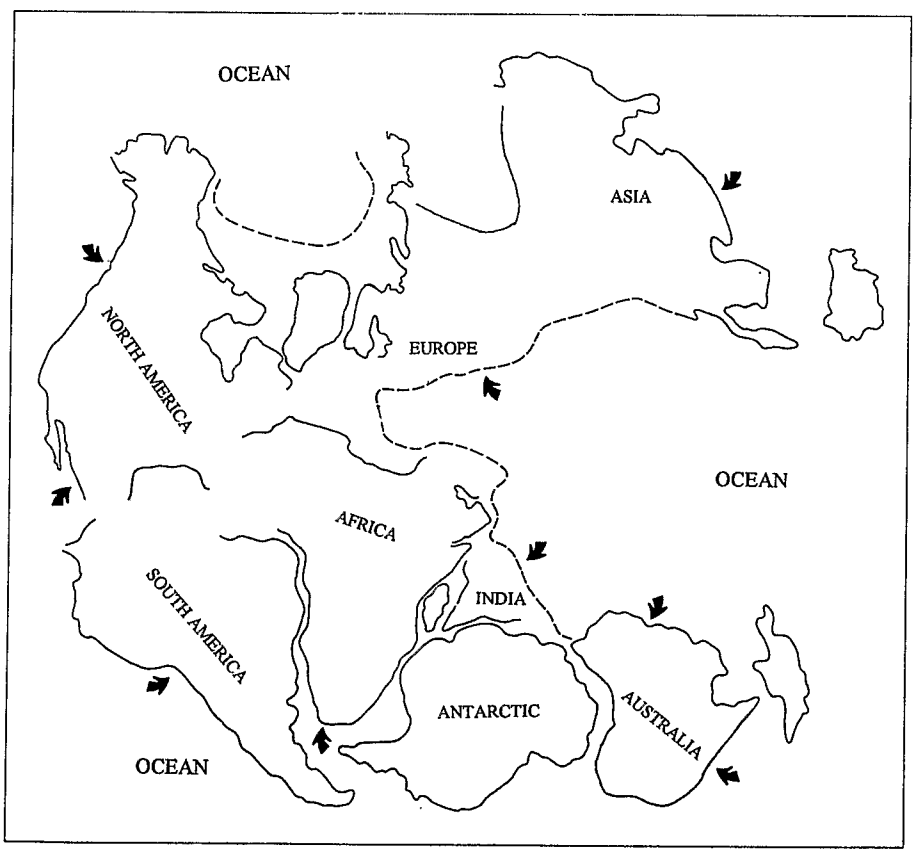


Fig. 2. Position of Pangea about 200 my B.P., and hypothetical ways of coastal colonisation by aquatic scorpions.

II. PRESENT AFFINITIES OF THE SCORPION FAUNA OF MADAGASCAR

A. African affinities

Affinities with African scorpions have been accepted by most authors for some time (FAGE, 1929; MILLOT, 1948; VACHON, 1979), and the present configuration of the fauna seems to indicate significant affinities with Africa. The following examples will be discussed. (i) *Grosphus,* the Madagascan genus most rich in species, and *Neogrosphus,* a genus which probably evolved more recently from *Grosphus,* and which clearly show affinities with the African genera *Odonturus* and, in particular, with *Uroplectes.* These three genera share very remarkable sexual dimorphism of the pectines (FAGE, 1929). (ii) The recently discovered and described genus *Pseudouroplectes* also shows affinities with the genus *Uroplectes.* However, the morphology of the new genus suggests a more primitive lineage when compared, with both *Uroplectes* and *Grosphus.* These two genera evidently evolved later. *Pseudouroplectes* corresponds with primitive lineages, still present in Madagascar, which have vanished in other regions of the world. (iii) The genus *Tityobuthus* was poorly defined phylogeneticly until recently. The discovery of three new species, however, improves our knowledge of this group. Many affinities with the Gondwanian genus *Ananteris,* present today in west Africa and in South America are indicated. *Ananteris* seems to have had its centre of origin in the west part of Gondwanaland. This corresponds today with the South American continent. These two genera present several primitive characteristics *e.g.*, small size and the absence of fulcra in the pectines ([1]). (iv) The genus *Opisthacanthus* is the most typical Gondwanian lineage observed today. Its present distribution ranges from Madagascar through Africa to South America with one population in the Island of Hispaniola in the Caribbean and another in the Island of Cocos in the Pacific. The centre of origin of this genus is probably in South Africa (LOURENÇO, 1985). Previous statements concerning the presence of *Opisthacanthus* in the Indo-Malayan and Australian regions (FAGE, 1929; MILLOT, 1948; LEGENDRE, 1972) have proved to be the consequence of misinterpretation. As stated by FAGE (1929) and by MILLOT (1948), the species of *Opisthacanthus* in Madagascar are closely allied to *Opisthacanthus davydovi* Birula, of the Aru Islands, Indonesia. Subsequent studies, including one of the type specimen of *O.davydovi* by LOURENÇO (1983) have revealed that this species belongs in fact to the genus *Liocheles* ([2]), a common genus in the Indo-Malayan and Australian regions. This genus, however, is absent from Madagascar and Africa. *Opisthacanthus* also presents some affinities with the genera *Cheloctonus* from Africa and *Chiromachetes* from India.

[1] The absence of fulcra is observed in at least one species of *Tityobuthus*

[2] Presumably Fage nor Millot never examined Birula's type. Moreover, these authors seem totally to ignore the genus *Liocheles* (previously *Hormurus*) in their studies.

Affinities with the latter, however, have, to be established better. (v) The recent discovery of the genus *Paleocheloctonus* in the southwest region of Madagascar (LOURENÇO, 1996c), clearly reinforces the claim for affinities with African scorpions. This genus is closely associated with the South African genus *Cheloctonus*. It represents, however, a more primitive lineage, which probably survived in Madagascar after the separation with Africa.

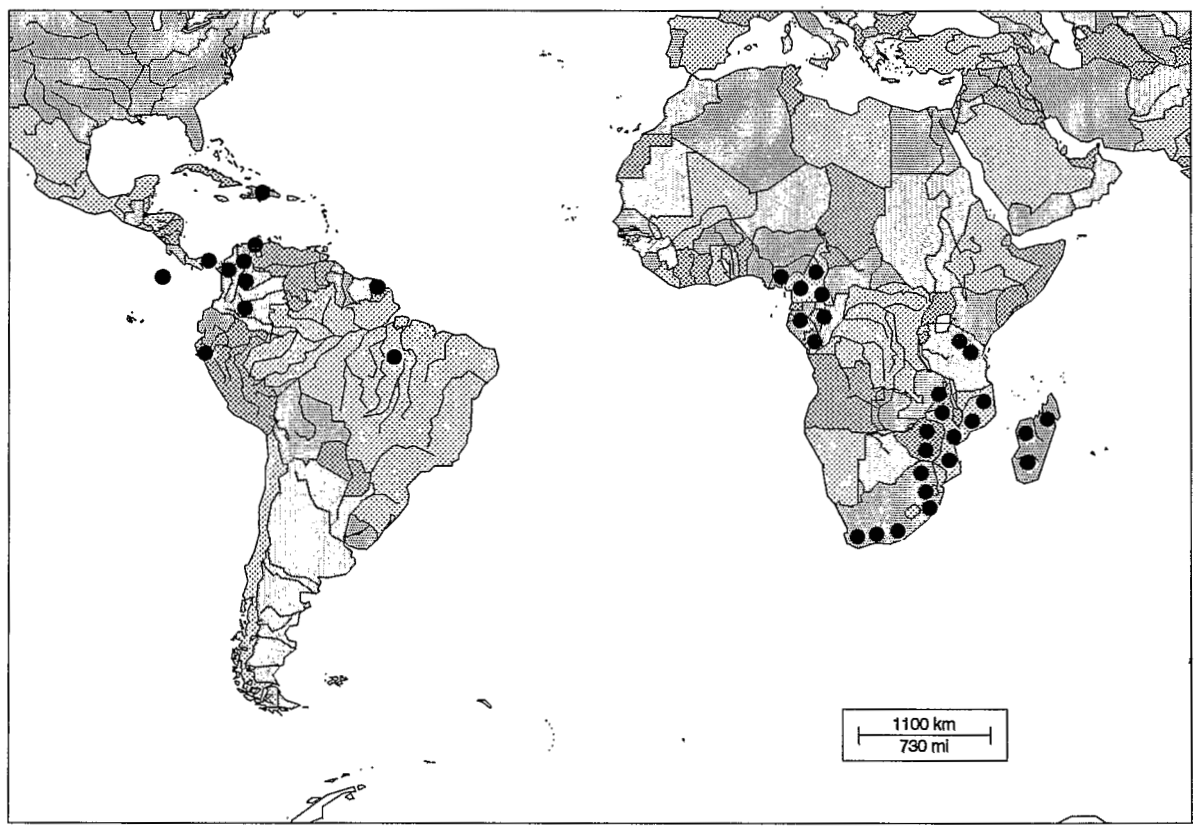


Fig. 3. Gondwanian distribution (black circles) of scorpions of the genus *Opisthacanthus*.

B. Oriental affinities

With the discovery of the new genus *Microcharmus* in the North-east region of Madagascar, clear affinity is established with the genus *Charmus* of India and Sri Lanka. Both *Microcharmus* and *Charmus* represent primitive lineages whose characteristics show that they are among the very first modern buthid scorpions. No other evidence is at present available to indicate affinities between Madagascar and the Indo-Malayan region,

and no evidence is available to suggest affinities between Madagascar and the Australian region.

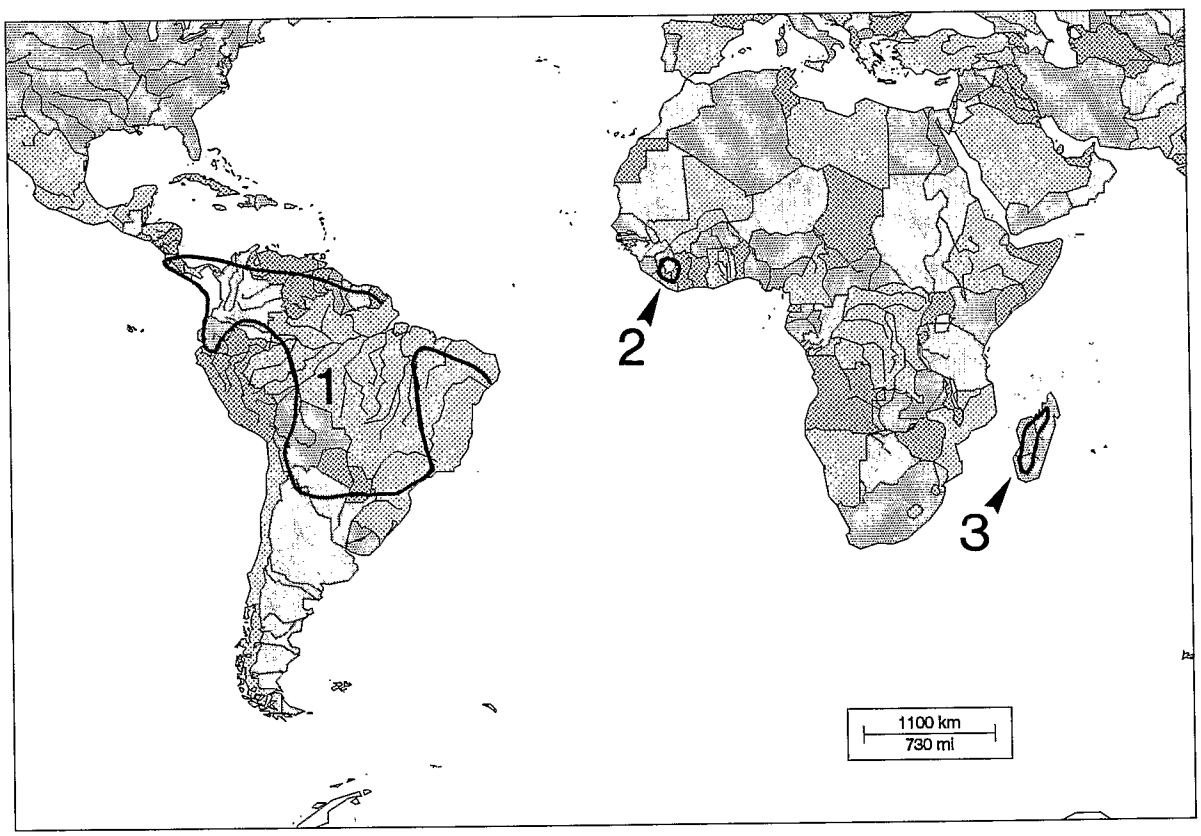


Fig. 4. Distribution of the genus *Ananteris* in tropical America (1) and Africa (2), and of the related species of *Tityobuthus* in Madagascar (3).

C. Particular cases

The phylogenetic and biogeographical position of some of the scorpions of Madagascar and the islands of the Indian Ocean are a complex puzzle. (i) The genus *Heteroscorpion* is monotypic and endemic to the north of Madagascar; some affinities can be suggested between it and the South African genus *Hadogenes*. However, many common characteristics can only be due to convergence. The genus *Heteroscorpion* certainly represents a very old lineage, much older than *Hadogenes*. (ii) The genus *Chiromachus*, another monotypic genus, is only known from the Seychelles and Mauritius. Its absence from Madagascar is difficult to explain. Some affinities can be seen between this genus and the genus *Chiromachetes* of India.

In conclusion, the main event which determined the original biogeographical pattern of the scorpion fauna of Madagascar, on the palaeogeographic scale, was the fragmentation of Gondwanaland and subsequent continental drift. Difficulties in explaining the patchy distribution of the genera *Heteroscorpion* and *Chiromachus* point not only to the great geological age of most groups, but also to the relict biogeographical patterns which they exhibit today.

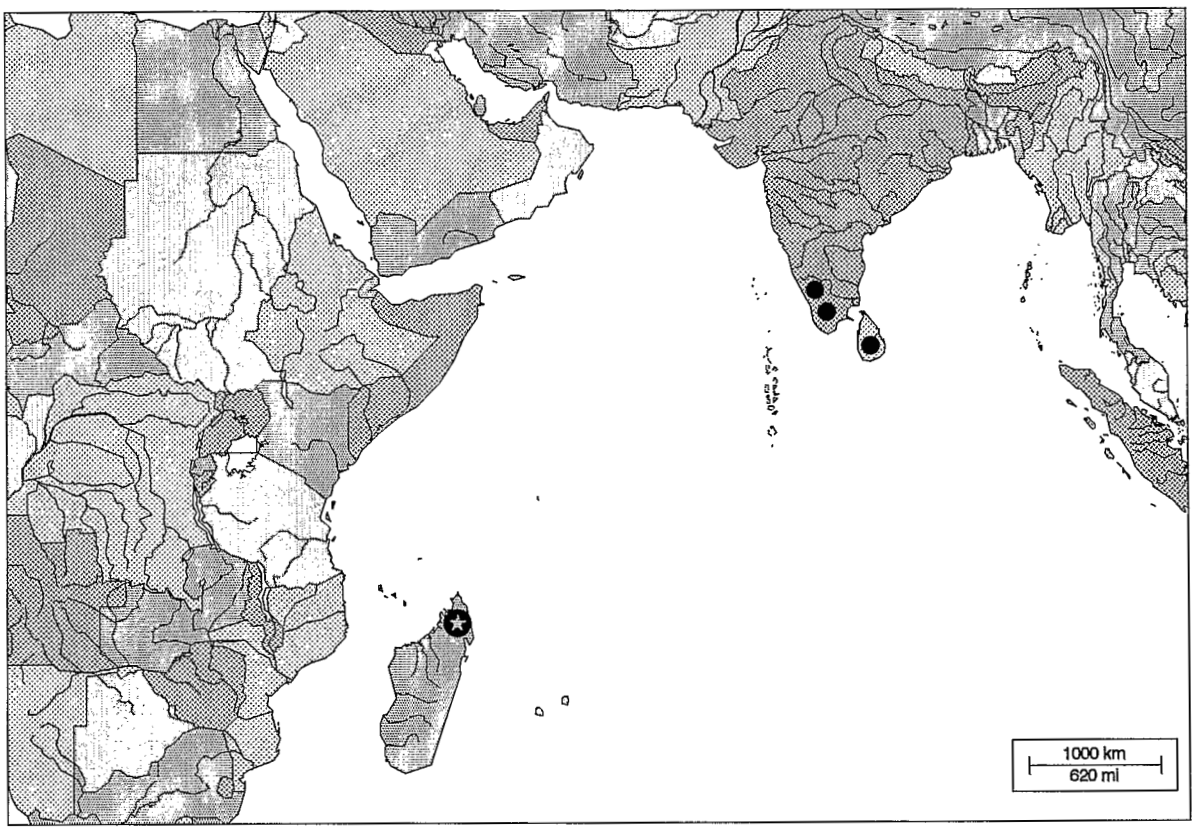


Fig. 5. Distribution of *Charmus* in India and Sri Lanka (black circles) and of *Microcharmus* in Madagascar (black circle with star).

III. SIGNIFICANT GAPS IN THE SCORPION FAUNA OF MADAGASCAR

As pointed out by PAULIAN (1952), the fauna of Madagascar has not only to be seen in connection with its remarkable originality, but also in respect to the gaps it presents. If two of the major lineages represented in Africa and in the Indo-Malayan region, *i.e.* the families Buthidae and Ischnuridae, are also present in Madagascar, others are not. Two major gaps can be observed in Madagascar: (i) the family Scorpionidae which is present in Africa and in the Indo-Malayan region, and (ii) the family Chaerilidae which occurs in the Indo-Malayan region.

As long ago as 1894, POCOCK stated that the apparent absence from Madagascar of large African genera of Scorpionidae was significant, and he concluded that this indicated that this family had made its way to Central and South Africa when the separation of Madagascar and Africa had been concluded. In fact, the Scorpionidae represent a more recent lineage than do either the Buthidae or the Ischnuridae. They probably evolved in some part of what is today North Africa, and later colonised the South and East (via the Middle East), displacing the Ischnuridae to the South. This is implied by the biogeographical patterns observed today. By the time they had colonised most of Africa, the separation of Madagascar had already taken place so they were unable to reach it (see also HEWITT, 1923).

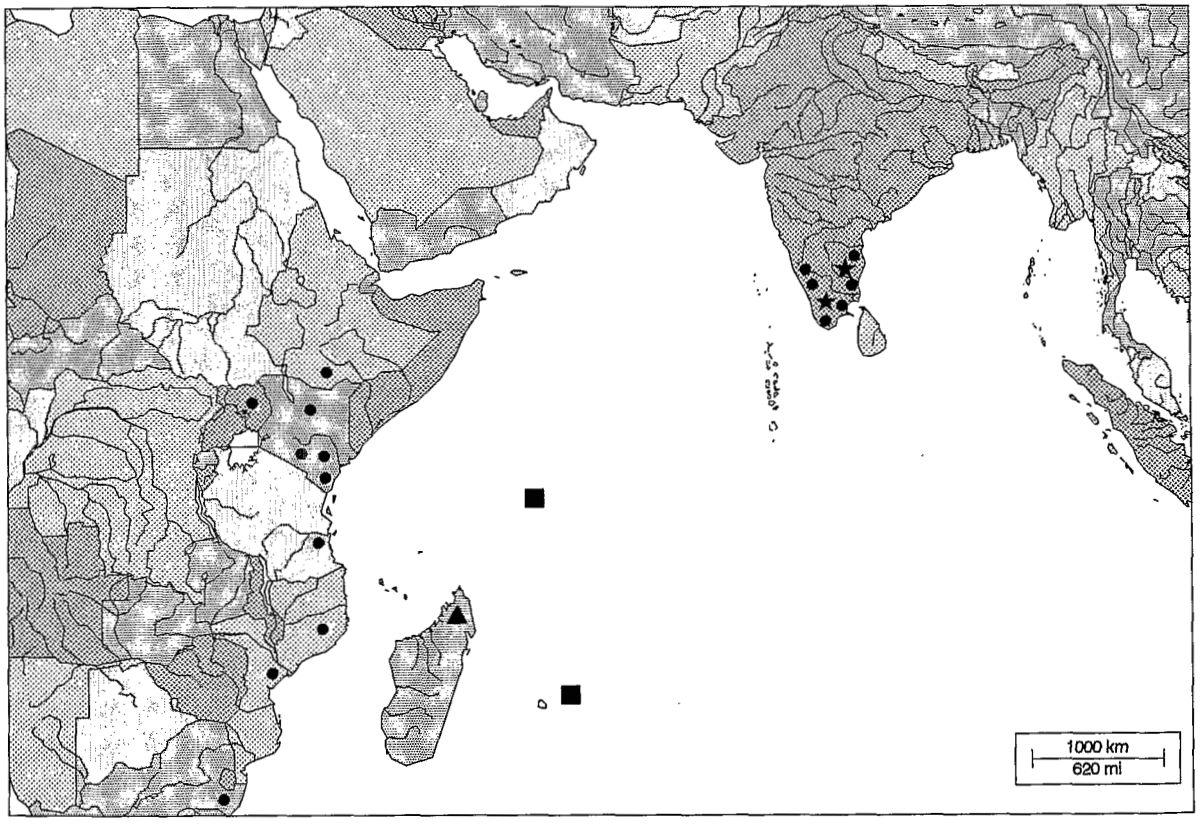


Fig. 6. Distribution of the genera *Heteroscorpion* (black triangle), *Chiromachus* (black squares), *Chiromachetes* (black stars) and *Iomachus* (black circles), in Madagascar, Seychelles, India and Africa.

With regard to the family Chaerilidae, LAMORAL (1980) proposed a possible explanation of its present pattern of distribution. According to this author, the protoelements of the Chaeriloids evolved in Laurasia, and the restriction of the Chaerilidae to the Oriental faunal region suggests that they are a relict of an eastern

Laurasian element that moved in after the conjunction with India. For this reason it seems logical to assume that the family Chaerilidae doen not exist in Madagascar.

IV. DIVERSITY AND ENDEMISM OF THE SCORPION FAUNA OF MADAGASCAR

Subsequent to the biogeographical approach developed in the previous sections, it may be useful consider the diversity and endemicity of the scorpion fauna of Madagascar. When compared with other well studied regions of the world (Table II) which have approximately the same surface area or are smaller, Madagascar appears to possess a poor scorpion fauna. The total number of native species (19) is remarkably low when compared with Baja California (61), or with countries having a much smaller surface area, such as Ecuador (36). The number of families is also low; but other regions such as Imeri in Brazilian/Venezuelan Amazonia, or Imataca in Guayana, which are likewise typical centres of endemicity, also contain only a small number of families. The total number of genera in Madagascar, however, seems significantly greater (8) when compared with that of Ecuador (8), or even of Baja California (11). Moreover, the inventory of species in Baja California and Ecuador is more complete than it is in Madagascar. Therefore, it seems probable that many new species and possibly new genera will be discovered and described from Madagascar in the future. In recent additions to the scorpion fauna of Madagascar (LOURENÇO, 1995, 1996a,b,c,d,), 7 species have been described or revalidated and 4 new genera were described. This suggests that one of the particularities of the scorpion fauna of Madagascar is the presence of many generical lineages which apparently are not very rich in species.

As far as endemicity is concerned, the picture is quite different. Madagascar appears to be a region of the world which possesses one of the highest (if not the highest) level of endemic species of scorpions (and of other taxa also; see PAULIAN, 1952). Of the 19 native species of scorpions ([3]) all are endemic to Madagascar. Seven genera out of 8 are also endemic to Madagascar which corresponds to 87.5%.

CONCLUSIONS

In conclusion, although this study is only preliminary, the following characteristics of the scorpion fauna of Madagascar can be suggested:

1. The majority of taxa found in Madagascar correspond with primitive or archaic lineages which no longer exist in most other regions of the world.

2. Most genera appear to be poor in species. However, it is reasonable to expect the future discovery of several new species in some genera of micro-scorpions such as *Tityobuthus*, *Microcharmus* and *Pseudouroplectes*.

[3] *Isometrus maculatus* an imported species, only occasionaly found in some coastal areas is not included here.

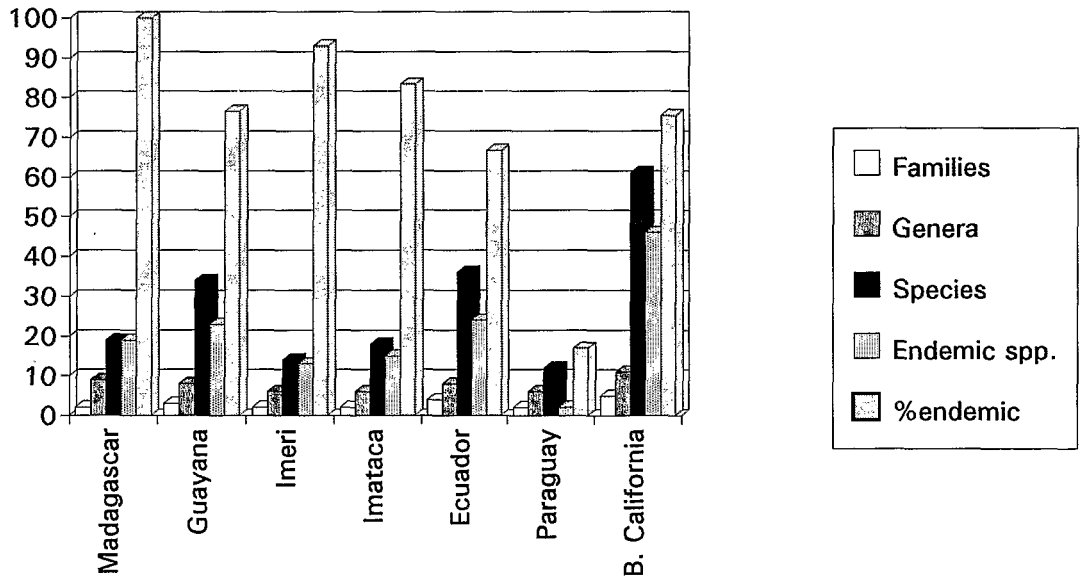
3. The number of recorded species is apparently of little importance, however, and the faunistic inventories which have been carried out so far are largely incomplete.

4. The total number of genera is significant, even when compared with other well-studied regions of the world.

5. The most remarkable characteristic of the scorpion fauna of Madagascar is the impressive level of endemicity, both in species and in genera. This supports the hypothesis of the very early isolation of the island from other land masses.

Table II and Graph I. Comparative values of diversity and endemism observed in the Madagascan scorpion community and in several other well-studied regions of the world.

	Families	Genera	Species	Endemic spp.	%endemic
Madagascar	2	9	19	19	100.0
Guayana	3	8	34	23	76.5
Imeri	2	6	14	13	93.0
Imataca	2	6	18	15	83.3
Ecuador	4	8	36	24	66.7
Paraguay	2	6	12	2	17.0
B. California	5	11	61	46	75.4



ACKNOWLEDGEMENTS

In this article, I benefited from the comments of Profs. M.D.F. Udvardy and W.D. Shepard, California State University; J.L. Cloudsley-Thompson, University College London; Ch.P. Blanc, Université Montpellier 3. I thank all of them.

REFERENCES

BLACKBURN, T.M. & K.J. GASTON, 1994. Animal body size distributions change as more species are described. Proc. R. Soc. London, B, 257: 293-297.

FAGE, L., 1929. Les Scorpions de Madagascar. Faune des Colonies françaises 3. Soc. Edit. Géogr. Marit. Colon., Paris: 637-694.

FAGE, L., 1946. Complèment à la faune des Arachnides de Madagascar. Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 2è sér., 18(3): 256-267.

FENCHEL, T., 1993. There are more small than large species? Oikos, 68(2): 375-378.

GERVAIS, P., 1844. Remarques sur la famille des Scorpions. Archs. Mus. Hist. nat., Paris, 4: 201-240.

HEWITT, J., 1923. Remarks on the distribution of animals in South Africa. South African J. Sci., 20: 96-123.

KRAEPELIN, K., 1896. Neue und Weniger bekannte Scorpione. Jahr. Hamb. Wiss. Anst., 13: 121-146.

KRAEPELIN, K., 1901. Catalogue des Scorpiones des collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 7: 265-274.

KRAEPELIN, K., 1905. Die Geographische Verbreitung der Scorpione. Zool. Jahr. Abt. Syst. 22: 321-364.

LAMORAL, B.H., 1980. A reappraisal of suprageneric classification of recent scorpions and of their zoogeography. Proc. VIII, Inter. Arach. Kongr., Wien, 1980: 439-444.

LEGENDRE, R., 1972. Les Arachnides de Madagascar. *In*: Biogeography and ecology of Madagascar, G. Richard-Vindard & R. Battistini (Eds). pp. 427-457. W. Junk, The Hague.

LOURENÇO, W.R., 1983. Considérations sur les genres *Liocheles, Ischnurus, Opisthacanthus, Hormurus, Hadogenes* et *Chiromachus* appartenant à la sous-famille des Ischnurinae (Scorpiones : Scorpionidae). Ann. Natal Mus., 25(2): 403-411.

LOURENÇO, W.R., 1985. Essai d'interprétation de la distribution du genre *Opisthacanthus* (Arachnida, Scorpiones, Ischnuridae) dans les régions néotropicale et afrotropicale. Etude taxinomique, biogéographique, évolutive et écologique. Thèse de Doctorat d'Etat, Univ. Pierre et Marie Curie: 287p.

LOURENÇO, W.R., 1995. Description de trois nouveaux genres et de quatre nouvelles espèces de Scorpions Buthidae de l'île de Madagascar. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 17(1-2): 79-90.

LOURENÇO, W.R., 1996a. *Microcharmus hauseri*, nouvelle espèce de Scorpion de Madagascar (Scorpiones, Buthidae). Rev. suisse Zool., 103(2):

LOURENÇO, W.R., 1996b. *Tityobuthus lucileae*, nouvelle espèce de Scorpion de Madagascar (Scorpiones, Buthidae). Boll. Mus. Region. Sci. Nat., Torino.

LOURENÇO, W.R., 1996c. Scorpions. *In*: Faune de Madagascar. M.N.H.N., Paris.

LOURENÇO, W.R., 1996d. The biogeography of scorpions. Rev. suisse Zool. (hors sér.).

MILLOT, J., 1948. Revue générale des Arachnides de Madagascar. Mém. Inst. Sci. Madagascar, Sér. A 1(2): *In:* Mém. Soc. Biogéogr. (1953): 127-145.

PAULIAN, R., 1952. Esquisse du peuplement entomologique de Madagascar. Mém. Inst. Sci. Madagascar, Sér. E 1(1): *In*: Mém. Soc. Biogéogr. (1953): 337-358.

PAULIAN, R., 1961. La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. *In*: Faune de Madagascar, Inst. Rech. Sci., Tananarive, 485p.

POCOCK, R.I., 1890. A revision of the genera of scorpions of the family Buthidae, with descriptions of some South-African species. Proc.. Zool. Soc. London, 11: 114-141.

POCOCK, R.I., 1894. Scorpions an their geographical distribution. Natural Science, 4(27): 353-364.

UDVARDY, M.D.F., 1981. The riddle of dispersal: dispersal theories and how they affect vicariance biogeography. *In* Vicariance biogeography: a critique. G.Nelson & D.E.Rosen (Eds.) Columbia Univ. Press. pp. 6-39.

VACHON, M., 1969. *Grosphus griveaudi*, nouvelle espèce de Scorpion Buthidae Malgache. Bull. Mus. natn; Hist. nat., Paris 2è sér. 4(2): 476-483.

VACHON, M., 1979. Remarques biogéographiques sur la faune des Scorpions de Madagascar à propos de l'utilisation de caractères trichobothriotaxiques permettant la distinction des genres *Odonturus* Karsch, 1879 et *Tityobuthus* Pocock, 1893. C.R.Vè. Coll. Arach., IX: 217-224.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 457-465

ORIGINS AND AFFINITIES OF THE ANT FAUNA OF MADAGASCAR

Brian L. FISHER

Department of Entomology University of California Davis, CA 95616, U.S.A. *e-mail: blfisher@ucdavis.edu*

ABSTRACT.- Fifty-two ant genera have been recorded from the Malagasy region, of which 48 are estimated to be indigenous. Four of these genera are endemic to Madagascar and 1 to Mauritius. In Madagascar alone, 41 out of 45 recorded genera are estimated to be indigenous. Currently, there are 318 names of described species-group taxa from Madagascar and 381 names for the Malagasy region. The ant fauna of Madagascar, however, is one of the least understood of all biogeographic regions: 2/3 of the ant species may be undescribed. Associated with Madagascar's long isolation from other land masses, the level of endemism is high at the species level, greater than 90%. The level of diversity of ant genera on the island is comparable to that of other biogeographic regions. On the basis of generic and species level comparisons, the Malagasy fauna shows greater affinities to Africa than to India and the Oriental region. The striking gaps in the taxonomic composition of the fauna of Madagascar are evaluated in the context of island radiations. The lack of driver ants in Madagascar may have spurred the diversification of Cerapachyinae and may have permitted the persistence of other relic taxa such as the Amblyoponini.

KEY WORDS.- Formicidae, Biogeography, Madagascar, Systematics, Africa, India

RESUME.- Cinquante-deux genres de fourmis, dont 48 considérés comme indigènes, sont connus dans la région Malgache. Quatre d'entr'eux sont endémiques de Madagascar et un seul de l'île Maurice. Parmi les 45 genres malgaches 41 sont considérés comme indigènes. Actuellement 318 espèces et sous-espèces sont décrites de Madagascar et 381 de la région Malgache. La faune des fourmis est pourtant l'une des moins connues de toutes les régions biogéographiques: on estime que 2/3 des espèces n'ont pas été décrites. Lié au long isolement de Madagascar, le taux d'endémisme est très élevé à l'échelle spécifique et pourrait dépasser 90%. Le niveau de diversité générique est comparable à celui des autres régions biogéographiques. Par comparaison, la composition générique ou spécifique de la faune de fourmis malgaches paraît plus étroitement liée à celle de l'Afrique qu'à celle de l'Inde ou de la région orientale. Les lacunes frappantes dans la composition taxinomique de la faune Malgache sont évaluées dans le contexte des radiations insulaires. L'absence des dorylines (fourmis voyageuses) est supposée avoir stimulé la diversification des Cerapachyinae et probablement permis la survie de lignées ancestrales de fourmis comme celle des Amblyoponini.

MOTS-CLES.- Formicidae, Biogéographie, Madagascar, Systématique, Afrique, Inde

INTRODUCTION

Madagascar with its large size and varied topography, offers a diverse array of habitats occupied by a highly endemic and species rich ant fauna. In this manuscript, I discuss the species richness and endemism on the island, and provide a summary of the generic affinities of the Malagasy ant fauna to the Afrotropical and Oriental

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

biogeographic regions. I propose possible origins for the Malagasy fauna and evaluate the striking gaps in the taxonomic composition of the fauna in the context of island radiations. I contrast this pattern with that found for India. These themes are further elaborated in FISHER (in press a).

SPECIES DIVERSITY AND ENDEMISM

In the following discussions and analyses, Madagascar includes the coastal islands (*e.g.*, Nossi Bé, St. Marie), and the Malagasy Region refers to Madagascar and neighboring islands of the Indian Ocean: Mauritius, Reunion, Seychelles, Rodrigues, Aldabra, Farquhar, Chagos, and the Comoros Islands. In 1893, DALLA TORRE listed 119 Malagasy species (excluding subspecies), and WHEELER (1922) enumerated 237 species (excluding subspecies) for the Malagasy Region. There are currently a total of 288 species (381 including subspecies) for the Malagasy region and 243 species (318 including subspecific names) in Madagascar alone. The small increase in new species described since 1922 does not reflect a saturation of collecting of a well-known fauna, but the lack of new material. Recent collections by the author, G.D. ALPERT *et al.*, D.M. OLSON, and P.S. WARD, suggest that there may be over 1000 species in the Malagasy region.

The level of endemism is extraordinary, with 90% of the taxa endemic to Madagascar alone, and 96% endemic to the Malagasy region. The level of endemism may even be greater in the eastern forests of Madagascar. A recent ant survey of a wet tropical closed forest site in the RNI d'Andringitra found an estimated 100% of the 134 ant species in this mountainous region to be endemic to Madagascar (FISHER, in press b).

AFFINITIES TO AFRICA AND THE ORIENT

To investigate the origin and affinities of the ants of Madagascar, I compared the number of genera in common with neighboring land masses of India and Africa which were all once united in Gondwana (SMITH *et al.*, 1994). To further understand affinities with the African ant fauna, I have compared the genera of Madagascar with geographically distinct subregions within Africa: West Africa (W.A.), East Africa (E.A.), and southern Africa (S.A.) (For a discussion, definition, and the list of genera of these regions and subregions, refer to FISHER, in press a).

In Table I, I list the 52 genera recorded from the Malagasy region. Forty-eight are estimated to be indigenous to the region, of which 4 are endemic to Madagascar and 1 to Mauritius. For the island of Madagascar, 45 genera are recorded, of which 41 are considered to be indigenous. The classification of a genus as indigenous or introduced is based on a subjective evaluation of historical distribution records and the biology of the species.

The richness of 48 genera in Madagascar is comparable with other tropical regions. In a comparison of the log of the total number of genera present in each of the biogeographic regions and subregions, and of the log of the area of each region, the Malagasy region is not depauperate. The slope of the log-log relationship has a z-value of 0.224 ($R^2 = 0.61$) and the log number of genera in the Malagasy region falls very close to this line.

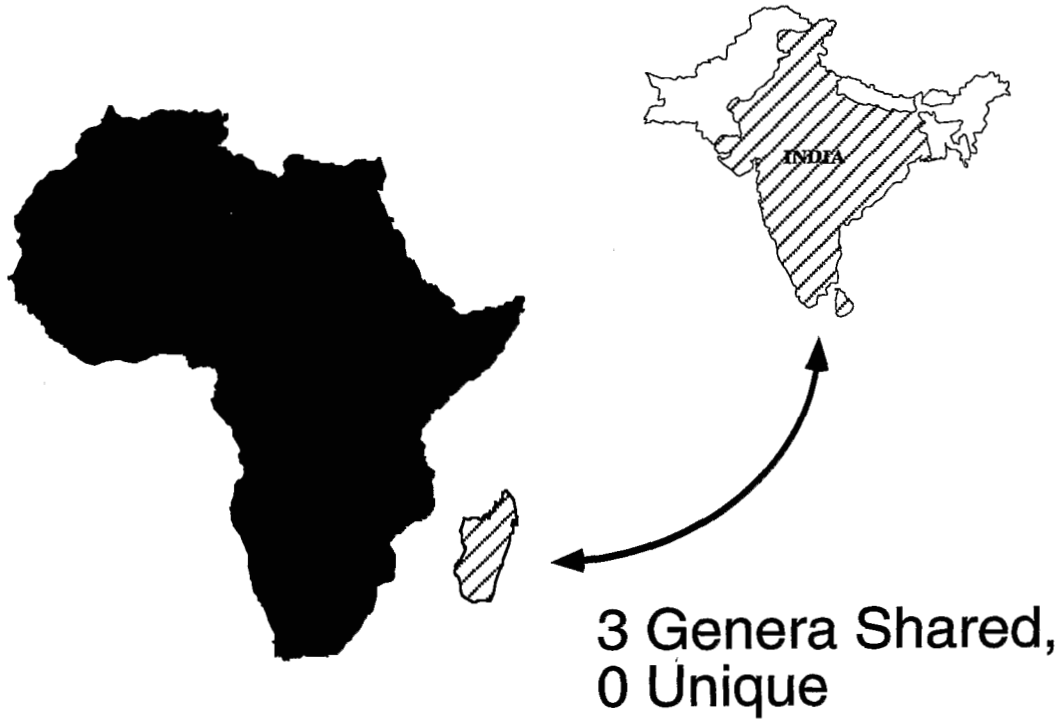


Fig. 1. Three genera are shared between the Malagasy region and Peninsular India (included Sri Lanka, but excludes Bhutan, Nepal, Pakistan, Bangladesh, and Assam) and are not found in the Afrotropical region. These genera are not uniquely shared since they are found in other biogeographic regions.

Three genera, *Aphaenogaster*, *Kyidris*, and *Vollenhovia*, are shared between the Malagasy region and India and are not found in Africa. These three genera are found in other biogeographic regions and thus are not uniquely shared between the Malagasy region and India (Fig. 1).

Nine genera are shared between the Malagasy region and Africa and are not recorded from India:

Anopolepis
Glamyromyrmex
Mystrium
Pristomyrmex
Terataner
Discothyrea
Melissotarsus
Prionopelta
Simopone

Melissotarsus, and *Terataner* are the only genera uniquely shared between the Malagasy region and Africa (Fig. 2). *Simopone*, *Mystrium*, *Prionopelta*, *Discothyrea*, and *Pristomyrmex* are also found in the Oriental biogeographic region and it is possible that these genera may have gone locally extinct in India.

The number of uniquely shared genera is very low, but it does suggest that the ant fauna of Madagascar has closer affinities to Africa than to India and the Orient (2 genera uniquely shared with Africa, 0 with India and the Oriental regions). Two additional analyses support the close relationship between Africa and Madagascar. Results from a cluster analysis (single linkage) and an analysis of faunal similarity using the Jaccard Index (MAGURRAN, 1988) of the genera present in each biogeographic region, indicate that the Malagasy and African Regions are most similar (see FISHER, in press a). The Jaccard Index also indicates that within Africa, the southern and East Africa regions are the most similar to Madagascar.

The close relationship of Africa and Madagascar is also supported at the level of species-groups and species. For example, of the 36 described species of *Tetramorium* in the Malagasy region (BOLTON, 1979), 29 are endemic, 4 are shared with Africa, and 3 are pantropical tramp species. Bolton organized the taxa into 8 species groups of which 3 are endemic to Madagascar, 2 are shared with Africa and 3 are widespread. In addition, 3 indigenous species from the Malagasy region are shared with Africa, while none are shared with the Oriental or Indo-Australian regions. Affinities at the species-group and species level with the Oriental and Indo-Australian regions may exist in other pantropical genera, such as *Strumigenys* and *Pheidole* which have numerous undescribed species in collections awaiting revision.

Nineteen genera are found in Africa and India or the Orient but not in Madagascar:

Aenictus
Carebara
Centromyrmex
Dorylus
Leptanilla
Myrmicaria
Paedalgus
Polyrhachis
Rhoptromyrmex
Sphinctomyrmex
Calyptomyrmex
Cataglyphis
Cryptopone
Epitritus
Messor
Oecophylla
Pheidologeton
Probolomyrmex
Pseudolasius

If we assume that the ant genera found on Madagascar arrived primarily by dispersal (see discussion of the origin of genera below), the nesting behavior of the nineteen genera listed above may help explain which ant genera successfully colonized the island. These taxa nest in either the ground, in termite mounds, in the leaf litter or in rotten wood, or self constructed nests. *Polyrhachis* is the only genus that has some species that nest in plant cavities. BROWN (1973) suggested that those ants that nest in preformed plant cavities are best suited for surviving long distance dispersal by rafting across an ocean. Ants could weather such a journey for many months by sealing off the entrance of the nest and feeding on their own larvae. A similar method of dispersal could also have been used by a hibernating ancestor of the present day lemurs to raft across the Mozambique Channel. The arrival of the driver ants (*Aenictus and Dorylus*) and *Leptanilla* to Madagascar may also have been hindered by the fact that queens are wingless, and colonies reproduce by budding.

The driver ants which dominate the forest floor, and the weaver ants (*Oecophylla*) which dominant the forest canopy in Afrotropical and Oriental tropical regions are absent from the Malagasy region. Weaver ants and especially driver ants are important predators of other ants and have been shown to influence ant population structure and the diversity of ant communities (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; GOTWALD, 1995).

Because of their absence from Madagascar, the population dynamics of Malagasy ant communities may differ greatly from other Old World ant communities. A comparison of African and Malagasy ant communities provides a natural experiment for evaluating the effect of these dominant African ants.

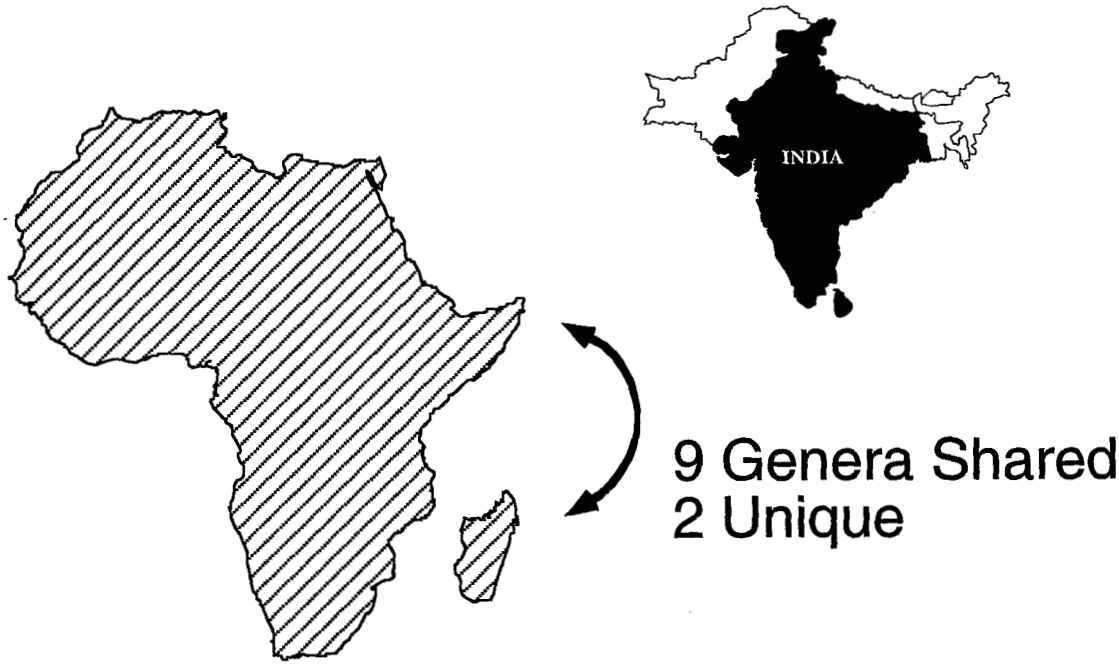


Fig. 2. Nine genera are shared between the Malagasy region and Africa and are not recorded from Peninsular India. Of these, 2 genera are uniquely found in the Malagasy and Afrotropical regions.

The lack of driver ants in Madagascar may have spurred the diversification of the tribe Cerapachyinae (*Cerapachys* and *Simopone*) on the island (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; OLSON & WARD, in press). The morphologically diverse and species rich *Cerapachys* on the island include species that are morphologically convergent to the driver ant genus *Aenictus* found in Africa and exhibit army ant habits of raiding the nests of other ants (BROWN, 1975; pers. obs.). In the absence of Dorylinae, *Cerapachys* may have been free to develop and capitalize on their army ant-like predatory behavior, and thus represent a monophyletic island radiation of species. On the other hand, this clade of *Cerapachys* may have been found once in other biogeographic regions, but now only persists in Madagascar in the absence of driver ants.

Mystrium, in the tribe Amblyoponini which possesses many morphologically primitive characters, represents another genus that may have been able to persist in the absence of competition from more recently evolved genera that failed to colonize Madagascar. Currently there are 6 described species of *Mystrium* from Madagascar,

while only one species from West Africa and one species from the Oriental, Indo-Australian, and Australian regions are known.

ORIGINS OF THE ANT FAUNA

The origin of the ant fauna of Madagascar must be inferred from our understanding of geological history and our limited fossil records of ants. The high number of extant ant genera found in Baltic amber fossils (Oligocene) suggests that many extant genera are at least 35 million years old (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). The almost complete lack of extant genera found in Cretaceous and Eocene deposits implies that most modern taxa may not have been abundant or even extant before the Oligocene. If the fossil data accurately reflects the history of ants, then all modern genera most likely evolved after the complete separation of Madagascar from Africa (around 120 Ma; RABINOWITZ *et al.*, 1983) and after the separation of India from Madagascar (approx. 90 Ma; STOREY *et al.*, 1995).

An alternative hypothesis, though not supported by the fossil record, is that some extant genera are much older and may date back to around the mid-Cretaceous at the time of the break up of Gondwana. BARONI URBANI *et al.* (1992) offer some indirect evidence to support this. They hypothesized that the Old and New World army ants are each others closest relative, and thus, form a monophyletic group. Since all modern taxa have wingless queens and reproduce by budding, it is most parsimonious to assume that the ancestor of this clade also had wingless queens. The present distribution of Ecitoninae in the New World and Dorylinae in the Old World, may be explained by a common ancestor that was present before the complete breakup of South America and Africa which is estimated to have occurred between 84 Ma and 106 Ma (PITMAN *et al.*, 1993). Since Dorylinae are absent from Madagascar, this common ancestor may have evolved after the complete separation of Madagascar from Africa more than 120 Ma (RABINOWITZ *et al.*, 1983). Other genera which have a present day Gondwanaland distribution, such as in the tribe Amblyoponini, may also be much older than predicted from the fossil record.

THE INDIA ENIGMA

In summary, Madagascar can be described as an isolated landmass that has a highly endemic fauna characterized by close affinities to the Afrotropical region with many groups that have apparently undergone unique island radiations, and relict taxa that have numerous plesiomorphic characters. These patterns can be explained by the proximity of Madagascar to Africa and its long history of isolation. Peninsular India, the sister continent of Madagascar, does not follow these predictions. Along with Madagascar, it began separating from Africa 150 Ma and remained joined with Madagascar until around 90 Ma before splitting off, moving northward, reaching its present position approximately 50 Ma (RABINOWITZ *et al.*, 1983; STOREY *et al.*, 1995). Therefore India was isolated with Madagascar for 60 million years and completely isolated for an additional 40 million years. India is over five times as large as Madagascar, but contains only 3 endemic ant genera, *Aneuretus* and *Stereomyrmex* in Sri Lanka, and *Indomyrma* in the Western Ghats in India, two of the most mesic localities in the region.

What happened to the endemic fauna that would be predicted from India's long isolation? Did the endemic taxa go extinct after initial contact with Asia due to the invasion of superior competitors? Did India experience dramatic climatic changes that drove taxa to extinction, leaving the two endemic taxa in the mesic localities? Or was India in contact with other landmasses via land bridges or filters during its sojourn in the Indian Ocean, and therefore not an isolated land mass for 100 million years?

BRIGGS (1989) suggested that during the Cretaceous, India moved northward and became in direct or close contact with Northern Africa. Faunal interchange that occurred during this contact with Africa, or during later contact with Asia could have allowed superior competitors to colonize India, driving endemic taxa to extinction. The mechanism for the absence of endemic ant taxa is not known, but the pattern has been noticed for vertebrate groups (BRIGGS, 1987; SAHNI, 1984).

CONCLUSIONS

Our understanding of the origins and affinities of the ant fauna of Madagascar is far from complete. We understand even less about the biogeographic patterns of ants within the island. Almost every one of the 48 indigenous genera is in need of revision. Nonetheless, evidence does suggest that the Malagasy ant fauna is more closely related to the Afrotropical fauna than to the Oriental or Indo-Australian faunas. The absence of ecologically dominant genera found in Africa, such as weaver and driver ants, may have created unique opportunities for the ants of Madagascar, allowing some to persist and others to radiate. The absence of a high number of endemic genera in India, Madagascar sister landmass for 60 million years, poses interesting biological and geological questions.

ACKNOWLEDGMENTS

I thank P.S. Ward for comments on the manuscript and for his constant encouragement and training in all aspects of ant systematics. Studies in Madagascar could not have been completed without the willing support of the Malagasy people and the funding by World Wide Fund for Nature-Madagascar, National Geographic Society, and the National Science Foundation.

REFERENCES

BARONI URBANI, C., B. BOLTON, & P.S. WARD, 1992. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). Syst. Entomol., 17:301-329.

BOLTON, B., 1979. The ant tribe Tetramoriini (Hymenoptera: Formicidae). The genus *Tetramorium* Mayr in the Malagasy region and in the New World. Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Entomol., 38:129-181.

BRIGGS, J.C., 1987. Biogeography and plate tectonics. Elsevier, Amsterdam, x + 204p.

BRIGGS, J.C., 1989. The historic biogeography of India: isolation or contact? Syst. Zool., 38:322-332.

BROWN, W. L., Jr., 1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas. *In:* B.J., Meggers, E.S. Ayensu & W.D. Duckworth (eds.) Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review. pp. 161-185. Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C., viii + 350p.

DALLA TORRE, K. W. VON, 1893. Catalogus Hymenopterorum hucusque descriptorum systematicus et synonymicus. Vol. 7. Formicidae (Heterogyna). W. Engelmann, Leipzig, 289p.

FISHER, B.L.(in press a). Biogeography and ecology of the ant fauna of Madagascar. J. Nat. Hist.

FISHER, B.L. (in press b). Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra. Fieldliana.

GOTWALD, W. H., Jr., 1995. Army ants: the biology of social predation. Cornell University Press, Ithaca, xviii + 302p.

HÖLLDOBLER, B., & E.O. WILSON, 1990. The ants. Cambridge, Harvard Univ. Press, Mass., xii + 732p.

MAGURRAN, A. E., 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 179p.

OLSON, D.M., & P.S. WARD (in press). The ant fauna (Hymenoptera: Formicidae) of Kirindy Forest (tropical dry forest) in western Madagascar. Primate Report. (Spec. Vol.).

PITMAN, W.C. III., S. CANDE, L. LABRECQUE, & J. PINDELL, 1993. Fragmentation of Gondwana: the separation of Africa from South America, *In*: P. Goldblatt (ed.) Biological relationships between Africa and South America. pp 15-34.: Yale University Press, New Haven, 630 p.

RABINOWITZ, P.D., M.F. COFFIN, & D.FALVEY, 1983. The separation of Madagascar and Africa. Science, 220:67-69.

SAHNI, A., 1984. Cretceous-Paleocene terrestrial faunas of India: lack of endemism during drifting of Indian Plate. Science, 226:441-443.

SMITH, A.G., D.G. SMITH, & B.M. FUNNELL, 1994. Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlands. Cambridge University, Cambridge, ix + 99 p.

STOREY, M., J.J. MAHONEY, A.D. SAUNDERS, R.A. DUNCAN, S.P. KELLEY & M.F. COFFIN, 1995. Timing of hot spot-related volcanism and the breakup of Madagascar and India. Science, 267:852-855.

WHEELER, W. M., 1922. Ants of the American Museum Congo expedition. A contribution to the myrmecology of Africa. IX. A synonymic list of the ants of the Malagasy region. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 45:1005-1055.

Table I. Ant Genera found in the Malagasy region. Endemic genera are indicated in bold, and genera known only from probable introduced species are noted with an *. Genera that are unique to Mauritius, Seychelles, and Reunion are also indicated.

DOLICHODERINAE
*Ochetellus** [Mauritius]
Tapinoma
Technomyrmex

FORMICINAE
Acropyga [Mauritius]
Anopolepis [Reunion]
*Brachymyrmex**
Camponotus
Lepisiota
Paratrechina
Plagiolepis

PSEUDOMYRMECINAE
Tetraponera

MYRMICINAE
Aphaenogaster
Cardiocondyla
Cataulacus
Crematogaster
Eutetramorium
Glamyromyrmex
Ireneopone [Mauritius]
Kyidris
Leptothorax
Melissotarsus
Meranoplus
Metapone
Monomorium
Oligomyrmex
Pheidole
Pilotrochus
Pristomyrmex [Mauritius]
*Quadristruma** [Seychelles]
Serrastruma
Smithistruma
Solenopsis
Strumigenys
Teratanер
Tetramorium
Undescribed genus

CERAPACHYINAE
Cerapachys
Simopone

PONERINAE
Adetomyrma
Amblyopone
Anochetus
Discothyrea
Hypoponera
Leptogenys
Mystrium
Odontomachus
Pachycondyla
Platythyrea
Platythyrea
*Ponera**
Prionopelta
Proceratium

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 467-478

AFFINITES BIOGEOGRAPHIQUES DES DROSOPHILIDAE DE MADAGASCAR ET DES ILES DE L'OCEAN INDIEN

Daniel LACHAISE [1], Myriam HARRY [2] & Michel SOLIGNAC [1]

[1] *CNRS, Populations, Génétique & Evolution, 91198 Gif-sur-Yvette Cedex,* FRANCE

[2] *LBSE, UFR de Sciences, Université Paris XII-Val de Marne, 94010 Créteil cedex,* FRANCE

ABSTRACT.- The biogeographical affinites of fruitflies (Diptera, Drosophilidae) from Madagascar and the surrounding islands of the Western Indian Ocean are discussed at the level of multi-species communities (via a **Correspondence Factorial Analysis** where « individuals » are species and islands are the variables), then at various decreasing taxonomical levels (genera, subgenera, species groups and subgroups), and finally at the genetic and molecular levels.

KEY-WORDS.- Drosophilidae, Genetic biogeography, Island speciation, Indian Ocean

RESUME.- Les affinités biogéographiques des Diptères Drosophilidae de Madagascar et des îles de l'Océan Indien sont discutées au niveau peuplements, au travers d'une Analyse Factorielle des Correspondances -où les espèces représentent les individus mathématiques et les îles les variables-, puis aux différents niveaux taxonomiques décroissants (genres, sous-genres, groupes d'espèces, sous-groupes), enfin au niveaux génétique et moléculaire.

MOTS CLES.- Drosophilidae, Biogéographie génétique, Spéciation insulaire, Océan Indien

INTRODUCTION

Les Diptères de la famille des Drosophilidae comptent près de 3000 espèces réparties en 60 genres. D'une façon générale, les régions biogéographiques comportent des faunes de drosophiles bien contrastées. Si nombre de genres sont anciens, et de ce fait cosmopolites, les groupes d'espèces affines sont en revanche d'excellents indicateurs des affinités biogéographiques et des voies de migration. Les faunes des Seychelles, 10 genres, 36 espèces (LAMB, 1914; TSACAS *et al.*, 1981), des Comores, 8 genres, 31 espèces, de La Réunion, 8 genres, 28 espèces, et de Maurice, 6 genres, 28 espèces (TSACAS & DAVID, 1975; DAVID & TSACAS, 1975; DAVID *et al.*, 1989) peuvent être considérées comme relativement bien connues. En revanche, Madagascar est restée longtemps inexplorée pour sa faune de drosophiles puisque TSACAS *et al.* (1981) ne mentionnent que 9 genres et 37 espèces, dans le matériel collecté pour l'essentiel en 1957-58 par STUCKENBERG. Grâce à quelques collectes de LACHAISE 1980 et surtout grâce à la mission MCEVEY-DAVID-AULARD 1987, on connaît 71 espèces à Madagascar (notamment *in* MCEVEY, 1990; CHASSAGNARD & MCEVEY, 1992), ce qui porte à 128 le nombre d'espèces identifiées pour l'ensemble Seychelles-Comores-Madagascar-Réunion-Maurice (SECOMAREMAU). MCEVEY (comm. pers.) rapporte de surcroît la présence,

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

dans le matériel de la mission 87 à Madagascar, de 19 autres espèces de *Leucophenga*, 4 espèces de *Drosophila* du sous-genre *Drosophila*, 7 espèces de *Drosophila* d'affinité subgénérique incertaine, ainsi que de 13 espèces de *Scaptodrosophila* et 16 espèces d'affinité générique incertaine. On peut donc considérer qu'il existe au minimum 130 espèces de Drosophilidae à Madagascar et il ne fait aucun doute que la prospection n'en est encore qu'à son début. La faune de Drosophilidae de SECOMAREMAU atteint ainsi les chiffres respectables de 20 genres et 187 espèces.

MATERIEL & METHODES

Dans le but de visualiser les affinités au sein de SECOMAREMAU, nous avons appliqué ici une Analyse Factorielle des Correspondances (BENZECRI *et al.*, 1973) en limitant l'étude aux 129 espèces dont on peut assurer que leur distribution dans les différentes îles de l'Océan Indien est fiable. La Figure 1 montre le plan 1-2 de cette analyse où l'axe 1 représente 33,3 % et l'axe 2 27,1% de l'information. Avec l'axe 3 (24,3%) qui n'est pas figuré ici, l'analyse couvre l'essentiel de l'information (82,7%). L'AFC a l'avantage sur d'autres analyses de permettre la superposition des individus (espèces de Drosophilidae) et des variables (les différentes îles de l'Océan Indien). Les chiffres représentent des nombres d'espèces dont la projection est superposée. La contribution relative à l'inertie expliquée par l'axe est: Seychelles (36,9%) et Madagascar (37,7%) pour l'axe 1, Comores (71,2%) et Madagascar (25,5%) pour l'axe 2. L'axe 3, non figuré, serait déterminé par la divergence Seychelles (41,4%), Maurice (38%) et, dans une moindre mesure La Réunion (15,8%).

RESULTATS

AFFINITES BIOGEOGRAPHIQUES DANS L'OCEAN INDIEN OCCIDENTAL

La figure 1 montre une nette différenciation des faunes de drosophiles. Les Comores n'ont de réelle affinité qu'avec Madagascar et peu avec les Seychelles. Maurice et La Réunion se chevauchent largement l'une l'autre et toutes les deux en partie avec Seychelles en dépit de l'endémisme propre à chacune d'elles. L'endémisme est important, 12 à 15 espèces aux Seychelles (33-42%), 10-14 aux Comore (32-45%), 5-6 à La Réunion (18-21%) et 4-7 à Maurice (14-25%). Le domaine d'incertitude vient des problèmes taxonomiques en suspens (Tableaux 1 & 2). Concernant Madagascar l'incertitude est encore plus large, mais les données indiquent en tout état de cause un taux d'endémisme plus élevé. Si l'on tient compte des seules 71 espèces identifiées (Tableau 1), 39 sont endémiques, soit un taux de 55%. Maintenant, si l'on ajoute les 59 espèces en cours d'étude -qui pourraient bien s'avèrer toutes endémiques- le taux pourrait passer à 97/130 soit 75% (Tableau 2). Plus vraisemblablement il est situé entre ces deux valeurs. Les archipels tels celui des Comores et celui défini par l'isobathe 50m des Seychelles granitiques incluant Mahé, Praslin, Cousin et Frégate, ont des taux d'endémisme plus élevés que ceux de chacune des îles des Mascareignes. Cet endémisme semble davantage lié au degré de subdivision des unités insulaires que de leurs âges.

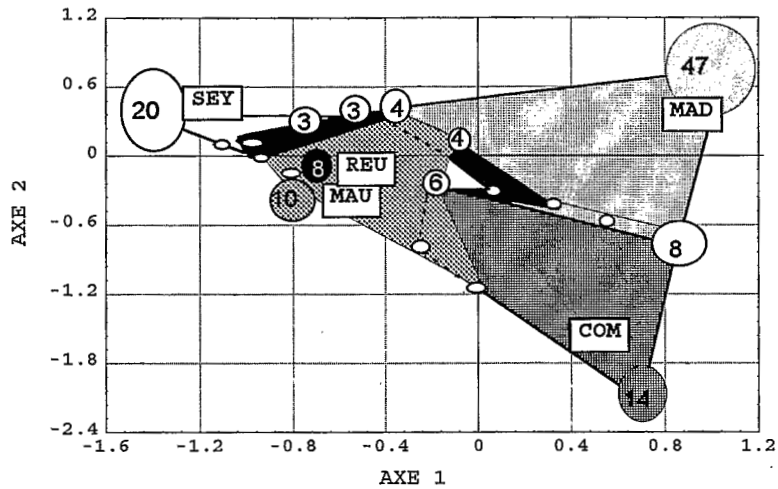


Figure 1. Analyse Factorielle des Correspondances effectuée sur 128 espèces de Drosophilidae (voir Tableau I) montrant les affinités biogéographiques de Madagascar (MAD), avec les Seychelles (SEY), les Comores (COM), La Réunion (REU), et Maurice (MAU). Les chiffres dans les pastilles accompagnant les variables (îles) incluent les espèces endémiques plus éventuellement quelques autres présentes sur un seul archipel ou une seule île mais rapportées d'Afrique continentale ou d'une autre région biogéographique.

AFFINITES AVEC LES AUTRES REGIONS BIOGEOGRAPHIQUES

L'AFC présentée ne traite pas des affinités des espèces de SECOMAREMAU avec d'autres régions biogéographiques, notamment les régions Afrotropicales et Orientales. Ces affinités ont été discutées au fur et à mesure des découvertes par DAVID et TSACAS (1975), TSACAS (1984), LEMEUNIER *et al.* (1986), DAVID *et al.* (1989). Le Tableau I fait le point de ces affinités. Nous commentons ici très brièvement l'apport des différents niveaux taxonomiques dans l'analyse des voies de migrations qui ont produit les faunes insulaires contemporaines.

Apport des genres: l'apport des genres est limité quant à l'interprétation historique des peuplements car la plupart d'entre eux ont des représentants, plus ou moins nombreux, sur toutes, ou presque toutes les régions biogéographiques. Cela vient sans doute de la grande ancienneté des noeuds phylogénétiques qui ont produit les genres, peut-être à des époques correspondant aux phases successives de la dislocation du Gondwana. On soulignera cependant la présence à Madagascar d'une espèce du genre Afrotropical *Jeannelopsis* lequel est confiné par ailleurs en Afrique orientale (Kenya-Tanzanie) et en Afrique du Sud. Il est aussi intéressant de noter que les genres sont très inégalement répartis dans leur distribution et par le nombre d'espèces qui les représentent. Ainsi, cinq genres, *Gitona, Stegana, Jeannelopsis, Luzonimyia, Nesiodrosophila*, n'ont qu'un ou deux représentants à Madagascar. De même

Dettopsomyia, Drosophilella et *Neotanygastrella* n'ont, là encore, qu'un ou deux représentants, cette fois limités aux Seychelles.

Apport des sous-genres: les sous-genres ne sont, dans l'ensemble, guère plus informatifs; ainsi, au sein du genre *Drosophila*, les grands sous-genres *Drosophila, Hirtodrosophila* et *Sophophora* sont tous bien représentés dans l'ensemble SECOMAREMAU. Il est cependant intéressant de souligner que les *Drosophila* du sous-genre *Dichaetophora*, à l'instar des représentants du genre *Liodrosophila*, sont limités dans leur répartition dans l'Océan Indien occidental aux seuls Comores et Madagascar. Comme le montre l'AFC, cela illustre les échanges privilégiés de faune entre les Comores et Madagascar par la côte occidentale. Dans le genre *Zaprionus*, le niveau des sous-genres révèle de façon marquée la grande affinité de Madagascar avec la région Afrotropicale. En effet, les 14 espèces rapportées de SECOMAREMAU appartiennent toutes au sous-genre *Zaprionus*, exclusivement Afrotropical. La présence à Madagascar des 14 espèces de ce taxon, extrêmement riche en Afrique continentale (CHASSAGNARD & TSACAS, 1993), dont 7 endémiques, montre par ailleurs qu'il y a subi une forte diversification endémique (CHASSAGNARD & MCEVEY, 1992). Cela démontre que les liens entre l'Afrique continentale et Madagascar sont non seulement étroits mais aussi qu'ils sont anciens. Paradoxalement, en effet, les Comores sont pauvres en *Zaprionus*, aucune espèce endémique de ce genre n'y ayant été recensée jusqu'alors et les deux espèces mentionnées, *Z. tuberculatus* et *Z. indianus*, étant d'évidents colonisateurs récents venus vraisemblablement d'Afrique continentale (mais voir plus loin). Il est donc possible d'en déduire que la différenciation des *Zaprionus* de Madagascar est très probablement plus ancienne que l'île la plus ancienne des Comores, à savoir Mayotte, avec quelque 8 millions d'années (BATTISTINI, ce Volume). Peut-être le sous-genre *Zaprionus* est-il l'un des rares témoins, chez les Drosophilidae, du vieux fond dérivé du Gondwana, le sous-genre *Anaprionus* faisant office de taxon vicariant dans la région Orientale (TSACAS & CHASSAGNARD, 1990).

Il est cependant intéressant de souligner qu'il existe une espèce de *Zaprionus*, *Z. mascariensis*, dont la distribution couvre, non seulement Madagascar, mais aussi les Mascareignes. Or, cette espèce a des affinités étroites avec deux espèces du même complexe supposées originaires d'Afrique continentale, *Z. tuberculatus* et *Z. sepsoides*, cette dernière étant présente à Madagascar mais apparemment absente des Mascareignes (TSACAS *et al.*, 1977). Il n'est donc pas exclu que la différenciation du complexe *tuberculatus* représente un épisode relativement récent d'une radiation ancienne. Nous avançons ici une idée quelque peu hétérodoxe, à savoir que l'histoire évolutive des *Zaprionus* de ce complexe (*Z. mascariensis, Z. sepsoides, Z. tuberculatus*) pourrait être plus ou moins similaire, voire parallèle, de celle du complexe *Drosophila simulans* (*D. mauritiana, D. sechellia, D. simulans)* telle qu'elle est discutée plus loin. Ce ne serait pas *Z. tuberculatus* (ou *Z. sepsoides*) qui aurait colonisé Madagascar et les Mascareignes, mais au contraire un ancêtre pré-*tuberculatus* issu de la radiation malgache qui aurait engendré *Z. sepsoides* à Madagascar et *Z. mascariensis* dans les Mascareignes. Dans ce scénario *Zaprionus tuberculatus* serait le dernier né et aurait « fonctionné » comme *D. simulans*: ces espèces de genres différents auraient l'une comme l'autre véritablement envahi récemment le continent africain depuis Madagascar, puis de là les îles atlantiques et méditerranéennes de l'Afrique et enfin l'ouest de l'Arabie et le Proche Orient. Toutes les données récentes s'accordent à suggérer que *Z. tuberculatus* est une espèce colonisatrice en pleine expansion géographique et tout porte à croire qu'elle pourrait, au moins partiellement, suivre la trace de *D. simulans* dans sa conquête mondiale.

Tableau I. Liste des 128 espèces de Drosophilidae soumises à l'Analyse Factorielle des Correspondances où seules les cinq premières colonnes sont prises en compte. Se: Seychelles; Co: Comores; Mad: Madagascar; Re: La Réunion; Mau: Maurice. Les affinités avec les autres régions biogéographiques sont indiquées par (1) si l'espèce elle-même se retrouve dans telle ou telle autre région, ou par (*) si une espèce affine, ou une série d'espèces affines, y est mentionnée. Af: Afrique continentale au sud du Sahara; Pa: région Paléarctique; Or: régions Orientale et/ou Australasienne; Nea: région Néarctique ou Néotropicale.

	Se	Co	Mad	Re	Mau	Af	Pa	Or	Nea
STEGANINAE									
Genre *Amiota*									
1. *Amiota* sp.1 Tsacas *et al.* 1981			1						
2. *Amiota* sp.2 Tsacas *et al.* 1981				1					
Genre *Cacoxenus*									
Sous genre *Gitonidas*									
3. *C. (G.) perspicax*				1	1	1		1	
Genre *Gitona*									
4. *G. pauliani*			1			1			
Genre *Leucophenga*									
5. *L. atra*		1				1			
6. *L. buxtoni*			1			1			
7. *L. cuthbertsoni*			1			1			
8. *L. aff. cuthbertsoni*			1			*			
9. *L. decaryi*			1						
10. *L. grossipalpis*	1								
11. *L. aff. kilembensis*			1			*			
12. *L. aff. magnornata*		1				*			
13. *L. paracuthbertsoni*		1	1	1		1			
14. *L. scaevolaevora*			1						
15. *L. sericea*	1								
16. *Leucophenga* sp.		1	1						
Genre *Stegana*									
17. *Stegana* sp.1 McEvey 87			1						
18. *Stegana* sp.2 McEvey 87			1						
DROSOPHILINAE									
Genre *Chymomyza*									
19. *C. bicolor*	1								
20. *Chymomyza* sp. Tsacas *et al.* 81		1	1						
Genre *Dettopsomyia*									
21. *D. formosa*	1					1		1	1
22. *Dettopsomyia* sp.	1								
Genre *Drosophila*									
Sous genre *Dichaetophora*									
23. *D. (Dichaet.) aberrans*		1							
24. *D. (Dichaet.)* sp.1 Tsacas *et al.* 81		1							
25. *D. (Dichaet.)* sp.2 Tsacas *et al.* 81		1							
26. *D. (Dichaet.)* sp. Tsacas *et al.* 81			1						
Sous genre *Dorsilopha*									
27. *D. (Dorsil.) buscki*			1	1	1	1	1	1	1
Sous genre *Drosophila*									
28. *D. (Drosoph.) amphibolos*			1						
29. *D. (Drosoph.) buzzatii*				1		1	1	1	1
30. *D. (Drosoph.) hirtipes (=iri)*	1		1		1	1			
31. *D. (Drosoph.) hydei*	1	1	1	1	1	1	1	1	1
32. *D. (Drosoph.) immigrans*	1			1	1	1	1	1	1
33. *D. (Drosoph.) nasuta*	1	1	1	1	1	1		1	
34. *D. (Drosoph.) ponera*				1					
35. *D. (Drosoph.) cf. pruinosa*					1	*			
36. *D. (Drosoph.) punctatipennis*				1					
37. *D. (Drosoph.) repleta*		1			1		1	1	1
38. *D. (Drosoph.)* sp.1 Tsacas *et al.* 81		1							
39. D. (Drosoph.) sp.2 Tsacas *et al.* 81		1							
40. *D. (Drosoph.)* sp.3 Tsacas *et al.* 81		1							
41. *D. (Drosoph.)* sp.4 Tsacas *et al.* 81		1							
42. *D. (Drosoph.)* sp. aff. *adamsi*			1			*			
43. *D. (Drosoph.)* sp. aff.*gibbinsi*			1			*			
Sous genre *Hirtodrosophila*									
44. *D. (Hirtod.) borbonica*				1					
45. *D. (Hirtod.)* nsp.1 Tsacas *et al.* 81	1								
46. *D. (Hirtod.)* nsp.1 Tsacas *et al.* 81		1	1						
47. *D. (Hirtod.)* sp.2 Tsacas *et al.* 81		1	1						
48. *D. (Hirtod.)* sp.3 Tsacas *et al.* 81	1								
49. *D. (Hirtod.)* sp.n.A David *et al.* 89					1				
50. *D. (Hirtod.)* sp. McEvey 87			1						
Sous genre *Lordiphosa*									
51. *D. (Lordiph.)* sp.n.B David *et al.* 89					1				
Sous genre *Sophophora*									
groupe *melanogaster*									
sous groupe *ananassae*									
52. *D. (Soph.) ananassae*	1		1	1	1	1	1	1	1
53. *D. (Soph.) ercepeae*				1				*	
54. *D. (Soph.) malerkotliana*	1				1	1		1	1
55. *D. (Soph.) parabipectinata*				1	1			*	
56. *D. (Soph.) merina*			1					*	
57. *D. (Soph.) perarai*			1					*	
58. *D. (Soph.) vallismaia*	1							*	
sous groupe *melanogaster*									
59. *D. (Soph.) mauritiana*					1	*			
60. *D. (Soph.) melanogaster*	1		1	1	1	1	1	1	1
61. *D. (Soph.) sechellia*	1					*			
62. *D. (Soph.) simulans*	1		1	1		1	1	1	1
63. *D. (Soph.) yakuba*			1			1			

	Se	Co	Mad	Re	Mau	Af	Pa	Or	Nea
Sous-groupe *montium*									
64. *D. (Soph.) cf. bocqueti*		1	1			*			
65. *D. (Soph.) chauvacae*		1				1			
66. *D. (Soph.) kikkawai*			1	1	1			1	1
67. *D. (Soph.) malagassya*			1						
Sous-groupe *suzukii*									
68. *D. (Soph.) ashburneri*		1						*	
Affinité sous-générique incertaine									
69. *Drosophila spinipes*	1		1	1	1	1			
70. *Drosophila* sp.n.1 Tsacas *et al.* 81			1						
71. *Drosophila* sp.n.2 Tsacas *et al.* 81	1								
72. *Drosophila cf. suma*					1	1			
Genre *Drosophilella*									
(=*Hypselothyrea*=*Deplanothyrea*)									
73. *Drosophilella notabilis*	1							*	
Genre *Jeannelopsis*									
74. *Jeannelopsis* sp. McEvey 87			1			1			
Genre *Liodrosophila*									
75. *Liodrosophila divergens*			1						
76. *Liodr. madagascariensis*			1						
77. *Liodrosophila sinuata*			1						
78. *Liodrosophila sp.* Tsacas		1							
Genre *Lissocephala*									
79. *Lissocephala sanu*				1		1			
80. *Lissocephala* sp.			1			1			
Genre *Luzonimyia*									
81. *Luzonimyia* sp. McEvey 87			1						
Genre *Microdrosophila*									
82. *Microdrosophila* sp1 Tsacas et al.81		1	1						
83. Microdrosophila sp2 Tsacas *et al.*81			1						
84. *Microdrosophila* sp3 Tsacas *et al.*81	1								
85. *Microdrosophila* sp1 McEvey 87			1						
86. *Microdrosophila* sp2 McEvey 87			1						
Genre *Mycodrosophila*									
87. *Mycodrosophila fracticosta*	1			1		1			
88. *Mycodrosophila nigerrima*	1					1			
89. *Mycodroso. nigrobrunnea*	1								
90. *Mycodrosophila* sp. Dav. & Tsac. 75				1					
91. *Mycodrosophila* sp. Tsacas *et al.* 81	1		1	1					
Genre *Neotanygastrella*									
92. *Neotanygastrella punctiscutata*	1								
Genre *Neslodrosophila*									
93. *Neslodrosophila madagascarensis*			1						
Genre *Scaptodrosophila*									
94. *Scaptodrosophila bangi*		1		1	1	1			
95. *Scaptodrosophila caliginosa*	1		1		1	1			
96. *S.* sp.1 aff. *eoundo* Tsacas *et al.* 81			1			*			
97. S. sp.2 aff. *eoundo* Tsacas *et al.* 81	1					*			
98. *Scaptodrosophila finitima*	1					1			
99. *S.* sp.n. aff. *finitima* Dav. & Tsac. 75					1	*			
100. *Scaptodrosophila jucunda*	1								
101. *Scaptodrosophila lambi*	1					1			
102. *Scaptodrosophila latifasciaeformis*	1	1	1	1	1	1			1
103. *Scaptodrosophila nicolae*					1				
104. *Scaptodrosophila rufuloventer*	1	1	1						
105. *Scaptodrosophila sr*			1			1			
106. *Scaptodrosophila triangulifer*	1	1	1	1		1			
107. *Scaptodros.* sp.n.1 Tsacas *et al.* 81		1							
108. *Scaptodros.* sp.n.2 Tsacas *et al.* 81			1						
109. *Scaptodros.* sp.1 Tsacas *et al.* 81		1							
Genre *Scaptomyza*									
Sous genre *Parascaptomyza*									
110. *S. (Parascaptomyza) exilis*			1						
111. *S. (Parascapto.) sp.3 McEvey 90*					1				
Sous genre *Scaptomyza*									
112. *S. (Scaptomyza) mateolata*					1				
113. *S. (Scaptomyza) merina*			1						
114. *S. (S.)* sp.2 Tsacas *et al.* 81		1	1						
Genre *Zaprionus*									
K7Sous genre *Zaprionus*									
115. *Z. (Zaprionus) campestris*			1			*			
116. *Z. (Zaprionus) cercus*			1			*			
117. *Z. (Zaprionus) ghesquierei*			1			1			
118. *Z. (Zaprionus) indianus*	1	1	1	1	1	1	1	1	
119. *Z. (Zaprionus) aff. indianus* CM92			1			*			
120. *Z. (Zaprionus) kolodkinae*			1			*			
121. *Z. (Zaprionus) litos*			1			*			
122. *Z. (Zaprionus) mascariensis*			1	1	1	*			
123. *Z. (Zaprionus) megalorchis*			1			1			
124. *Z. (Zaprionus) sepsoides*			1			1			
125. *Z. (Zaprionus) simplex*			1			*			
126. *Z. (Zaprionus) spinipilus*			1			1			
127. *Z. (Zaprionus) tuberculatus*	1	1	1	1	1	1	1		
128. *Z. (Zaprionus) verruca*			1			*			

Les groupes et sous-groupes d'espèces: les niveaux taxonomiques supra-spécifiques les plus révélateurs n'en demeurent pas moins les groupes et sous-groupes d'espèces. Ainsi le groupe *sanu* du genre *Lissocephala*, représenté à Madagascar et à La Réunion, caractérise, avec le groupe *juncta*, une colonisation venant de la région Afrotropicale en liaison avec une radiation hautement spécialisée sur les Moracées du genre *Ficus* (LACHAISE & MCEVEY, 1990; HARRY *et al.*, 1995). Mais, l'exemple le plus éloquent d'une voie de migration venant d'Afrique est sans conteste la différenciation des espèces du sous-groupe *melanogaster*, le complexe *D. simulans-D. sechellia-D. mauritiana* n'étant que la ramification océane d'un rameau continental. Le sous-groupe *ananassae* -qui mérite en réalité le rang de groupe d'espèces- caractérise, en revanche, une migration venue de la région Orientale. Cette migration n'est sans doute pas très récente dans la mesure où elle a donné lieu à une radiation dans les différentes îles de l'Océan Indien occidental: *D. vallismaia* dans La Vallée de Mai à Praslin, l'une des îles granitiques des Seychelles (TSACAS, 1984), *D. ercepeae* à La Réunion, *D. parabipectinata* et deux espèces nouvelles à Madagascar (TSACAS & DAVID, 1975 et comm. pers.). L'influence Orientale se fait sentir également au travers d'espèces telles que *D. ashburneri*, unique représentant à l'ouest de l'Océan Indien du sous-groupe Oriental *suzukii* du groupe *melanogaster* (TSACAS, 1984; LEMEUNIER *et al.*, 1986).

Mais, c'est encore aux niveaux génétique et moléculaire que la « biogéographie dynamique », c'est-à-dire celle résultant non de la vicariance proprement dite mais des flux de gènes d'une île de l'Océan Indien à une autre, est la plus évidente.

BIOGEOGRAPHIE GENETIQUE ET MOLECULAIRE

Les 8 espèces affines du sous-groupe *melanogaster* ont une origine Afrotropicale; trois d'entre elles, *D. simulans* et ses espèces soeurs *D. sechellia* et *D. mauritiana*, endémiques respectivement de l'île qui leur a valu leur nom, ont une histoire évolutive liée à l'Océan Indien (LACHAISE *et al.*, 1988). Ces espèces, qui comptent désormais parmi les espèces les plus étudiées dans le monde, montrent tout ce que l'on peut tirer sur le plan de la compréhension des relations paléogéographiques et des mécanismes de spéciation. Il s'agit d'espèces excessivement proches sur le plan chromosomique (LEMEUNIER & ASHBURNER, 1984), génétique (CARIOU, 1987), moléculaire (BODMER & ASHBURNER, 1984) et reproductif (LACHAISE *et al.*, 1986).

Espèces soeurs et « races » cytoplasmiques

Trois « races » géographiques cytoplasmiques (*si*I, *si*II et *si*III) ont été reconnues chez *Drosophila simulans* sur la base de différences observées dans le génome mitochondrial analysé par tout un éventail d'enzymes de restriction: une race malgache confinée à une aire restreinte Madagascar-Réunion (*si*III), une race indo-Pacifique qui s'est étendue vers l'est à partir des Seychelles pour coloniser la Nouvelle-Calédonie, Moorea et Hawaï (*si*I), et enfin une race cosmopolite (*si*II) dotée d'une exceptionnelle capacité colonisatrice (BABA-AISSA & SOLIGNAC, 1984; BABA-AISSA *et al.*, 1988). L'espèce soeur de Maurice *D. mauritiana* présente, quant à elle, un polymorphisme de son génome mitochondrial (*ma*I + *ma*II). Or, ce qui rend la situation aussi troublante qu'intéressante est le fait que les types mitochondriaux *si*III de *D. simulans* et *ma*I de *D. mauritiana* sont identiques (SOLIGNAC & MONNEROT, 1986). Des hypothèses

contradictoires ont été discutées où, selon les auteurs, sont favorisés soit une longue dérive génétique chronique d'une population de petite taille, soit de sévères goulots d'étranglement liés à des effets fondateurs.

Tableau II. Répartition des genres et sous-genres de Drosophilidae dans l'Océan Indien occidental et affinités biogéographiques. Nombre d'espèces (Nombre d'espèces endémiques probables, domaine d'incertitude). Il est tenu compte ici pour Madagascar des 59 espèces en cours d'étude qui s'ajoutent aux 71 espèces rapportées dans le Tableau 1. Se: Seychelles; Co: Comores; Mad: Madagascar; Re: La Réunion; Mau: Maurice.

	TOTAL	Se	Co	Mad	Re	Mau	AFFINITES
1. *Amiota*	2 (2)			1 (1)	1 (1)		Afr-Or-Pal-Nearctique
2. *Cacoxenus*	1 (0)				1 (0)	1 (0)	Afr-Or-Paléarctique
3. *Gitona*	1 (0)			1 (0)			Afrot.-Austr.-Paléarct.
4. *Leucophenga*	31 (7-26)	2 (2)	4 (1)	27 (4-23)	1 (0)		Cosmopolite
5. *Stegana*	2 (0-2)			2 (0-2)			Cosmopolite
6. *Chymomyza*	2 (1)	1 (1)	1 (0)	1 (0)			Cosmopolite
7. *Dettopsomyia*	2 (0-1)	2 (0-1)					Orientale
8. *Drosophila*							Cosmopolite
D. (Dichaetophora)	4 (4)		3 (3)	1 (1)			Cosmopolite
D. (Dorsilopha)	1 (0)			1 (0)	1 (0)	1 (0)	Cosmopolite
D. (Drosophila)	20 (6-13)	4 (0)	7 (4)	10 (0-6)	6 (2)	6 (0-1)	Cosmopolite
D. (Hirtodrosophila)	7 (4-9)	2 (2)	2 (0-2)	3 (1-3)	1 (1)	1 (0-1)	Cosmopolite
D. (Lordiphosa)	1 (1)					1 (1)	Cosmopolite
D. (Sophophora)	17 (8)	6 (2)	3 (1)	9 (3)	6 (1)	6 (1)	Cosmopolite
D. (incertae)	11 (2-9)	2 (1)		9 (1-8)	1 (0)	2 (0)	*incertae*
9. *Drosophilella*	1 (1)	1 (1)					Orientale
10. *Jeannelopsis*	1 (0-1)			1 (0-1)			Afrotropicale
11. *Liodrosophila*	4 (4)		1 (1)	3 (3)			Orientale
12. *Lissocephala*	2 (0)			1 (0)	1 (0)		Afrotropicale
13. *Luzonimyia*	1 (0-1)			1 (0-1)			Orientale
14. *Microdrosophila*	5 (0-4)	1 (0-1)	1 (0-1)	4 (0-4)			Orient.-Afrotr.-Austra.
15. *Mycodrosophila*	5 (1-2)	4 (1)		1 (0)	3 (0-1)		Cosmopolite
16. *Neotanygastrella*	1 (1)	1 (1)					Afr-Or-Aust-Neo-Near
17. *Nesiodrosophila*	1 (1)			1 (1)			Orientale
18. *Scaptodrosophila*	29 (2-19)	8 (1-2)	6 (0-1)	20 (0-15)	3 (0)	5 (1)	Australas.-Orient.-Afr.
19. *Scaptomyza*							Cosmopolite
S. (Parascaptomyza)	2 (1-2)			1 (1)		1 (0-1)	Cosmopolite
S. (Scaptomyza)	3 (2)		1 (0)	2 (1)		1 (1)	Cosmopolite
20. *Zaprionus*	14 (7)	2 (0)	2 (0)	14 (7)	3 (0)	4 (0)	Afrotropicale
Genre incertain	16 (16)			16 (16)			incertaine
TOTAL	187 (55-121)	36 (12-15)	31 (10-14)	130 (39-97)	28 (5-6)	28 (4-7)	

Double réitération des modèles « pierres-de-gué » interrompu et ininterrompu

Jusqu'à présent, nous avions privilégié l'hypothèse selon laquelle *D. melanogaster* et *D. simulans* se seraient différenciées respectivement à l'ouest et à l'est du Rift africain, à partir d'une population ancestrale commune, à la faveur de l'aridification graduelle de la partie orientale du continent (LACHAISE *et al.*, 1988). Mais, l'hypothèse la plus simple est peut-être d'admettre que *D. simulans* s'est différenciée à Madagascar même, où elle a pu rester endémique très longtemps (de l'ordre de 2 à 4 millions d'années). Le type mitochondrial *si*III pourrait être celui de la population ancestrale et serait resté confiné à

son aire d'origine (SOLIGNAC & MONNEROT, 1986) et à son milieu d'origine, à savoir les forêts de montagnes telles La Montagne d'Ambre dans le nord de Madagascar (LACHAISE, non publié) et celles des forêts des pentes des volcans de La Réunion (DAVID & TSACAS, 1975). Par des effets stochastiques, liés à des événements occasionnels, des femelles fondatrices, issues de populations dotées du génome *si*III, ont pu se trouver transportées passivement dans d'autres îles de l'Océan Indien occidental. La première question est de savoir pourquoi *si*III ne s'est pas propagé au delà de Madagascar et des Mascareignes alors que les deux autres types mitochondriaux se sont retrouvés de proche en proche très loin de leur aire d'origine selon un modèle « pierres-de-gué » (stepping stone model) ? La réponse pourrait être: pure question de contingence! Dans leur errance passive, les porteurs de certains types mitochondriaux - connus ou inconnus- se sont trouvés bloqués parce que leur nécessaire spécialisation s'est avérée être une impasse évolutive, les rendant incapables de s'adapter ailleurs.

Deux fois au moins, le phénomène de sédentarisation s'est produit (modèle « pierres-de-gué » interrompu), et deux fois le processus de migration au long cours s'est réalisé (modèle « pierres-de-gué » ininterrompu) à partir de propagules *D. simulans* (effets fondateurs issus de populations *D. simulans* vivant à Madagascar ou à La Réunion). Il est étonnant que le premier ait, à chaque fois, produit une espèce nouvelle (*D. sechellia* ou *D. mauritiana*); il est tout aussi étonnant que le second ait été accompagné (cause ou effet) d'un changement du type mitochondrial chez *D. simulans*, *si*I ayant généré la conquête de l'est (voie indo-pacifique), *si*II la conquête de l'ouest (SOLIGNAC & MONNEROT, 1986). Dans un premier temps le type *si*II a pris pied sur le continent africain, où il a chevauché l'aire de distribution historique de *D. melanogaster* - qui l'a cependant exclu de toute l'Afrique occidentale (LACHAISE *et al.*, 1988)- puis de proche en proche, a envahi le reste du monde ou presque. En admettant que le taux d'évolution des séquences de l'ADNmt est comparable chez les *Drosophila* à ce qu'il est chez les mammifères, BABA-AISSA & SOLIGNAC (1984) ont suggéré que coexistent chez *D. simulans* des génomes mitochondriaux qui pourraient être séparés depuis 1,5 millions d'années. Il est intéressant de souligner que cet âge correspond aussi approximativement à l'ancienneté supposée des événements de spéciation qui ont donné naissance à *D. sechellia* et à *D. mauritiana*. Il en ressort que l'émergence d'une nouvelle espèce insulaire est, semble-t-il, un événement particulièrement contingent, étroitement dépendant des conditions écologiques rencontrées.

Drosophila sechellia, le piège de l'adaptation par défaut

La population immigrante d'où a émergé *D. sechellia* s'est trouvée confrontée à des conditions écologiques particulièrement sélectives (COYNE & KREITMAN, 1986), par exemple la forte toxicité des fruits de la Rubiacée *Morinda citrifolia* (R'KHA *et al.*, 1991), seule plante à fructification suffisamment continue et abondante (prévisibilité de la ressource) dans certains îlots des Seychelles pour assurer la continuité des générations de la drosophile. Cherchant à retracer l'histoire des populations ancestrales d'où ont émergé les espèces affines au travers des éléments transposables, CAPY *et al.* (1991) ont montré que l'élément *mariner*, de toute évidence présent chez l'ancêtre du sous-groupe *melanogaster*, différait considérablement par son abondance chez les trois espèces soeurs *D. simulans*, *D. sechellia* et *D. mauritiana*. Au point qu'il est possible d'en déduire soit que *D. sechellia* a toujours eu, à la différence de *D. mauritiana* une population d'effectif très limité, soit qu'elle a eu à subir un ou plusieurs goulots d'étranglement sévères

concernant la taille de sa population efficace. La taille extrêmement réduite de la population efficace observée chez *D. sechellia* est sans doute à rapprocher de son extrême spécialisation sur *Morinda* notamment sur l'îlot de Cousin non loin de l'île de Praslin. La micro-population pionnière « tête-de-pont » qui a engendré *D. sechellia* s'est spécialisée faute de choix. Il s'agit d'une spécialisation par défaut. La preuve en est que sa plante-hôte *Morinda citrifolia*, n'est en rien confinée à certains îlots des Seychelles puisqu'elle a une distribution circum-Pacifique. Par ailleurs, le type mitochondrial de *D. sechellia* présente davantage d'affinités avec le type *si*I de *D. simulans*, qui est aussi le plus proche géographiquement (e.g. Mahé, Seychelles), qu'avec les autres types mitochondriaux présents à Madagascar et dans les Mascareignes (SOLIGNAC & MONNEROT, 1986) Or, la *D. simulans si*I des Seychelles, dont la distribution Indo-Pacifique se calquerait plus étroitement sur celle du *Morinda*, est sensible à la toxicité de son fruit (R'KHA *et al.*, 1991). Aussi, ne peut-on invoquer la « voie du *Morinda* » pour expliquer la migration Indo-Pacifique de *si*I.

Drosophila mauritiana, un spécialiste défroqué ?

Plusieurs difficultés demeurent dans ce scénario: comment expliquer notamment la similitude des génomes mitochondriaux *si*III de *D. simulans* et *ma*I de *D. mauritiana* (SOLIGNAC *et al.*, 1986) et le fait que *D. mauritiana* se comporte à Maurice non comme une espèce spécialiste, à l'instar de *D. sechellia* aux Seychelles, mais comme une espèce généraliste (R'KHA *et al.*, 1991). Selon toute vraisemblance, ces deux questions sont étroitement liées. Pour expliquer la similitude de certains génomes mitochondriaux chez ces deux espèces étroitement apparentées -jusqu'à 88% des individus de *D. mauritiana* portent un ADNmt également présent chez des populations de *D. simulans* de Madagascar et de La Réunion- AUBERT & SOLIGNAC (1990) privilégient l'hypothèse d'une introgression différentielle de ces génomes cytoplasmiques à celle d'un ancêtre commun très récent. Ces auteurs ont montré qu'un avantage sélectif des hybrides -sans doute au niveau nucléaire- a pu favoriser le transfert d'ADNmt depuis certaines populations de *D. simulans* de Madagascar et de La Réunion à *D. mauritiana* à la faveur d'une hybridation introgressive. Selon cette hypothèse, l'aptitude généraliste de la population contemporaine de *D. mauritiana* pourrait être une caractéristique récente résultant directement de cette introgression. En corollaire, la population originelle de *D. mauritiana* aurait été dotée du seul génome mitochondrial *ma*II et aurait fonctionné sur le plan écologique comme une espèce spécialiste. L'introgression et le caractère généraliste de la population actuelle seraient des événements relativement récents. Sinon, comment expliquer que *D. mauritiana* ne soit pas partie comme *D. simulans* à la conquête du monde. Il est, en effet, paradoxal que confinement géographique et aptitudes généralistes aillent de pair. L'introgression expliquerait aussi le comportement aberrant de *D. mauritiana* qui préfère déposer ses oeufs sur *Morinda*, où ses embryons sont tués, plutôt que sur milieu standard (MORETEAU *et al.*, 1994). Cela montre à quel point l'écologie peut peser sur la biogéographie. Selon SIMBERLOFF (comm. pers.) nombre d'espèces animales contemporaines ne sont en fait que des formes hybrides. Peut-être est ce aussi le cas de *D. mauritiana*! En termes de Biologie de la Conservation (voir les Conclusions de ce Volume), il n'est pas neutre de se poser la question, comme le fait SIMBERLOFF (comm. pers.), de savoir si « l'hybridation est un mécanisme insidieux de disparition ou un processus créateur d'évolution? » Il est vrai, cependant, que les preuves manquent encore pour associer les porteurs du type mitochondrial *ma*II à l'exploitation d'une ressource bien particulière -si elle existe encore- à Maurice, tant cette île a été

modifiée par l'homme. Cependant, cette modification du milieu est sans doute très récente eu égard au temps nécessaire supposé pour que le porteur d'un type mitochondrial donné perde ses aptitudes initiales. Il n'est pas, non plus, totalement exclu que *D. mauritiana* ait pu se différencier, non pas à Maurice, mais à Rodrigues -où elle est présente aujourd'hui en faible abondance- et que l'introgression se soit produite, au moment même de la colonisation de Maurice par *D. mauritiana* de type *ma* II, avec un génome *D. simulans si*III déjà présent sur Maurice. *Drosophila mauritiana* aurait trouvé sur Maurice des opportunités écologiques -une plus grande disponibilité de ressources prévisibles- qui auraient contrasté avec la pauvreté supposée de Rodrigues. Cependant, cette hypothèse ne serait recevable que si le type mitochondrial de la petite population de *D. mauritiana* présente sur Rodrigues était bien *ma*II, ce que nous ignorons actuellement. Aussi, l'hypothèse qui prévaut est que l'introgression de gènes de *D. simulans* de Madagascar ou de La Réunion a conféré à la population autochtone de *D. mauritiana* une aptitude écologique nouvelle dans un passé récent. De là, il n'est pas déraisonnable de prédire que la biogéographie de cette espèce insulaire pourrait bien se modifier dans un futur proche.

CONCLUSION

Pour conclure, si les faunes de Drosophilidae éclairent peu les épisodes de la fragmentation du Gondwana, elles apportent une nouvelle confirmation des liens paléobiogéographiques étroits qui lient Madagascar et le continent africain tout en illustrant le rôle des apports venus de la région Orientale. Les décennies de retard prises dans la connaissance des drosophiles de Madagascar par rapport à celles du continent africain ont certainement faussé les scénarios évolutifs. Il apparaît que le transfert récurrent de faune de Madagascar au continent africain a sans doute été sous-estimé. La capacité de certaines formes génétiques, dérivées de populations initialement insulaires, à générer des « envahisseurs fulgurants » (*e.g. Drosophila simulans, Zaprionus tuberculatus*) conduit à interpréter avec prudence l'omniprésence d'une espèce dans une région biogéographique donnée. A la limite, trop d'omniprésence est biogéographiquement suspecte, en ce sens qu'elle ne signifie pas une origine autochtone de l'envahisseur (forme génétique), mais plutôt le contraire. Si l'existence d'un type génétique envahisseur s'accompagne de surcroît de la différenciation d'espèces affines confinées à des aires de distribution restreintes (*e.g. Drosophila sechellia* et *D. mauritiana* pour *D. simulans,* ou *Z. mascariensis* pour *Z. tuberculatus*), il est fort probable que le centre de dispersion initial de l'envahisseur soit proche de ces aires restreintes. Nous avançons ici l'hypothèse que Madagascar a pu jouer le rôle de tremplin pour certaines d'entre elles et notamment *D. simulans* et *Z. tuberculatus*. Les Drosophilidae montrent à quel point la biogéographie des espèces affines actuelles, dont la différenciation ne relève pas d'événements vicariants mais d'effets fondateurs, a tout intérêt à ne pas négliger la biogéographie des entités génétiques à des niveaux inférieurs à l'espèce (types mitochondriaux ou types chromosomiques allopatriques). C'est, en effet, à ces niveaux que l'on est, sans doute, le plus à même de comprendre à quel point la biogéographie traduit avant tout l'hétérogénéité écologique et l'histoire de la transformation des milieux.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AUBERT, J. & M. SOLIGNAC, 1990. Experimental evidence for mitochondrial DNA introgression between *Drosophila* species. Evolution, 44: 1272-1282.

BABA-AÏSSA, F. & M. SOLIGNAC, 1984. La plupart des populations de *Drosophila simulans* ont probablement pour ancêtre une femelle unique dans un passé récent. C.R. Acad. Sci. Paris, 8: 289-292.

BABA-AÏSSA, F., M. SOLIGNAC, N. DENNEBOUY & J.R. DAVID, 1988. Mitochondrial DNA variability in *Drosophila simulans*: quasi absence of polymorphism within each of the three cytoplasmic races. Heredity, 61: 419-426.

BENZECRI, J.P. & COLLABORATEURS, 1973. L'analyse des données. T.1: la taxonomie, T.2: l'analyse des correspondances. Paris, Dunod.

BODMER, M. & M. ASHBURNER, 1984. Conservation and change in the DNA sequences coding for alcohol dehydrogenase in sibling species of *Drosophila*. Nature, 309: 425-430.

CAPY, P., K. MARUYAMA, J.R. DAVID & D.L. HARTL, 1991. Insertion sites of the transposable element *mariner* are fixed in the genome of *Drosophila sechellia*. J Mol Evol, 33: 450-456.

CARIOU, M.L., 1987. Biochemical phylogeny of the eight species in the *Drosophila melanogaster* species subgroup, including *D. sechellia* and *D. orena*. Genet Res Camb, 50: 181-185.

CHASSAGNARD, M.T. & S.F. McEVEY, 1992. The *Zaprionus* of Madagascar, with description of five new species (*Dipt. Drosophilidae*). Annls Soc. ent. Fr. (N.S.), 28: 317-335.

CHASSAGNARD, M.T. & L. TSACAS, 1993. Le sous-genre *Zaprionus* s.str., définition de groupes d'espèces et révision du sous-groupe *vittiger* (Diptera: Drosophilidae). Annls. Soc. ent. Fr. (N.S.), 29: 173-194.

COYNE, J.A. & M. KREITMAN, 1986. Evolutionary genetics of two sibling species, *Drosophila simulans* and *Drosophila sechellia*. Evolution, 40: 673-691.

DAVID, J.R., S.F. McEVEY, M. SOLIGNAC & L. TSACAS, 1989. *Drosophila* communities on Mauritius and the ecological niche of *D. mauritiana* (Diptera, Drosophilidae). Revue Zool. afr.-J. Afr. Zool., 103: 107-116.

DAVID, J.R. & L. TSACAS, 1975. Les Drosophilidae (Diptera) de l'île La Réunion et de l'île Maurice. III. Biologie et origine des espèces. Beit. Ent. Berlin, 25: 245-254.

HARRY, M., M. SOLIGNAC, M. & D. LACHAISE, 1995. Adaptive radiation limited to the Afrotropical region of the Paleotropical genus *Lissocephala* (Drosophilidae) on the pantropical genus *Ficus* (Moraceae). Journal of Biogeography (in press).

LACHAISE, D., M.L. CARIOU, J.R. DAVID, F. LEMEUNIER, L. TSACAS & M. ASHBURNER, 1988. Historical biogeography of the *Drosophila melanogaster* species subgroup. Evolutionary Biology, 22: 159-225.

LACHAISE, D., J.R. DAVID, F. LEMEUNIER, F., L. TSACAS, L. & M. ASHBURNER,, 1986. The reproductive relationships of *Drosophila sechellia* with *D. mauritiana*, *D. simulans*, and *D. melanogaster* from the Afrotropical region. Evolution, 40: 262-271.

LACHAISE, D. & S.F. McEVEY, 1990. Independent evolution of the same set of characters in fig flies (*Lissocephala*, Drosophilidae). Evolutionary Ecology, 4: 358-364.

LAMB, C.G., 1914. Percy Sladen Trust Expedition: Heteroneuridae, Ortalidae, Trypetidae, Sepsidae, Micropezidae, Drosophilidae, Geomyzidae, Milichiidae. Trans. Linn. Soc. Lond., 14: 307-372.

LEMEUNIER, F. & M. ASBURNER, 1984. Relationships within the *melanogaster* species subgroup of the genus *Drosophila* (*Sophophora*). Chromosoma, 89: 343-351.

LEMEUNIER, F., J.R. DAVID, L. TSACAS & M. ASHBURNER, 1986. The *melanogaster* species group. *In*: M. Ashburner, H.L. Carson & J.N. Thompson, Jr. (eds.), The Genetics and Biology of *Drosophila*. Vol.3e, pp. 147-256. Academic Press, London.

McEVEY, S.F., 1990. New species of *Scaptomyza* from Madagascar and Mauritius with a note on terminology *(Dipt: Drosophilidae)*. Annls Soc. ent. Fr. (N.S.), 26: 51-64.

MORETEAU, B., S. R'KHA & J.R. DAVID, 1994. Genetic of a nonoptimal behavior: oviposition preference of *Drosophila mauritiana* for a toxic resource. Behavior Genetics, 24: 433-441.

R'KHA, S., P. CAPY & J.R. DAVID, 1991. Host-plant specialization in the *Drosophila melanogaster* species complex: a physiological, behavioral and genetic analysis. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 88: 1835-1839.

SOLIGNAC, M. & M. MONNEROT, 1986. Race formation, speciation, and introgression within *Drosophila simulans, D. mauritiana,* and *D. sechellia* inferred from mitochondrial DNA analysis. Evolution, 40: 531-539.

SOLIGNAC, M., M. MONNEROT & J.C. MOUNOLOU, 1986. Mitochondrial DNA evolution in the *melanogaster* species subgroup of *Drosophila*. J Mol Evol, 23: 31-40.

TSACAS, L., 1984. Nouvelles données sur la biogéographie et l'évolution du groupe *Drosophila melanogaster* en Afrique. Description de six nouvelles espèces *(Diptera, Drosophilidae)*. Annls Soc. ent. Fr. (N.S.), 20: 419-438.

TSACAS, L. & M.T. CHASSAGNARD, 1990. Les espèces du genre *Zaprionus* à fémurs antérieurs spinuleux (*Diptera: Drosophilidae*). Annls Soc. ent. Fr. (N.S.), 26: 461-487.

TSACAS, L., D. & J.R. DAVID, 1975. Les Drosophilidae (Diptera) de l'ile de la Reunion et de l'île Maurice. I.-Deux nouvelles espèces du genre *Drosophila*. Bull. Soc. Linn. Lyon, 5: 373-380.

TSACAS, L., J.R. DAVID, R. ALLEMAND, G. PASTEUR, CHASSAGNARD, M.T., & S. DERRIDJ, 1977. Biologie évolutive du genre *Zaprionus*-Recherches sur le complexe spécifique de *Z. tuberculatus* (Drosophilidae). Annls Soc. ent. Fr., (N.S.) 13: 391-415.

TSACAS, L., D. LACHAISE & J.R. DAVID, 1981. Composition and biogeography of the Afrotropical fauna. *In*: M. Ashburner, H.L. Carson & J.N. Thompson, Jr. (eds.), The Genetics and Biology of *Drosophila*. Vol. 3a, pp. 197-259. Academic Press, London.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 479-490

THE PERINET EFFECT ? DIVERSITY GRADIENTS IN AN ADAPTIVE RADIATION OF MADAGASCAN BUTTERFLIE (SATYRINAE : MYCALESINA) CONTRASTED WITH OTHER SPECIES-RICH RAINFOREST TAXA

DAVID C. LEES

Biogeography and Conservation Laboratory, Department of Entomology, The Natural History Museum, Cromwell Road, South Kensington, London SW7 5BD, UNITED KINGDOM

ABSTRACT.- Satyrine butterflies in the subtribe Mycalesina constitute the largest radiation of butterflies in Madagascar (ca. 63 spp. out of ca. 300). Species definitions in this poorly known group have recently been clarified taxonomically and systematically. The patterns of spatial diversity in mycalesines have been analysed using William's program WORLDMAP on a quarter degree grid (spatial scale 27 x 27 km.). To compensate for sample effort inconsistencies, ranges were interpolated between range limits using two biological and three grid parameters: altitudinal range, habitat type and existing forest cover. The result for the distribution of mycalesine species is a fairly smooth gradient peaking at middle altitudes (ca. 900-1300 m.) and latitudes (ca. 17-20°S and 47-48°E), with a hotspot which falls on the same quarter degree grid square as the well known eastern site of Périnet. Although not displayed by some taxa adapted to other biomes, this general pattern (and the approximate hotspot position) is shown by a wide range of taxa which include pronounced rainforest radiations or a high percentage of rainforest species (e.g. all butterflies other than mycalesines, hesperiid butterflies, frogs, two large radiations of frogs, and chameleons). This medially-centred latitudinal pattern does not reflect habitat area, grid cell altitudinal range or rainfall/temperature gradients, all of which tend to increase northwards. Rather, the pattern corresponds well to a random/uniform distribution of boundary-constrained range positions throughout the Madagascan rainforest. Diversity gradient studies for other taxa in Madagascar or elsewhere in the tropics need to take into account this effect of bounded range overlap richness. Conservation implications are briefly discussed.

KEY WORDS.- Species richness, Butterflies, Frogs, Lemurs

RESUME.- Les papillons Satyrinae de la sous-tribu des Mycalesina représentent la plus importante lignée au sein des Rhopalocères malgaches (environ 63 espèces sur approximativement 300). Dans ce groupe relativement mal connu, la définition des espèces a été récemment clarifiée sur le plan taxonomique. Leurs modes de diversité spatiale ont été analysés en utilisant le logiciel « WORLDMAP » de Williams pourvu d'un quadrillage d'un quart de degré (avec des carrés de ca. 27 km. x 27 km.). Pour compenser l'irrégularité des prélevèments, une interpolation a été effectuée pour établir les distributions entre les limites de répartition en tenant compte de plusieurs paramètres (deux biologiques; trois géographiques): l'altitude, le type d'habitat et la présence d'un couvert forestier. En ce qui concerne la distribution des espèces de Mycalesina, le résultat suivant est obtenu: l'existence d'un gradient à peu près régulier jusqu'à un pic correspondant à des altitudes modérées (vers 900-1300 m.) et des cordonnées comprises entre 17 ° et 20° de latitude sud, 47° et 48° de longitude est; la localisation du point optimal (hotspot) au niveau d'un carré du quadrillage identique à celui du site du Périnet, localité bien connue et située vers le milieu du domaine de l'Est. Bien que ce type de distribution ne se retrouve pas chez certains taxa adaptés à d'autres biomes, il est caractéristique d'un large éventail de taxa (ainsi que la position du hotspot- tout au plus). Ces derniers comprennent soit des lignées typiques des forêts

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

humides, soit un fort pourcentage d'espèces adaptées à ces forêts (par exemple, tous les Rhopalocères autres que les Mycalesina, les papillons Hesperiidae, toutes les grenouilles, les deux principales lignées de grenouilles et les caméléons). Ce modèle de distribution avec un hotspot situé vers le milieu de la grande île ne reflêt pas la surface des habitats, ni les rangées altitudinales des carrés, ni encore les gradients pluviométriques et thermométriques, ces paramètres tendant à croître vers le nord. La répartition des Mycalesina ne correspond pas à un réseau de relations bien définies, mais, plus simplement, à une distribution au hasard ou uniforme des dimensions et des emplacements (contraintés par frontières) des aires de répartition le long de la forêt humide de Madagascar. Pour d'autres taxa, qu'elles soient menées à Madagascar ou ailleurs, les études relatives aux variation de la diversité doivent prendre en compte le phénomène d'enrichissement par recouvrement limité d'aires de distribution. Les implications pour la conservation sont brièvement discutées

MOTS CLEFS: Richesse spécifique, Papillons, Batraciens, Lémuriens

INTRODUCTION

MID-ELEVATIONAL AND MID-LATITUDINAL PEAKS IN SPECIES RICHNESS

Various studies have demonstrated mid-gradient peaks in species richness in different taxa, in temperate zones and particularly in the tropics (*e.g.* JANZEN *et al.*, 1976; HOLLOWAY, 1987; ALLEN *et al.*, 1991). In these studies it has been assumed that species richness gradients and peaks reflect underlying environmental gradients, particularly precipitation (*e.g.* GENTRY, 1988), energy (*e.g.* CURRIE, 1991), and habitat area and resource diversity (*e.g.* LAWTON *et al.*, 1987). In contrast, COLWELL and HURTT (1994) modelled species richness gradients from randomly generated biological ranges. These models produced clear mid-latitudinal and mid-elevational peaks, based on what COLWELL and HURTT called non-biological gradients in species richness (to emphasise the absence of assumptions about environmental gradients).

In most parts of the tropics, real data to test such models are hard to find not only because species definitions are generally inadequate, but also because species-rich humid forest habitats are generally complex in shape, making it difficult to separate effects of habitat area on latitudinal and elevational gradients. In Madagascar, however, tropical rainforest is distributed (except in the Sambirano zone, Masoala Peninsula and peripheral patches) in a rather uniform north-south belt, from about 15-25°S. Madagascan rainforest, while it remains mostly contiguous (at least at higher altitudes), provides an excellent opportunity to test environmental and null gradient models for explaining latitudinal species richness. The current study examines latitudinal and elevational gradients of butterflies, and compares them to other groups most rich in humid forest.

Mycalesine radiation

Presumably because of long isolation predating the origin of most modern butterfly higher taxa, the fauna of Madagascar is highly divergent compared to the faunas of

Africa and South-East Asia. For example, the Satyrinae (ca. 100 spp.) represent one third of the butterflies of the island and these, with the exception of two very widespread species, belong to just two subtribes. The present study focuses on one of these groups, the palaeotropical subtribe Mycalesina, which on Madagascar includes one of the largest Lepidopteran evolutionary radiations at the generic level. Including new taxa, and based on a major taxonomic and systematic reappraisal of species definitions (LEES, KREMEN & RAHARITSIMBA, unpublished data), 63 species of mycalesines are currently considered to occur on Madagascar. This research has also clarified the range-sizes of Madagascan species within this group. Geographically, the mycalesines are now amongst the best known of all Madagascan invertebrates. Most species are restricted to rainforest and have graminaceous hostplants.

Interpolating distributions from existing data

It should be possible to predict species richness patterns by summation of well known range sizes and positions. However, existing distributional data points for Madagascar for most organisms are sparse. To make best use of what we know in the face of uneven sampling effort, some kind of treatment of data is required, such as modelling to extrapolate from better-known environmental gradients (see references in WILLIAMS *et al.*, in press). However, in Madagascar, sufficiently detailed and evenly sampled environmental and distributional data are not easy to obtain. A simpler interpolation approach has been adopted here.

METHODS

DATA SOURCES, VERIFICATION AND ANALYSIS

Latitudinal and altitudinal ranges of mycalesines are based on work in progress. Data sources for frogs and chameleons include GLAW and VENCES (1994); for lemurs MITTERMEIER *et al.* (1992); butterfly and other sources are detailed in LEES (submitted), along with further details of methodology. Museum data for butterflies come from Paris, London, Antananarivo and Oxford. Modern field data cover the period 1988-1995 (LEES, KREMEN & RAHARATSIMBA, unpublished). Current data level entry averages 13 independent quarter degree grid cell records per species over 360 butterfly taxa for the Malagasy Region. All localities were checked as far as possible against available map sources. A gazetteer of map and grid cell references was based around VIETTE (1991), to standardise localities across taxa. Species richness patterns have been analysed using WORLDMAP version 3.19 (WILLIAMS, 1994). Species richness is calculated by this program as the raw species count per grid cell. Endemism is calculated as a measure of range-size rarity (expressed as the percentage aggregated reciprocal range size for all species per grid cell).

Correcting for sampling artefacts

Interpolation of species ranges is an attempt to adjust for unevenness in sample effort to look for gross patterns of richness (WILLIAMS *et al.*, in press). Grid cell data on existing forest cover, latitude and eight independent habitat classifications were cross-referenced (for the last two with a table of corresponding biological parameters). Latitudinal and altitudinal distributions were usually assumed to be continuous, unless there was clear evidence for disjunction. Examples are illustrated of a species map (*Admiratio paradoxa* (Mab.): Fig. 3) with empirical records, together with interpolated records, and the corresponding habitat map (rainforest from 1200-2100 m.: Fig. 4) used to assist in interpolation. In Madagascar, altitude ranges up to about 1250-1500 m. along most of the eastern escarpment, and higher in the north (Tsaratanana: 2876 m.) and south (Andohahela: 1951 m.). Fig. 2 displays richness in seven altitudinally banded vegetation classifications used in the interpolations (here not including savannah). Two other kinds of sampling artefacts remain: 1) The biasing effect for species richness and endemism of extreme narrow endemics when not looked for between apparent hotspots and 2) The effect of disturbed area species (*e.g.*, they are prevalent along the road from Antananarivo to Tamatave, which passes next to Périnet). Both of these effects were removed in turn by making use of the hierarchical taxon coding system available in WORLDMAP (LEES, submitted), and for the bias of endemics by simple summation (Figs. 5 and 6).

RESULTS

SPECIES RICHNESS GRADIENTS AND HOTSPOTS

For most taxa, the broad result of interpolation within the rainforest biome was a smoothly increasing latitudinal gradient towards a peak at middle latitudes (cf. Fig. 5). Altitudinal range and latitudinal range are significantly correlated in mycalesines (*e.g.* Fig. 6, $r = 0.686$, $p < 0.001$; see also GASTON 1994), and a pronounced altitudinal gradient was also displayed by most taxa within the eastern rainforest belt. The latitudinal position occupied by the species richness hotspot is of primary interest in this study.

A rainforest hotspot for the grid square at latitude 18° 45'-19° 00'S, which includes the reserves Périnet and Mantady, or immediately adjacent quarter degree squares to the east (the unprotected « Rogez » [= Andekaleka] forest) or to the south (the unprotected Ankeniheny and Lakato forests), was found for mycalesines (63 spp.), all butterflies (299 spp.), butterflies other than mycalesines (236 spp.), hesperiid (55 spp.) and hesperiine butterflies (43 spp.), acraeine butterflies (17 spp.), frogs (182 spp.), mantelline frogs (*Mantidactylus*, *Mantella*: 60 spp.), rhacaphorine frogs in the genus *Boophis* (37 spp.), chameleons (55 spp.) and the chameleon genera *Calumma* and *Brookesia* (see LEES, submitted, for colour figures). For Acraeinae, the hotspot at Périnet was entirely an artefact of disturbed area species since this group of butterflies display a relatively even interpolated richness throughout the eastern biome. In contrast, lemur species (31 spp.) showed a less smooth rainforest species richness gradient varying from ca. 10-14 spp., with a hotspot in the southern square which includes Andohahela (latitude 14° 45-15° S),

and a subsidiary hotspot at Zahamena (latitude 17° 30-17°45'S, which was also the primary hotspot for lemur subspecies: 49 taxa, otherwise with similar results to lemur species). No other major groups of organisms have yet been analysed and their ranges interpolated on the quarter degree grid for Madagascar.

Removing disturbed area species

Since disturbed area species could be biasing the figures, these were taken out of the butterfly dataset. This left 192 species (2/3 of butterfly species with records in Madagascar), essentially adapted to primary vegetation habitats. When these were analysed separately, as expected, some effect of disturbed area species was shown, in that species richness was now equal between the Andekaleka square (latitude 18° 30' - 18°45') and the Zahamena square (latitude 17° 30'- 17° 45'). For a similar analysis with mycalesines, the percentage of primary forest species (83%) was sufficiently great not to shift the hotspot from the Périnet square.

Hotspots of endemism

Endemism for mycalesines revealed a similar pattern of hotspots to all non-mycalesine butterflies. For rainforest areas, endemism hotspots for both groups were, from north to south: 1) Montagne d'Ambre, 2) Manongarivo-Tsaratanana, 3) Zahamena, 4) Périnet and 5) Ranomafana. Mycalesines showed higher levels of endemism than non-mycalesine butterflies (reflecting, presumably, lower mean vagility in mycalesines), with Masoala Peninsula/Antongil Bay and Zahamena highlighted as much more distinct entities for mycalesines, whereas the Mananara area was prominent for non-mycalesines. Endemism hotspots for frogs revealed only three hotspots in common with butterflies (Montagne d'Ambre, Périnet area, and Sambirano), with others (better sampled for frogs than for butterflies) unique to frogs (Marojejy, Ambatovaky, and Chaines Anosyennes). This sampling difference between taxa leading to contrasting results emphasises how little is really known about endemism. So how reliable are the hotspots?

Removing narrow endemics

Species richness was summed for the 32 most widespread and 31 rarest species of mycalesines across quarter degree bands of latitude and 50 m. bands of altitude, to produce a species richness profile for all species (Figs. 5, 6). A similar analysis was made using percentiles of range-size rarity (LEES, submitted). The possible bias due to unevenly sampled narrow endemics (lower part of profile) could then be removed.

Species richness gradients of the most widespread 50% of mycalesine species were still broadly similar to results for all species, except that the hotspots were less sharp for both latitude and altitude, with the mid-elevational and especially mid-latitudinal « bulges » much smoother and spread over a wider range (peaking at 18-23 spp. between 500-1350 m and 26-31 spp. between 15-22° S): Figs 5 and 6. Thus, removal of the 50% least widespread species eliminates the possible signal of local endemism; removal of the 25% rarest quartile of range sizes (GASTON, 1994) might represent a better compromise.

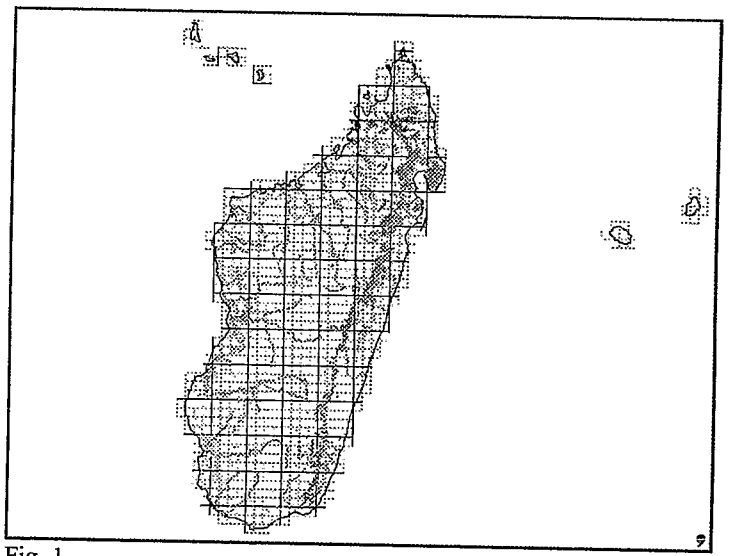


Fig. 1

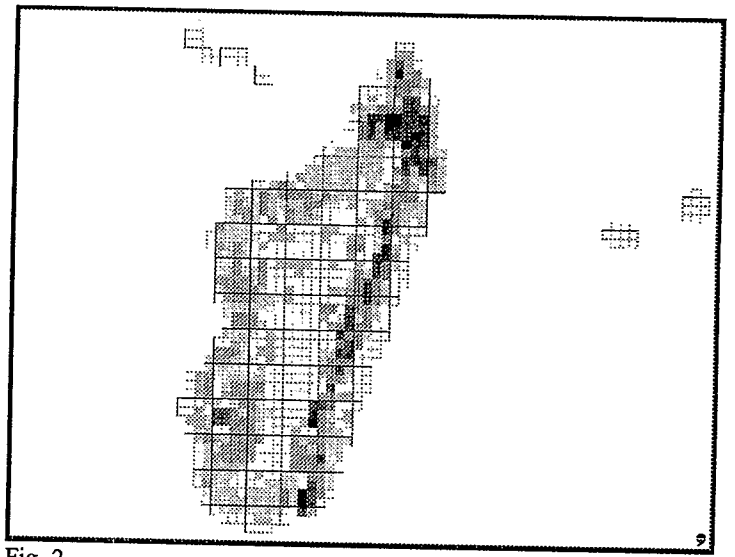


Fig. 2

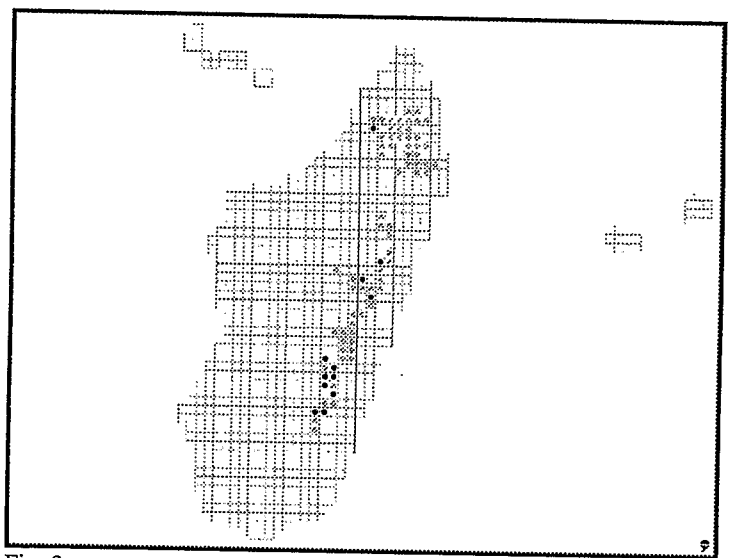


Fig. 3

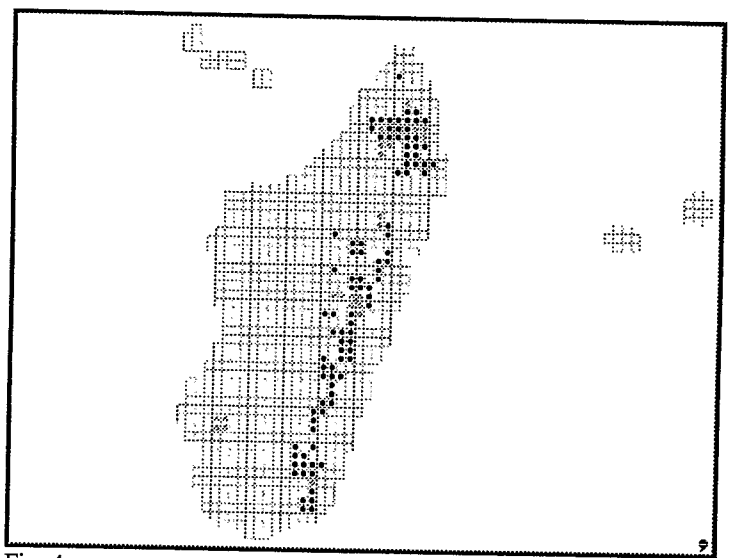


Fig. 4

Fig. 1. Existing primary forest cover in Madagascar (after WCMC 1991). Fig. 2. Richness in seven habitat classifications used in interpolation. Max. (darkest) = 4 types. Fig. 3. Example of a species card. Distribution of *Admiratio paradoxa* (Mycalesina). Bold = original records. Fig. 4. Example of a habitat classification. Primary rainforest 1200-2100 m. Bold = confirmed cover 1989-1990.

DISCUSSION

Because it is the more widespread, and thus better known and more reliably interpolated species, that are predominantly responsible for mid-gradient species richness, it is unlikely that this effect is an artefact of interpolation.

Habitat area has long been considered a fundamental factor explaining geographic differences in species richness, formerly from the perspective of island biogeography, more recently due to the passive sampling effect: the larger the area, the more niches are sampled (JENKINS *In:* GROOMBRIDGE, 1992). Because present relative habitat area (Fig. 1) increases towards northern latitudes of Madagascar, peaking around the latitude of Tsaratanana, this is unable to account for mid-elevational and mid-latitudinal peaks. We do not know enough about the latitudinal distribution of humid forest habitat area in the past to use this as an explanation. However, not only does rainforest cover seem to have been very variable in its upper altitudinal limit and by consequence its habitat area within middle latitudes over the Quaternary (see BURNEY, 1996), but the area that may have been most favourable for past speciation, the topographically diverse eastern escarpment, is restricted to a relatively even north-south band (except at the latitude of the Sambirano zone). Furthermore, northern latitudes from 14 to 16° S are the richest in terms of diversity of altitudinal zones in Madagascar (Fig. 2).

Climatic stability is another assumption which has underpinned much thinking regarding species richness towards the Equator (*e.g.* PIANKA 1966). However, because of the wide band of rainfall-promoting relief at the latitude of the Sambirano zone and the increasing proximity to the Equator of northern Madagascar, middle latitudes are unlikely to have been more stable climatically than northern latitudes.

Similarly, another group of factors more recently considered fundamental to explaining species richness gradients, energy flux and its correlates (including annual temperature, evapotranspiration, and precipitation: CURRIE, 1991), all increase northwards, in the case of rainfall peaking at the latitude of Maroantsetra (DONQUE, 1972), and so cannot explain the observed mid-latitudinal peaks within the rainforest biome.

But why assume that within-biome species ranges are representative at all of underlying environmental gradients?

Species ranges randomly distributed throughout the biome?

Suppose that large radiations, ecologically mostly restricted to one biome (for example, mycalesine butterflies and the two largest radiations of frogs) were more or less randomly distributed in their range positions throughout the biome. What species richness patterns would we then expect to observe in Madagascan rainforest? This would also depend on the frequency distribution of range sizes in a particular group. Clearly if all species had very small ranges, or if all species spanned the entire biome, we would not expect to observe any gradients. In mycalesines, however, altitudinal and latitudinal range sizes conform to a uniform distribution among species (Figs. 5 and 6). Such a distribution does generate a species richness gradient.

For example, Fig. 5 (lower part) shows that mycalesine butterfly species richness increases steadily up to about 1250 metres, but declines rapidly above that altitude. The

peak at medium elevations is interpreted as due to range overlap, as shown by the upper part of Fig. 5, where altitudinal range positions and range sizes have been ranked in descending order of overall altitudinal range and subranked by latitudinal range. It is the species more or less intermediate in range size which generate a species richness gradient, whereas the more widespread species contribute disproportionately to overall species richness at medium elevations through range overlap (Fig. 5). The peak in mycalesine species richness for the 50% widest-ranging (and thus best known) species is at a range of elevations (500-1350 m.) consistent with those of the Périnet grid square (ca. 450-1300 m.).

This mid-gradient species-richness effect is repeated (more symmetrically) for latitude (Fig. 6). The latitudinal profile for the 50% most widespread species is smooth and medially domed (the peak occurs at about 17° 45'S, the latitude of Zahamena), but that for the 50% rarest species is uneven. Species richness for the 50% most widespread species corresponds remarkably well to the curve generated by random Model 2 of COLWELL and HURTT (1994). The four largest peaks in the overall distribution represent four apparent endemism hotspots (Manongarivo-Tsaratanana, Masoala, Périnet, and Ranomafana) which are due to the 50% least widespread species.

Thus, the species richness hotspot can be explained simply as the effect of boundaries on species ranges. In groups where wider-ranging species are not restricted to a single biome, however (*e.g.* acraeine butterflies and lemurs), gradients within the rainforest biome are considerably more even. This is because the rainforest boundary presents no « hard » limit to most species in these taxa, and so range overlap continues across the boundary, rather than generating a gradient towards the midpoint of the biome (see COLWELL & HURTT, 1994). Although more species-rich in humid forests, the contrasting result for diversity gradients in lemur species may be explained partly by the fact that many species are not restricted to this biome (so wider-ranging species overlap the rainforest boundary). Thus interpolated species richness varies rather little across the rainforest, and is maximal around Andohahela in the south, where wet and dry biomes meet, reflecting habitat diversity. Furthermore, the lack of any smooth, consistent gradient in this group (despite range interpolation) may be due to dramatic recent declines in the ranges of several species documented from subfossil sites; at least 15 species have become extinct within the last few thousand years (MITTERMEIER *et al.*, 1992).

Any attempt to explain species richness gradients by underlying environmental gradients first needs to first establish the degree of range overlap expected by chance (COLWELL & HURTT, 1994). However, environmental gradients are most pronounced in Madagascar for elevation (*e.g.* DONQUE, 1972) and so of interest is the considerably lower species richness of mycalesines at high than low altitudes (Fig. 5). This trend is well established elsewhere (*e.g.* STEVENS, 1992), and parallels particularly the general decline in habitat area with increasing elevation (*e.g.* LAWTON *et al.*, 1987).

Genus	Species	Altitude range (m.)		Range size (m.)	Lat. range
Henotesia	subsimilis	0	2050	2050	49
Heteropsis	drepana	400	2005	1605	43
Henotesia	pauper	0	1500	1500	49
Henotesia	strigula	0	1500	1500	41
Henotesia	ankaratra	0	1450	1450	52
Henotesia	*fraterna*	0	1400	1400	47
Henotesia	vola	10	1389	1379	35
Henotesia	bicristata	0	1325	1325	16
Henotesia	iboina	80	1400	1320	51
Henotesia	uniformis	0	1200	1200	38
Henotesia	ankova	880	2030	1150	43
Henotesia	angulifascia	880	2005	1125	38
Houlbertia	38	40	1050	1010	3
Henotesia	32	1035	2030	995	7
Henotesia	28	400	1389	989	33
Henotesia	22	910	1750	840	16
Henotesia	parvidens	1180	2000	820	5
Admiratio	paradoxa	1200	2005	805	33
Henotesia	13B	1200	2005	805	11
Houlbertia	undulosa	650	1420	770	43
Henotesia	*undulans*	100	850	750	43
Masoura	56	740	1475	735	43
Henotesia	turbans	600	1325	725	30
Masoura	antahala	0	700	700	41
Henotesia	exocellata	1000	1700	700	40
Henotesia	maeva	0	700	700	32
Houlbertia	passandava	0	700	700	24
Henotesia	sabas	520	1220	700	2
Henotesia	16	0	675	675	11
Houlbertia	obscura	50	720	670	20
Masoura	ankoma	450	1100	650	25
Henotesia	turbata	1200	1850	650	20
Henotesia	67	750	1400	650	1
Masoura	53	50	550	500	3
Henotesia	parva	980	1475	495	30
Henotesia	laetifica	25	510	485	43
Henotesia	12	1000	1450	450	19
Henotesia	14A	0	400	400	5
Henotesia	63	1100	1475	375	1
Houlbertia	42	550	910	360	1
Houlbertia	erebennis	80	370	290	7
Henotesia	antsianakana	915	1200	285	7
Henotesia	laeta	25	270	245	32
Henotesia	cowani	1130	1350	220	4
Henotesia	20	1000	1220	220	1
Houlbertia	erebina	270	470	200	16
Houlbertia	strato	270	470	200	10
Henotesia	avelona	800	950	150	31
Henotesia	13	1250	1400	150	16
Henotesia	23	1670	1800	130	10
Henotesia	*fuliginosa*	1200	1310	110	2
Henotesia	oxypteron	850	950	100	2
Houlbertia	narova	1000	1100	100	1
Henotesia	62	750	850	100	1
Henotesia	37	2000	2050	50	1
Masoura	masoura	880	910	30	7
Henotesia	26	1080	1100	20	1
Henotesia	49	1389	1400	11	4
Houlbertia	anganavo				11
Henotesia	54				1
Henotesia	anceps				1
Masoura	mabillei				1
Houlbertia	wardi				

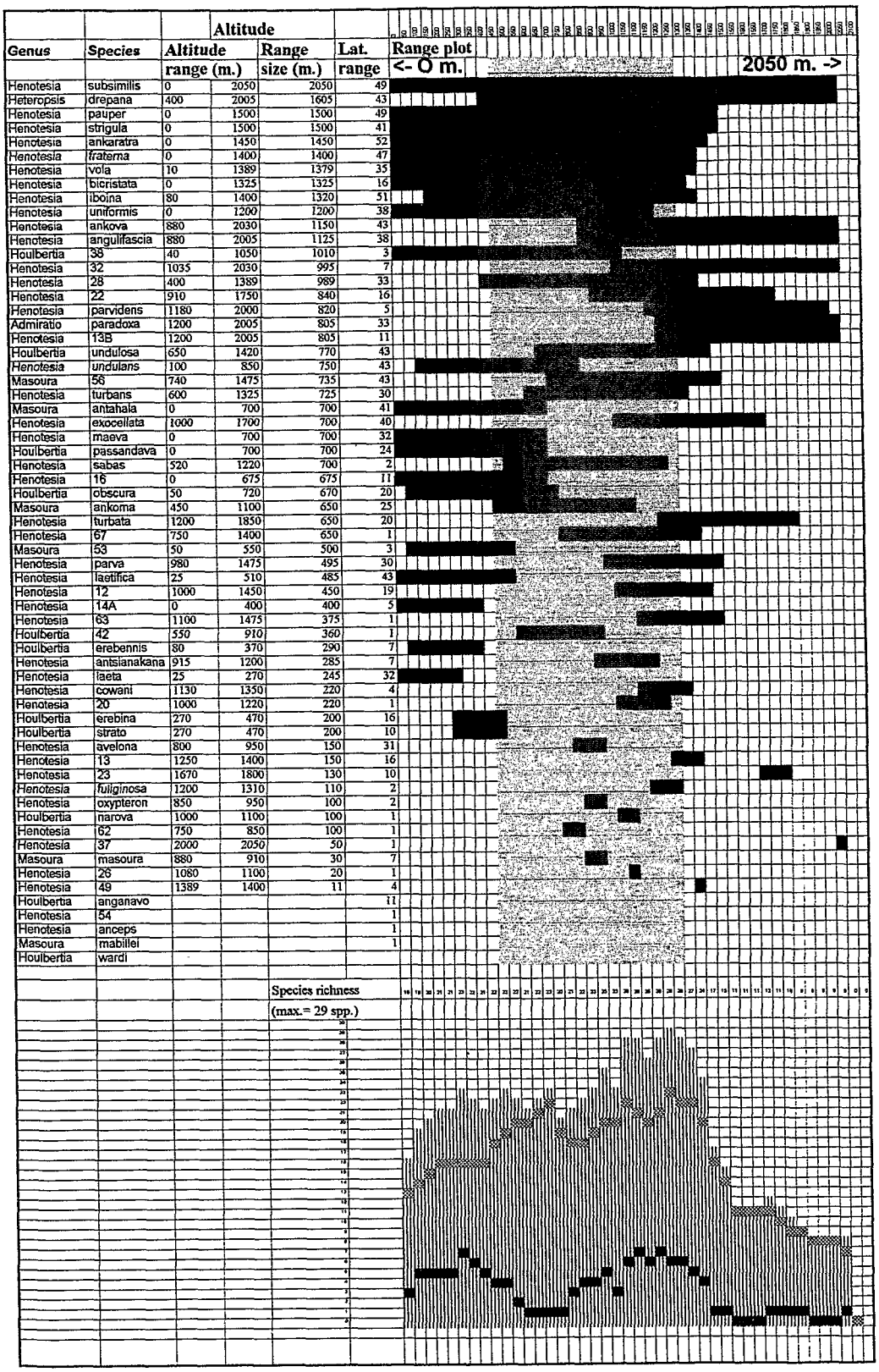


Fig. 5. Altitudinal ranges of Madagascan mycalesines ranked by range size (above) with altitudinal species richness profile (below): all spp. (vertical lines); 50% largest range size spp. (cross-hatched); 50% smallest range size spp. (dark squares). Shaded region = altitudinal range of Périnet/Mantady grid square (Périnet itself is at about 910 m.).

Genus	Species	Latitude °S		Latitude	Altitude
		Max.	Min.	range	range
		°S	°S	(# 1/4 degrees)	(#50 m. bands)
Henotesia	ankaratra	25.5	12	54	29
Henotesia	iboina	25	12.25	51	26.4
Henotesia	subsimilis	24.75	12.5	49	41
Henotesia	pauper	24.75	12.5	49	30
Henotesia	fraterna	24.25	12.5	47	28
Heteropsis	drepana	24.75	14	43	32.1
Henotesia	ankova	24.75	14	43	23
Henotesia	undulosa	24.75	14	43	19.4
Henotesia	undulans	24.75	14	43	15
Masoura	56	24.75	14	43	14.7
Henotesia	laetifica	23.25	12.5	43	9.7
Henotesia	strigula	24.75	14.5	41	30
Masoura	antahala	22.75	12.5	41	14
Henotesia	exocellata	24	14	40	14
Henotesia	uniformis	22	12.5	38	24
Henotesia	anguilfascia	24.75	15.25	38	22.5
Henotesia	vola	24	15.25	35	27.58
Henotesia	28	25	16.75	33	19.78
Admiratio	paradoxa	22.25	14	33	0
Henotesia	maeva	21.5	13.5	32	14
Henotesia	laeta	20.5	12.5	32	5.1
Henotesia	aveiona	22	14.25	31	3
Henotesia	turbans	21.5	14	30	14
Henotesia	parva	21.5	14	30	9.9
Masoura	ankoma	21.5	15.25	25	13
Houlbertia	passandava	20.25	14.25	24	14
Houlbertia	obscura	20.25	15.25	20	13.4
Henotesia	turbata	22.25	17.25	20	13
Henotesia	12	22.25	17.5	19	9
Henotesia	bicristata	18	14	18	28.5
Henotesia	22	20.75	16.75	16	16
Houlbertia	erebina	16.5	12.5	16	4
Henotesia	13	22.25	16.25	16	3
Henotesia	13B	24.75	22	11	18.1
Henotesia	16	17	14.25	11	13.14
Houlbertia	anganavo	21.5	16.75	11	9
Henotesia	23	23	20.5	10	18.4
Houlbertia	strato	15.25	12.75	10	4
Henotesia	32	24.5	22	10	2
Houlbertia	erebennis	17	15.25	7	5.8
Henotesia	antsianaka	19.25	17.5	7	5.8
Masoura	masoura	19.25	17.5	7	0.6
Henotesia	parvidens	22.25	21	5	16.4
Henotesia	14A	16.5	15.25	5	6
Henotesia	cowani	21.75	20.75	4	4.4
Henotesia	49	19.25	18.25	4	0.22
Houlbertia	38	14.25	13.5	3	20.2
Masoura	53	16	15.25	3	10
Henotesia	sabas	15.75	15.25	2	14
Henotesia	oxypteron	19.25	18.75	2	6.8
Henotesia	fuliginosa	21.5	21	2	2.2
Henotesia	67	14.25	14	1	13
Houlbertia	narova	21.5	21.25	1	10.56
Henotesia	63	14.25	14	1	7.5
Houlbertia	42	19	18.75	1	7.2
Henotesia	20	15.5	15.25	1	4.4
Henotesia	62	14.25	14	1	2
Henotesia	37	14.25	14	1	1
Henotesia	26	12.75	12.5	1	0.4
Masoura	mabillei	21.5	21.25	1	0
Henotesia	54	21.75	21.5	1	0
Henotesia	anceps	17.75	17.5	1	0
Houlbertia	wardi				

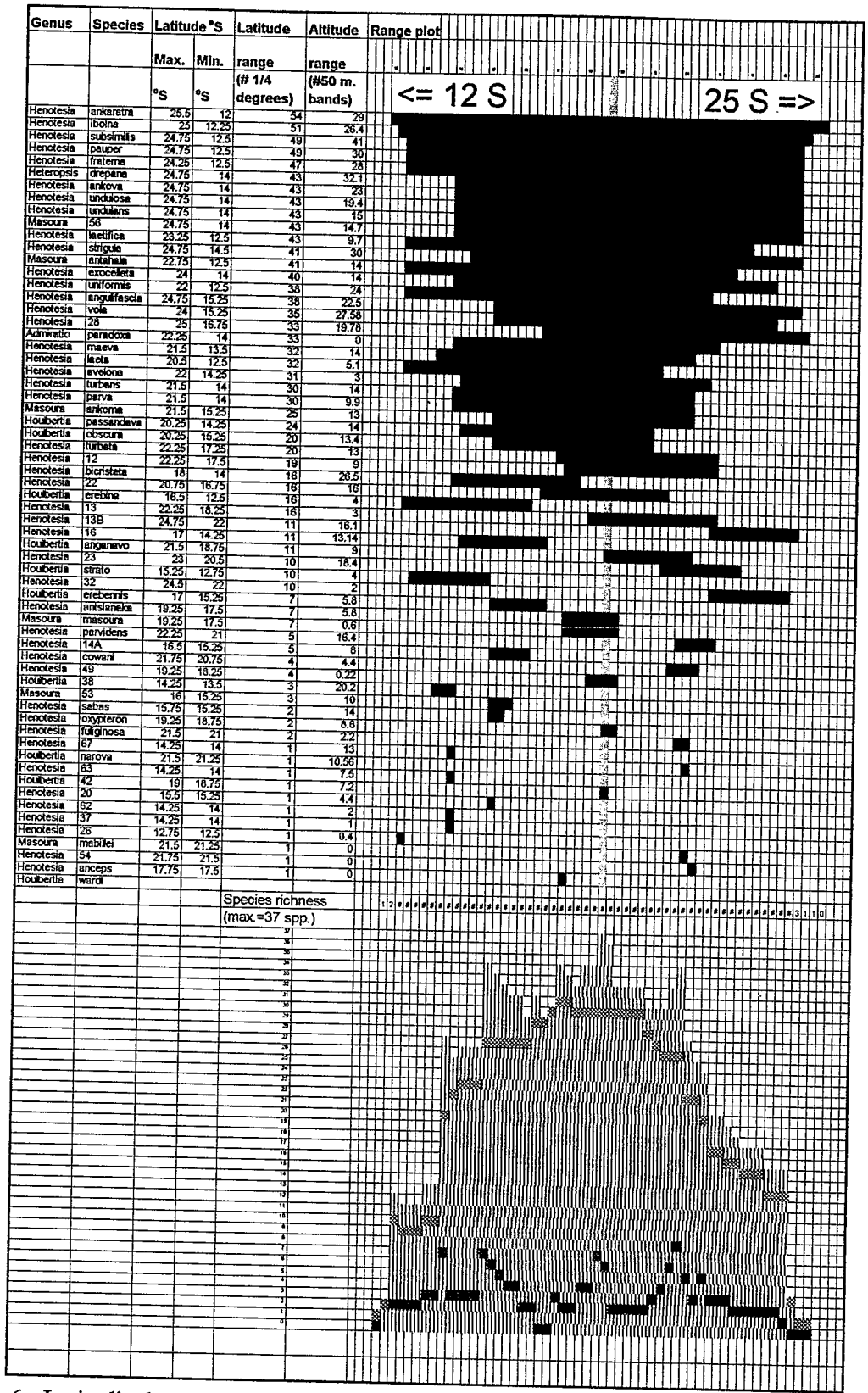


Fig. 6. Latitudinal ranges of Madagascan mycalesines ranked by range size (above) with altitudinal species richness profile (below): all spp. (vertical lines); 50% largest range size spp. (cross-hatched); 50% smallest range size spp. (dark squares). Shaded region = latitude of Périnet.

CONSERVATION IMPLICATIONS

Conserving hotspots of species richness or endemism?

As far as conservation strategies are concerned, the current study does not suggest that conservation effort should necessarily be focused at mid-latitudes and altitudes, even where species richness hotspots overlap multiply between taxa, because wider-ranging species often have lower risks of extinction (GASTON, 1994: 104). Rather, it suggests that the prevalent prison-network approaches to both species protection (which strangles flexibility for future range-shifting in response to climate change) and to bioinventory (which by focusing sampling effort within reserves makes no attempt to estimate real range sizes), need to be readdressed. While we do need to prioritise conservation of endemics we already know about through enhanced reserve protection and augmentation, we also need to plan for habitat continuity, so as to maintain and restore connectivity, ecosystem viability and range overlap richness. If we do not do this, intermediate areas like Périnet (which is already a fragment) will not only decline in species richness (due particularly to edge effects, minimum population viability problems and cessation in immigration of all but wide-ranging « tramp » species), but they will also lose their role as viaducts for genetic diversity. Future evolutionary adjustments in Madagascar, through range-shifting in adaptive response to shifting gradients, such as those caused by climate change, will then become impossible.

ACKNOWLEDGEMENTS

I am grateful to the organiser of the conference. I thank Claire Kremen (Wildlife Conservation Society) and Heritiana Raharitsimba (University of Antananarivo) for unlimited access to data and specimens and for contributing towards species definitions in Satyrinae, Joel Minet and Jacques Pierre (M.N.H.N., Paris) for access to specimens, and Joel Minet and Lanto Andriamampiana for most kindly translating parts of the abstract. The study was funded by B.B.S.R.C. Field assistance in Madagascar was provided by the Xerces Society and Wildlife Conservation Society. Paul Williams assisted greatly with creation of the quarter degree grid for WORLDMAP. I am also most grateful to Louise Holloway, George Beccaloni, Dick Vane-Wright, James Mallet, Paul Williams and Claire Kremen, who suggested many improvements to this paper.

REFERENCES

ALLEN, R.B., R.K. PEET, & W.L. BAKER., 1991. Gradient analysis of latitudinal variation in Southern Rocky Mountain forests. J. Biogeogr., 18: 123-139.

BURNEY, D. 1996. Climatic change and fire ecology as factors in the Quaternary biogeography of Madagascar. *In*: W.R. Lourenço (ed.) Biogéographie de Madagascar, pp. 49-58. Editions de L'ORSTOM, Paris.

COLWELL, R.K. & G.C. HURTT, 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport Effect. Am. Nat., 144: 570-595.

CURRIE, D.J., 1991. Energy and large-scale patterns of animal and plant species richness. Am. Nat., 137: 27-49.

DONQUE, G., 1972. The climatology of Madagascar. pp. 87-144 *In*: R. Battistini & G. Richard-Vindard (eds.), Biogeography and Ecology of Madagascar. Dr. W. Junk, The Hague. 765 pp.

GASTON, K.J., 1994. Rarity. Chapman and Hall, London, 205 pp.

GENTRY, A.H., 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition of environmental and geographical gradients. Ann. Mo. bot. Gdn., 75: 1-34.

GLAW, F & M. VENCES, 1994. A Fieldguide to the Amphibians and Reptiles of Madagascar. Second Edition. Koln, Germany. 480 pp. Privately published.

GROOMBRIDGE, B., 1992 (ed.). Global Biodiversity: status of the Earth's Living Resources. Chapman and Hall, London.

HOLLOWAY, J.D., 1987. Macrolepidoptera diversity in the Indo-Australian tropics: geographic, biotopic and taxonomic variations. Biol. J. Linn. Soc., 30: 325-341.

JANZEN, D.H., M. ATAROFF, M. FARINAS, S. REYES, N. RINCON, A. SOLER, P. SORIANO, & M. VERA, 1976. Changes in the arthropod community along an elevational transect in the Venezuelan Andes. Biotropica, 8: 193-203.

LAWTON, J.H., M. MACGARVIN, & P.A. HEADS, 1987. Effects of altitude on the abundance and species richness of insect herbivores on bracken. J. Anim. Ecol., 56: 147-160.

LEES, D.C .(submitted). Bounded range overlap as a model for species richness gradients: mycalesine butterflies in Madagascar. Biol. J. Linn. Soc.

MITTERMEIER, R.A., I. TATTERSALL, W.R. KONSTANT, D.M. MEYERS & R.B. MAST, 1994. Lemurs of Madagascar. Conservation International, Washington, 356 pp.

PIANKA, E.R., 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. Am. Nat., 100: 36-40.

STEVENS, G.C., 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. Am. Nat., 140: 893-911.

VIETTE, P., 1991. Chief field stations where Insects were collected in Madagascar. Faune Madagascar, Suppl. 2. 88 pp. Privately published by the author.

WCMC, 1991. Guide de la Diversité Biologique de Madagascar. Map, World Conservation Monitoring Centre, Cambridge.

WILLIAMS, P.H., 1994. Using WORLDMAP. Priority Areas for Biodiversity. version 3.1. London (distributed by the author).

WILLIAMS, P.H., G.T. PRANCE, C.J. HUMPHRIES, & K.S. EDWARDS (in press). Promise and problems in applying quantitative complementary areas for representing the diversity of some Neotropical plants (families Dichapetalaceae, Lecythidaceae, Caryocaraceae, Chrysobalanaceae and Proteaceae). Biol. J. Linn. Soc.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 491-506

BIOGEOGRAPHIE ET SPECIATION DES LEPIDOPTERES PAPILIONIDAE, PIERIDAE, DANAIDAE ET ACRAEIDAE DE MADAGASCAR ET DES ILES VOISINES

Georges BERNARDI

Laboratoire d'Entomologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 45 rue Buffon 75005 Paris, FRANCE

ABSTRACT.- Malagasy (Rhopalocera) exhibit a high level of endemism (*e.g.*, 19 Papilionidae of which 15 species and 2 subspecies are endemic and 35 species of Pieridae, of which 14 species and 15 subspecies are endemic). This group is clearly of African affinity, with only very rare Asian elements (1 Papilionidae, 3 Pieridae and 5 Danaidae). Unfortunately, some species are now extinct (*e.g., Princeps phorbanta nana* and *Phalanta philiberti* from the Seychelles, *Salamis angustina vinsoni, Antanartia phorbanta mauritiana* and *Libythea cyniras* from Mauritius and *Euploca euphon* from Rodrigues).

KEY-WORDS.-Lepidoptera, Rhopalocera, Madagascar, Endemism

RESUME.-Les Rhopalocères malgaches présentent un fort endémisme (p. e. 19 espèces de Papilionidae comptant 15 espèces et 2sous-espèces endémiques; les 35 espèces de Pieridae comptent 14 espèces et 15 sous-espèces endémiques, etc.). Cette faune est clairement d'affinité africaine, les éléments orientaux et australiens étant très rares (1 Papilionidae, 3 Pieridae, 5 Danaidae). Il existe hélas plusieurs espèces ou sous-espèces disparues (*Princeps phorbanta nana* et *Phalanta philiberti* des Séchelles; *Salamis angustina vinsoni, Antanartia phorbanta mauritiana* et *Libythea cyniras* de Maurice).

MOTS-CLES.-Lepidoptera, Rhopalocera, Madagascar, endemisme

INTRODUCTION

Il existe désormais d'excellentes données bibliographiques (*cf.* littérature) sur les familles de Rhopalocères malgaches, *sensu lato,* citées dans le titre. Ces données, jointes à l'étude du matériel du Laboratoire d'Entomologie de Paris seront utilisées pour tirer des conclusions sur la taxonomie, la répartition, les affinités, l'endémisme et la spéciation de ces familles dans ces îles. On citera cependant quelques exemples caractéristiques empruntés à d'autres familles.

Pour mieux cerner les phénomènes évoqués plus haut on utilisera les notions de superspecies, de prospecies et de « groupe d'espèces » ainsi que leurs notations (*cf.* BERNARDI, 1980, 1983, et Code International de Nomenclature Zoologique, 1985).

Il est également utile de préciser ici la notion d'endémisme et d'espèce endémique (BERNARDI, 1982). Tous les auteurs parleront d'endémiques dans le cas d'entités limitées à une seule île, surtout si cette île est d'étendue limitée, c'est le cas par exemple de *Belenois aldabrensis* d'Aldabra, de *Mylothris ngaziya* de la Grande Comore ou *d'Amauris phoedon* de Maurice. J'ai montré aussi que les auteurs parlent (BERNARDI,

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

l. c. : 65) d'endémiques malgaches propres à la Grande Ile, tel que *Mylothris splendens* ou d'endémiques propres à un archipel tel que *Belenois creona elisa* (Grande Comore, Moheli, Anjouan, Mayotte). Mais peut-on encore parler d'endémisme lorsqu'il s'agit de deux îles « indépendantes ». Ainsi *Acraea lia* (Anjouan, Mayotte, Madagascar) ou *Acraea ranavalona* (Aldabra, Madagascar) ? Cette solution sera adaptée ici car les deux derniers cas évoquent, à mon avis, des endémiques qui ont évolué sur l'île de Madagascar puis qui s'étendent plus récemment, sans encore donner prise à aucune variation géographique par dispersion aléatoire ou introduction accidentelle, etc. sur d'autres îles.

Notons encore que mégaendémique, microendémique, s'appliquent à un concept taxonomique, d'isolement d'une entité vis-à-vis d'autres entités et non à une notion de répartition de ces entités.

TAXONOMIE, REPARTITION ET AFFINITES

Les 19 espèces de Papilionidae malgaches consistent en 18 espèces appartenant à des « groupes d'espèces » strictement afrotropicaux (*cf.* HANCOCK, 1983) se répartissent en :

a) 13 espèces mégaendémiques, dont 3 peuvent être réunies en une superspecies

1. - *Graphium endocus* Boisd. (Madagascar)
2. - *G. cyrnus cyrnus* Boisd. (Madagascar est)
2'- *G. cyrnus nyscyrus* Suffert (Madagascar ouest)
3. - *G. levassori* Oberth. (Grande Comore)
4. - *G. evombar* Boisd. (Madagascar)
5. - *Princeps (phorbanta) epiphorbas guyonnaudi* Turlin et Guilbot (Anjouan)
5'- *P. (phorbanta) epiphorbas praedicta* Turlin et Guilbot (Grande Comore)
5"- *P. (phorbanta) epiphorbas epiphorbas* Boisd. (Madagascar)
6. - *P. (phorbanta) phorbanta phorbanta* L. (Réunion)
6'- *P. (phorbanta) phorbanta nana* Oberth. (Sechelles). (*cf.* « Disparitions »)
7. - *P. (phorbanta) manlius* Fabr. (Maurice)
8. - *P. oribazus* Boisd. (Madagascar)
9. - *P. grosesmithi* Rothschild (Madagascar)
10. - *P. erithonioides* Grose-Smith (Madagascar)
11. - *P. morondavana* Grose-Smith (Madagascar)
12. - *P. delalandei* Godart (Madagascar)
13. - *P. mangoura* Hew. (Madagascar).

b) 1 seule prospecies, c'est-à-dire une espèce endémique mais remplacée par une ou des espèces vicariantes sur les continents ou îles voisines

14. - *P. (dardanus) humbloti* Oberth. (Grande Comore).

c) 2 sous-espèces microendémiques

15. - *P. nireus aristophontes* Oberth. (Grande Comore)
16. - *P. dardanus meriones* Felder (Madagascar).

d) 2 espèces nullement endémiques

17. - *Graphium angolensis* Goeze (continent afrotropical, Grande Comore). Il s'agit d'après TURLIN (1994 : 82) d'une arrivée récente, connue depuis 1980,

n'ayant pas encore donné prise à la subspéciation.

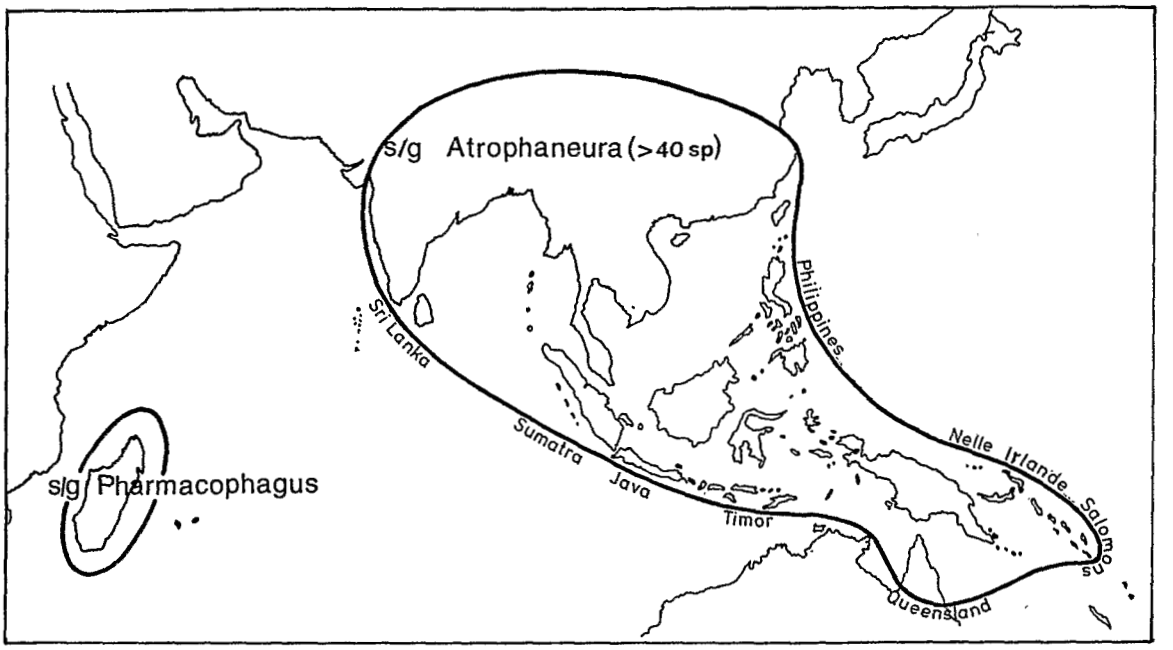


Fig. 1. Répartition du genre *Atrophaneura* avec le sous-genre *Atrophaneura* s. str. (>40 spp.) et le sous-genre *Pharmacophagus* (1 seule sp. *antenor*)

18. - *Princeps demodocus* Esper (continent afrotropical, Grande Comore, Moheli, Anjouan, Madagascar,Réunion, Maurice). Il s'agit également d'après TURLIN (1994 : 82) d'une introduction accidentelle ou délibérée par l'homme en ce qui concerne la Réunion, Maurice et probablement les Comores.

Il y a ainsi parmi ces 19 espèces de Papilionidae malgaches 1 seule espèce à affinités orientale et australienne :

19. - *Atrophaneura antenor* Drury (Madagascar). La position taxonomique correcte de cette espèce a été longtemps une énigme, comme le soulignent encore à juste titre VIETTE (1961 : 353) et PAULIAN et VIETTE (1968 : 79). Cette question a été résolue seulement depuis HANCOCK (1983 : 27) : *antenor* appartient au genre *Atrophaneura* et au sein de ce genre au sous-genre *Pharmacophagus* dont il constitue la seule espèce. Tous les autres *Atrophaneura* appartiennent à un autre sous-genre (*Atrophaneura s. str.*) et comptent un peu plus de 40 espèces localisées dans une aire englobant l'Inde, la Chine, la Nouvelle-Guinée, la Nouvelle Irlande, les Salomons, puis Tenimber, Timor et Sri-Lanka. L'*A. antenor* appartient donc à un genre absent du continent africain.

Les 35 espèces de Pieridae malgaches consistent en 31 espèces appartenant à des genres strictement afrotropicaux ou en majorité afrotropicaux (BERNARDI, 1954, 1961) se répartissant ainsi :

a) 12 espèces mégaendémiques

1. - *Colotis zoe* Grandidier (Madagascar)
2. - *C. mananhari* Ward (Madagascar)
3. - *C. lucasi* Grandidier (Madagascar)
4. - *Belenois grandidieri* Mab. (Aldabra, Madagascar)
5. - *B. helcida* Boisd. (Madagascar)
6. - *B. aldabrensis* Holl. (Aldabra, Astove, Assumption)
7. - *B. antsianaka* Ward (Madagascar)
8. - *B. mabella* Grose-Smith (Madagascar). Il s'agit bien d'un mégaendémique nullement cospécifique avec *mahaboides* Holl. du Kenya comme le croyait TALBOT (1932 : 194), car *mahaboides* appartient au genre *Appias* comme je l'ai montré par l'examen des types (BERNARDI, 1965).
9. - *Mylothris ngaziya* Oberth. (Grande Comore).
10. - *M. humbloti* Oberth. (Anjouan). Il s'agit bien d'après PAULIAN (1960). d'une espèce distincte et non d'une aberration de *M. ngaziya*.
11. - *M. splendens* Le Cerf (Madagascar)
12. - *M. smithi* Mab. (Madagascar)
13. - *M. phileris* Boisd. (Madagascar).

b) seulement 1 prospecies endémique

14. - *Colotis (danae) guenei* Mab. (Madagascar).

c) 15 sous-espèces endémiques

15. - *Pinacopteryx eriphia mabillei* Auriv. (Madagascar)
16. - *Colotis calais crowleyi* Sharpe (Madagascar)
17. - *Nepheronia buqueti pauliani* Bernardi (Madagascar)
18. - *Appias sabina confusa* Butler (= *comorensis* Talbot, d'après TURLIN, 1994 : 88) (Anjouan, Mayotte, Madagascar).
19. - *A. epaphia orbona* Boisd. (Madagascar)
20. - *Dixeia charina narena* Grose-Smith (Madagascar)
21. - *Leptosia alcesta sylvicola* Boisd. (Madagascar) Sous réserve de révision (BERNARDI, non publié)
22. - *L. nupta viettei* Bernardi (Madagascar)
23. - *Belenois creona elisa* Voll. (Grande Comore, Moheli, Anjouan, Mayotte)
23. - *B. creona prorsus* Talbot (Madagascar)
24. - *Eurema brigitta pulchella* Boisd. (Aldabra, Grande Comore, Moheli, Anjouan, Mayotte, Madagascar, Maurice)
25. - *E. floricola aldabrensis* Bernardi (Aldabra)
25. - *E. floricola anjouana* Butler (Grande Comore, Moheli, Anjouan, Mayotte)
26. - *E. floricola floricola* Boisd. (Madagascar)
25. - *E. floricola ceres Butler* (La Réunion, Maurice).

d) 7 espèces nullement endémiques

26. - *Colotis evippe omphale* Boisd. (partie du domaine afrotropical; Grande Comore, Moheli, Mayotte)
27. - *Leptosia alcesta inalcesta* Bernardi (sud-est du domaine afrotropical, Grande Comore)
28. - *Belenois aurota aurota* Fab (tout le domaine afrotropical, Egypte jusqu'à l'Inde; Madagascar)
29. - *Eurema senegalensis* Boisd. (domaine afrotropical, Grande Comore,

Moheli, Mayotte ; selon TURLIN (1994 : 87) manque à Madagascar.

30. - *E. regularis* Butler (domaine afrotropical, Grande Comore, Moheli, selon TURLIN (1994 : 86) manque à Madagascar.

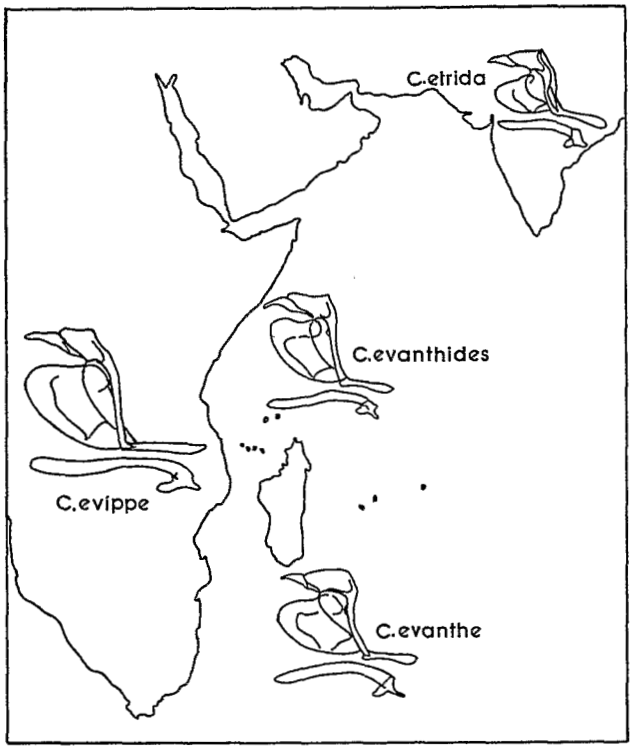


Fig. 2. Répartition de la superspecies *Colotis* (*evanthe*) avec les 3 prospecies : *C. etrida* (Indes), *C. evanthides* (Aldabra) et *C. evanthe* (Madagascar) : une espèce n'appartenant pas à cette superspecies est aussi représentée : *C. evippe* (Continent africain et Comores)

31. - *E. desjardinsii* Boisd. (domaine afrotropical, Madagascar, La Réunion, Maurice; selon TURLIN (1994 : 86) n'existe pas aux Comores.

32. - *Catopsilia florella florella* Fabr. (tout le domaine afrotropical, s'étend jusqu'à l'Inde et le Sri Lanka, Aldabra, Grande Comore, Moheli, Anjouan, Mayotte, Madagascar, La Réunion, Maurice).

Il y a ainsi parmi ces 35 espèces de Pieridae malgaches seulement 3 espèces à affinités orientales et australiennes faisant partie de 2 superspecies

33. - *Colotis (evanthe) evanthe* Boisd. (Madagascar)

34. - *C. (evanthe) evanthides* Holl. (Aldabra, Assomption, Cosmoledo, Astove). En effet *C. evanthe* et *evanthides* ainsi qu'une troisième espèce, *C. (evanthe) etrida* Boisd. (Inde et Sri Lanka) forment une superspecies d'autant plus que les données bibliographiques concernant une cohabitation de *C. evanthe* et *C. evanthides* à Mayotte sont erronées d'après TURLIN (1994 : 85-86) car ces espèces n'existent pas dans cette île. J'ai par ailleurs montré (BERNARDI, 1954) que les armures génitales de ces trois entités sont identiques mais distinctes de celles de tous les autres *Colotis* connus (BERNARDI, non publié). La superspecies *C. (evanthe)* manque donc totalement sur le continent africain.

35. - *Catopsilia (pomona) thauruma* Reakirt (Madagascar, Réunion, Maurice). Le

C. thauruma appartient à la même superspecies que *C. pomona*, cette affinité ayant été suggérée par BUTLER dès 1886. Le *C. pomona* est largement répandu (depuis la Chine, jusqu'aux Salomons et l'Australie). On a donc clairement affaire une nouvelle fois à un élément oriental et australien.

Les 9 ou 10 espèces de Danaidae comprennent 5 espèces apppartenant à un genre strictement afrotropical (*cf.* ACKERY et VANE-WRIGHT, 1984) se répartissant en

a) 3 espèces mégaendémiques

1. -*Amauris comorana* Oberth. (Grande Comore)
2. -*A. nossima* Oberth. (Mayotte, Madagascar)
3. -*A. phoedon* Fabricius (Maurice).

b) 2 sous-espèces microendémiques

4. -*A. ochlea affinis* Auriv. (Grande Comore)
4'-*A. ochlea moya* Turlin (Anjouan).

c) 1 espèce nullement endémique, très répandue et par suite sans grande signification biogeographique

5. -*Danaus chrysippus* L. (domaine afrotropical, Séchelles, Aldabra, Comores, Madagascar, les Mascareignes, et, depuis les Canaries, la Corse; jusqu'aux Philippines, Japon, et l'Australie).

Il reste ainsi parmi ces 10 ou 11 espèces de Danaidae malgaches 5 à 6 espèces à affinité orientale et australienne dont 3 peuvent être réunies en une superspecies:

6. -*Euploea mitra* Moore (Sechelles)
7. -*E. (?) rogeri* Geyer (? Séchelles) (*cf.* à "Disparitions")
8. -*E. (euphon) goudoti* Boisd. (La Réunion)
9. -*E. (euphon) euphon* Fabricius (Maurice)
10. -*E. (euphon) desjardinsii* Guérin-Ménéville (Rodrigues).

Le genre *Euploea* a été révisé et cartographié par MORISHITA (1977, carte 1). Ce genre s'étend depuis les Séchelles, La Réunion, Maurice et Rodrigues jusqu'aux Salomons, Tahiti, la Nouvelle Calédonie et l'est de l'Australie. Il est donc absent de l'Afrique continentale et même de Madagascar. On peut en rapprocher comme exemple actuel du même phénomène migratoire:

11. -*Danaus plexippus* L. (Amérique du Nord jusqu'au N. de l'Amazone), largement répandu dans une grande partie du Monde par migration (Canaries, Madère, îles du Pacifique, Nouvelle Zélande), a atteint l'île Maurice en 1983 et la Réunion en 1985.

Les 22 espèces de Acraeidae malgaches (PIERRE, 1992) consistent uniquement en lignées afrotropicales, sans aucun élément oriental ou australien, contrairement aux familles précédentes. Ils se répartissent en:

a) 12 espèces mégaendémiques

1. -*Acraea masamba* Ward (Madagascar)
2. -*A. silia* Mabille (Madagascar)
3. -*A. sambavae* Ward (Madagascar)
4. -*A. strattipocles* Obth. (Madagascar)

5. - *A. formax* Butler (Madagascar)
6. - *A. lia* Mabille (Anjouan, Mayotte, Madagascar)
7. - *A. zitja* Boisduval (Madagascar)
8. - *A. calida* Butler (Madagascar)
9. - *A. turna* Mabille (Madagascar)
10. - *A. hova* Boisduval (Madagascar)

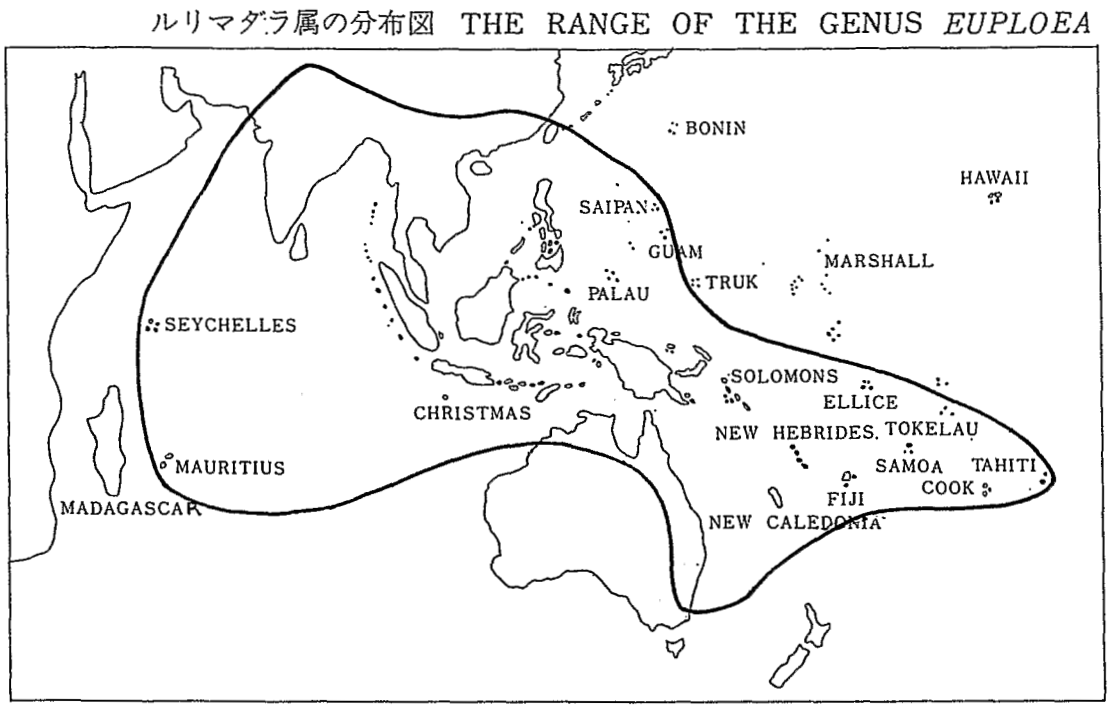


Fig. 3. Répartition du genre *Euploea*. (Copie de la carte de MORISHITA, 1977 - Map 1)

11. - *A. igati* Boisduval (Grande Comore, Anjouan, Mayotte, Madagascar)
12. - *A. comor* Pierre (Grande Comore).

b) seulement 5 prospecies endémiques; avec deux sous-espèces

13. - *A. (obeira) obeira* Hewitson (Madagascar) représenté sur le continent afrotropical par *A. (obeira) burni* Butler
14. - *A. (ranavolana) ranavolana* Boisd. (Aldabra, Grande Comore, Moheli, Anjouan, Mayotte, Madagascar) représenté sur le continent afrotropical par *A. (ranavolana) machequena* Grose-Smith.
15. - *A. (dammii) dammii* Volenhoven (Grande Comore, Moheli, Anjouan, Mayotte, Madagascar) représenté sur le continent par *A. (dammii) cuva* Grose-Smith.
16. - *A. (neobule) mahela* Boisd. (Madagascar)
17. - *A. (esebria) masaris jodina* Pierre (Grande Comore)
17'- *A. (esebria) masaris masaris* Obth. (Moheli, Anjouan).

c) 1 sous-espèce macroendémique

18. - *A. neobule legrandi* Carcasson (Aldabra, Cosmoledo).

d) 5 espèces nullement endémiques

18'-*A. neobule neobule* Doubleday (continent afrotropical, Grande Comore, Moheli, Mayotte)
19.-*A. (esebria) esebria* Hewitson (Continent afrotropical, Mayotte)
20.-*A. eponina* Cramer (continent afrotropical, Grande Comore, Moheli, Mayotte, Madagascar)
21.-*A. encedon* Linné (continent afrotropical, Madagascar)
22.-*Pardopsis punctatissima* Bsdv. (continent afrotropical, Madagascar).

On voit donc que la faune malgache à travers les quatre familles de Rhopalocères retenus ici est dans une très large proportion une faune à affinités africaines, apparentée à des « groupes d'espèces » ou à des genres strictement afrotropicaux, pénétrant exceptionnellement en Asie à travers l'Arabie. Cela confirme MILLOT (1952, 1953) qui a montré que les affinités orientales et australiennes ont été exagérées. Mais il existe indiscutablement une faible minorité d'éléments orientaux et australiens, surtout dans les Mascareignes et les Séchelles. Il s'agit en premier lieu *d'Atrophaneura antenor*, dont la position taxonomique est désormais élucidée, ainsi que de la superspecies *Catopsilia* (*pomona*) et de la superspecies *Colotis* (*evanthe*). Il faut y ajouter le genre *Euploea* présent aux Mascareignes et aux Séchelles mais déjà absent des Comores et à Madagascar. Dans d'autres familles, ajoutons *Smerina manoro* Ward qui, d'après CORBET (1943), a des affinités avec des genres orientaux.

NIVEAUX TAXONOMIQUES ATTEINTS ACTUELLEMENT PAR LA SPECIATION

On est frappé par l'absence quasi totale de subspéciation au sein de l'île de Madagascar, puisque parmi les quatre familles étudiées il n'existe qu'un unique exemple de variation géographique : *Graphium cyrnus* (voir plus haut). Au contraire comme je l'ai jadis montré (BERNARDI, 1954, 1961) plusieurs cas interprétés comme subspécifiques ne sont que des cas de polymorphisme, c'est-à-dire corespondent à des morphes dont les gènes n'occupent qu'une partie des loci d'une population donnée ; cela est le cas de *Belenois grandidieri voeltzkovi* Auriv., *B. antsianaka ramona* Grose-Smith, *Mylothrys phileris aurata* Obth., *A. sabina majungana* Grose-Smith, car elles cohabitent avec les formes nominatives de ces espèces. Il n'y a subspéciation qu'entre îles différentes : *Princeps epiphorbas praedicta* de Grande Comore et *P. epiphorbas guyonnaudi* d'Anjouan ; *Belenois creona elisa* des Comores et *B. creona prorsus* de Madagascar, *Amauris ochlea affinis* de Grande Comore et *A. ochlea moya* d'Anjouan ; *Acraea masaris masaris* d'Anjouan et *Moheli* et *Acraea masaris jodina* de Grande Comore et surtout les quatre sous-espèces *d'Eurema floricola : E. f. ceres* de la Réunion et de Maurice, *E. f. floricola* de Madagascar, *E. f. anjouana* des Comores, *E. f. aldabrensis* d'Aldabra.

Cela est d'autant plus étonnant que dans d'autres groupes zoologiques la subpéciation n'est pas rare dans l'île de Madagascar ; dans des groupes aussi différents qu'Astacoides (Décapodes) que chez différents Lémuriens, par exemple *Propitecus verreauxi* Grandidier (PAULIAN, 1961).

De même il est frappant de constater qu'il ne subsiste que relativement peu de traces de la simple spéciation allopatrique (vicariante) dont il est encore possible de repérer les composants, c'est-à-dire les différentes espèces (prospecies) d'une superspecies. Il n'existe que les cas suivants : *Princeps (dardanus) humbloti*, *Colotis*

(danae) guenei, Colotis (evanthe), Catopsilia (pomona), Euploea (euphon), Acraea (neobule) mahela, A. (obeira), A. (ranavolana), A. (dammii), A. (esebria).

Par contre les cas d'espèces mégaendémiques, c'est-à-dire d'espèces endémiques dont il n'est plus possible de reconnaître l'espèce souche (on parle dans ce cas d'espèce-mère ou d'espèce ancestrale (concepts hypothétiques) sont très nombreux (voir plus haut). Cela est en faveur de l'ancienneté du peuplement de Madagascar.

MODES DE SPECIATION

On vient d'évoquer la classique spéciation allopatrique mais il semble exister des cas plus complexes.

Il convient de mentionner les cas de doubles invasions ou d'invasions multiples

Les Lépidoptéristes sont « marqués » par un travail de PRYER (1886), où est créée la notion de dualspecies (espèce jumelle, sibling species) interprétée comme une invasion du Japon à des époques différentes par une même forme continentale, évoluant plus ou moins selon l'époque de l'invasion.

Le meilleur exemple malgache est constitué par les *Princeps grosesmithi, P. erithonioides, P. marandavana* et *P. demodocus*, ce dernier encore largement répandu sur le continent africain, les Comores et le sud de l'Arabie, même pas différencié à Madagascar en une sous-espèce particulière et considérée par suite comme le dernier arrivant du groupe de dualspecies. Un cas semblable se serait produit pour *Acraea comor* de Grande Comore, ayant déjà atteint le niveau de mégaendémique, et correspondant à une ancienne migration d'*A. esebria*, suivie d'une nouvelle migration ayant donné *A. (esebria) masaris* (également Grande Comore, Anjouan, Moheli) puis *A. esebria*, encore non différencié en sous-espèce à Mayotte. Ce phénomène existe à Madagascar dans d'autres groupes, ainsi chez les oiseaux on observe dans cette île l'endémique *Ardeola idae* (Crabier blanc) ainsi que l'*A. ralloides* (Crabier chevelu) même pas distinct subspécifiquement des populations du continent africain.

Mais le même phénomène est interprété très différemment dans d'autres disciplines. AUBREVILLE (1975) constatant qu'il existe une seule espèce de Baobab (*Adansonia*) sur le continent africain, en l'occurence *A. digitata*, note aussi qu'il existe huit espèces à Madagascar dont *A. digitata*, ainsi que deux espèces en Australie. Il conclut « qu'il semble evident que le genre a une origine malgache » et explique cette répartition par la position rapprochée de l'Afrique, de Madagascar et de l'Australie au Crétacé dans le cadre de la future dérive des continents et considère donc que le centre d'origine d'un genre est l'aire où subsistent le plus grand nombre d'espèces. Cela coïncide, me semble-t-il, à des notions telles que la radiation adaptative, la spéciation explosive, etc.

Ces notions ont donné en botanique des théories plus élaborées. Ainsi STACE estime que ces phénomènes conduisent à une « réactivation » des paléoendémiques qu'il désigne sous le nom d'épibiotiques actifs (« relicts seem to have had a second lease of life ») A Madagascar, les Satyridae seraient le meilleur exemple de ce phénomène mais ils ne seront pas étudiés ici.

LES CARACTERES FAUNISTIQUES DES DIFFERENTES ILES

Abréviations : G. C. = Grande Comore, Moh. = Moheli, A. = Anjouan, May. = Mayotte, Mad. = Madagascar.

L'île de Madagascar et les îles voisines du sud-ouest de l'océan Indien constituent t-elles un ensemble faunistique (région ou sous-région malgache) ? Cette notion est mise en doute par MILLOT (1942, 1953) et PAULIAN (1952, 1961 : 1) tandis que BLANC (1972) préfère utiliser le terme plus neutre « d'aire malgache ».

Espèces largement répandues

Parmi les familles étudiées le seul élément en faveur d'une unité déjà ancienne basée sur une affinité à un niveau taxonomique très élevée est la présence d'une même superspecies déjà citée de *Princeps (phorbanta)* présente à la fois à Maurice, à la Réunion, à Madagascar, dans les Comores et même peut-être jadis aux Séchelles. Parmi les autres familles on peut seulement citer à cet égard un groupe de *Neptis* à faciès caractéristique (à ailes à espaces clairs orangés) présents à la fois à Maurice (*N. frobenius* Fabr.) à la Réunion (*N. cormilloti* Turlin, G. C., *N. comoranum* Oberth., Moh., A., *N. mayottensis* Oberth., May.), mais absent de Madagascar, en notant avec TURLIN (1994 : 382) que *N. decaryi* Le Cerf décrit de Madagascar provient en fait d'Anjouan et est un synonyme de *N. comoranum*. Notons que l'affinité de ces *Neptis* des Mascareignes et des Comores est réelle car dès 1922 ELTRINGHAM insiste sur la similitude des valves de leurs armures génitales. Par ailleurs l'absence de ces *Neptis* sur l'île de Madagascar peut correspondre à la disparition d'une lignée au centre de son aire de répartition. Il existe d'autres exemples : ainsi STEMPFFER (1942) écrit que les deux seules espèces du genre *Cyclirius* sont *C. webbianus* (de Canaries) et *C. mandersi* Druce (de Maurice), sans espèce cogénérique sur tout le continent africain.

On peut encore mentionner ici le cas *d'Eurema floricola* Boisd., présent depuis le continent afrotropical, l'île d'Aldabra, les Comores, Madagascar et les Mascareignes; espèce très polytypique ainsi qu'on l'a déjà vu. Mais il doit s'agir d'une émigration récente, accidentelle ou favorisée par l'homme vu le faible niveau taxonomique de la variation. Tous les autres exemples sont encore moins significatifs car ils n'ont encore donné prise à aucune variation géographique : tels sont *Princeps demodocus* et *Catopsilia florella*, déjà cités.

Comores

L'archipel des Comores est remarquable par la présence d'éléments biogéographiques pouvant être classés en des groupes bien distincts :

1/ des mégaendémiques strictement comoriens, qu'il n'est donc plus possible de rapprocher d'espèces vicariantes, ni afrotropicales ni malgaches sensu stricto ; *Graphium levassori* Oberth. (G. C.), *Mylothris ngaziya* Oberth. (G. C.), *M. humbloti* Oberth. (A.), *Amauris comorana* Oberth. (G. C.).

2/ un mégaendémique représentant l'entité la plus ancienne d'une double invasion

insulaire : seul *A. comor* Pierre se place ici.

3/ des entités que l'on qualifiera encore de mégaendémiques (*cf.* début du présent travail) car elles sont propres à Madagascar, mais pénètrent en outre sur une ou plusieurs îles comoriennes soit :
a) en y évoluant en une ou plusieurs sous-espèces différentes de la sous-espèce malgache : *Princeps epiphorbas praedicta* Turlin et Guilbot (G. C.), *P. e. guyonnandi* Turlin et Guilbot (A.), soit
b) sans y présenter de variation géographique par rapport à Madagascar *Amauris nossima* Ward (May.), *Acraea lia* Mab. (A., May.), *A igati* Boisd. (G. C., A, Moy.), *A ranavolana* Boisd. (G. C., Moh., A., May., aussi Aldabra), *A. dammii* Volenh. (G. C., Moh., A., May.), *Appias sabina confusa* Butler (A., May., Mad.).

4/ des entités présentant une situation absolument symétrique et inverse de la précédente (§ 3) mais que l'on qualifie de microendémique ou de non endémiques parce qu'il s'agit d'espèces largement répandues sur le continent afrotropical, puis pénétrant sur les Comores et, comme ci-dessus soit :
a) en y évoluant en une ou plusieurs sous-espèces différentes de la ou des sous-espèces continentales *Princeps nireus aristophontes* Oberth. (G. C.), *Belenois creona elisa* Voll. (les Comores), *Amauris ochlea affinis* Auriv. (G. C.), *A. a. moya* Turlin (A.), soit
b) sans même présenter de variation géographique par rapport au continent : *Graphium angolensis* Goeze (G. C.), *Colotis evippe omphale* Boisd. (G. C., Moh., May.) *Eurema senegalensis* Boisd. (G. C., Moh., May.) *Eurema regularis* (G. C., Moh.) *Acraea esebria* Hew. (May.), *A. neobule* Doubl. (G. C., Moh., May.)

5/ une situation nouvelle se produit lorsqu'il est possible de retrouver une bonne espèce peuplant soit Madagascar soit le continent afrotropical, affine et vicariante vis à vis de l'espèce comorienne : *Princeps (dardanus) humbloti* Oberth. (G. C.), *Acraea masaris* Oberth., polytypique (G. C., Moh., A.) avec un vicariant afrotropical *(A. esebria),* présent aussi à May. ; opposé à un Nymphalidae, *Salamis humbloti* Turlin (Moh.) avec un vicariant malgache sensu stricto (*S. anteva* Ward) car il ne semble pas exister d'exemple de ce cas parmi les familles étudiées ici.

On citera ici un aréotype un peu plus complexe représenté par *Acraea eponina* se trouvant à la fois sur le continent afrotropical, les Comores (G. C., Moh., May.) et Madagascar, sans présenter de variation géographique, ainsi que *Leptosia alcesta* Cramer se trouvant également sur le continent afrotropical, (*L. a. inalcesta* Bernardi dans le S. E.), les Comores (G. C., également *L. a. inalcesta*) et Madagascar (*L. sylvicola* Boisd.) présentant donc une variation géographique.

Ici se pose la question du sens de l'émigration. On avait tendance à voir jadis (BERNARDI, 1954; TURLIN, 1994 : 194) un « pont » fonctionnant dans le sens continent africain-Madagascar. Désormais, compte tenu du caractère récent, géologiquement parlant, des Comores, on peut au contraire conclure (PIERRE, 1992) à un passage direct entre le continent africain et Madagascar, puis à un retour plus récent aux Comores, à partir de Madagascar, puis en Afrique. Ainsi (PIERRE, *l. c.*) l'espèce souche d'*Acraea ranavalona* colonise Madagascar à partir du continent africain, y évolue en *ranavalona*; qui colonise les Comores et enfin l'Afrique où elle se différencie en *A. machequena*, resté rare et peu répandu. Un élément d'appréciation est ici la fréquence d'une entité donnée sur une partie de son aréotype,. Ainsi *Eurema floricola* est commun aux Mascareignes, à Madagascar, dans les Comores, rare et peu répandu sur le continent africain, ce qui est en faveur qu'il s'agit là d'une dernière étape de la colonisation. On peut évidemment à l'inverse invoquer une moindre pression de sélection sur les îles y favorisant certaines

entités telles que *A. ranavalona* ou/et *E. floricola*.

Madagascar

La Grande île se caractérise immédiatement par rapport aux autres îles de cette région par le nombre considérable de mégaendémiques rigoureusement absents ailleurs. On peut citer (*cf.* le début du travail) 3 espèces de *Graphium*, 5 espèces de *Princeps*, 3 espèces de *Colotis*, 3 espèces de *Belenois*, 3 espèces de *Mylothris*, 9 espèces d'*Acraea* ainsi que 19 espèces de *Nymphalidae*.

On doit y ajouter des prospecies, c'est-à-dire des espèces représentées par des espèces vicariantes sur le continent afrotropical (et absents des Comores) telles que *Colotis guenei* Mab., *Acraea obeira* Hew., *A. mahela* Boisd.

Puis des sous-espèces malgaches cospécifiques avec d'autres sous-espèces du continent afrotropical. C'est le cas d'une sous-espèce de Papilionidae et de 8 sous-espèces de Pieridae (*cf.* début du présent travail).

Enfin des espèces présentes à la fois sur le continent afrotropical et Madagascar sans présenter de variation géographique: *Acraea encedon* Linné, *Pardopsis punctissisima* Boisd., *Belenois aurota aurota* Fabr. (continent afrotropical, Madagascar, puis s'étendant jusqu'aux Indes) mais s'y trouvant sous l'aspect d'une sous-espèce très différente (*B. a. taprobana* Moore).

Les trois derniers aréotypes posent la question de liens directs entre le continent et Madagascar sans passer par un «pont» comorien ce qui est très plausible si l'on considère que Madagascar était plus proche de l'Afrique avant sa dérive en direction de l'Inde.

Rappelons enfin ici le mégaendémique malgache *Atrophaneura antenor* Drury, ainsi que la prospecies *Catopsilia thauruma* Reakirt, à affinités orientale et australienne.

Mascareignes

Ces îles (La Réunion, Maurice, Rodrigues) sont, toutes, remarquables par l'existence d'un élément caractéristique, oriental et australien: le genre *Euploea*, représenté par *E. (euphon) goudoti* Boisd. (La Réunion), *E. (e) euphon* (Maurice) et *E. (e) desjardinsi* Guérin-Méneville (Rodrigue), genre que l'on retrouve aux Séchelles. Par ailleurs ces îles sont également caractérisées par un autre mégaendémique remarquable: *Amauris phoedon* Fabr. (Maurice). Rappelons aussi les *Princeps phorbanta* (Réunion) et *P. manlius* (Maurice), les *Neptis dumetorum* Boisd. et *N. frobenia* Fabr., déjà cités. En dehors des familles étudiées ici on peut encore caractériser les Mascareignes par la présence des Nymphalidae *Antanartia borbonica* espèce polytypique, avec *A. b. borbonica* Obert. (La Réunion) et *A. b. mauritiana* Manders (Maurice) ainsi que *Salamis angustina*, également polytypique avec *S. a. angustina* Boisd. (La Réunion) et *S. a. vinsoni* Le Cerf (Maurice), ces deux espèces étant des mégaendémiques des Mascareignes. Rappelons ancore que ces îles hébergent un autre élément oriental et australien, l'espèce *Catopsilia thauruma* (Madagascar, Réunion, Maurice), qui contrairement aux *Euploea* atteint donc Madagascar et est un vicariant de *C. pomona* qui atteint l'Australie.

On peut enfin citer ici un aréotype un peu particulier : l'*Eurema desjardinsi* Boisd. qui se trouve sur le continent africain, Madagascar et les Mascareignes (pas aux Comores).

Les Séchelles

Nous avons ici 1 (ou 2) espèces mégaendémiques du genre *Euploea* ; *E. mitra* Moore (et peut-être *E. rogersi* Geyer, *cf.* «Disparitions»), ce qui, dans la région malgache, n'existe que dans les Mascareignes. Aussi, peut-être, *Princeps phorbanta nana* Oberth., (*cf.* «Disparitions»). En dehors des familles étudiées ici il faut mentionner un autre mégaendémique le *Phalanta philiberti* Joannis; il est aussi remarquable qu'on trouve dans l'île d'Astove le *Precis rhadama* Boisd. (présent aussi sur la G. C., A., May., La Réunion, Maurice, Rodrigue) sans présenter de variation géographique.

Aldabra

Il existe à Aldabra un mégaendémique remarquable : *Belenois aldabrensis* Holl., la plus petite espèce de *Belenois* (nanisme insulaire!); aussi une prospecies endémique *Colotis evanthides* Holland vicariant de *C. evanthe* Boisd. de Madagascar et de *C. etrida* Boisd. de l'Inde et de Ceylan; citons aussi des microendémiques : *Eurema floricola aldabrensis* Bernardi et *Acraea neobule legrandi* Carcasson ainsi que deux espèces de Madagascar qui se trouvent à Aldabra sans présenter de variation géographique : *Belenois grandidieri* Mab. et *Acraea ranavalona* Boisd., ce dernier présent aussi aux Comores.

On voit donc que l'on peut regrouper Aldabra, les Comores, Madagascar d'une part et les Séchelles et les Mascareignes d'autre part.

LES DISPARITIONS

Malheureusement parmi les espèces dont il vient d'être question un certain nombre constitue déjà des subfossiles, comparables aux *Aepyornis* ou au *Dronte*, les Nymphalidae disparus ayant été récemment révisés par VIETTE (1994). Il est évidemment urgent de stopper ce début de catastrophe écologique. Il s'agit de :

1. *Princeps phorbanta nana* Oberth. (Séchelles) jadis décrit d'après 2 exemplaires, peut être introduits et élevés en captivité, et en tout état de cause disparus désormais (*cf.* LEGRAND, 1965).

2. *Euploea (?) rogeri* Geyer (Séchelles) papillon quasi mythique, décrit et figuré par GEYER en 1837 d'après un exemplaire envoyé à cet auteur. On ne connaît cette espèce que d'après cette figure, l'original étant disparu. Il a aussi été considéré comme une aberration de *E. mitra* (LEGRAND, 1965). L'appartenance au genre *Euploea* a été contestée par ACKERY et VANE-WRIGHT (1984).

3. *Euploea (euphon) desjardinsi* Guérin-Méneville (Rodrigues) très probablament disparu (VIETTE, 1995).

4. *Phalanta philiberti* de Joannis, 1893 (= *Ph. seychellarum* Holland, 1895) volait encore en grand nombre en 1912, un seul exemplaire récolté en 1953, plus observé entre 1956-1960; parait donc disparu vers 1960 (LEGRAND, 1965).

5. *Salamis angustina vinsoni* Le Cerf (Maurice), disparu en 1957, tandis que *S. a. angustina* Boisd., réputé également disparu, a été « retrouvé » en 1967 par J. POURQUIE (VIETTE, 1995).

6. *Antanartia borbonica mauritiana* Manders (Maurice) disparu vers 1900 tandis que *A. b. borbonica* Oberth. (Réunion) subsiste encore (HOWARTH, 1966; WILLIAMS, 1989; VIETTE, 1995).

7. *Smerina manoro* Ward (Madagascar) parait avoir été toujours très localisé à Madagascar. Les plus récents exemplaires du Muséum de Paris ont été récoltés en 1977. A surveiller !

8. *Libythea cyniras* Trimen (Maurice), jamais retrouvé depuis sa description en 1966 d'après un exemplaire unique en mauvais état, conservé au British Museum (figuré par WILLIAMS, 1989, pl. 7). *L. ancoata* Grose-Smith, 1891, de Madagascar en serait un synonyme.

REMERCIEMENTS

Il me reste à remercier vivement Mademoiselle Nguyen Thi Hong qui a bien voulu se charger de la frappe et de la préparation du présent manuscrit ainsi que des figures qui l'accompagnent tout en mettant à ma disposition le rare ouvrage de Morishista (1977). Mes remerciements vont également à mes amis J. Pierre qui a bien voulu examiner cordialement avec moi le cas des Acraeidae malgaches, auxquels il a aplliqué les principes de l'analyse cladistique; ainsi que P. Viette qui a bien voulu me procurer plusieurs publications lépidoptériques sur cette région (DESEGAULX de NOLET, 1984; VINSON, 1938; WILLIAMS, 1989) ainsi que des tirés-à-part de ses propres travaux.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ACKERY, P. R. & R. I. VANE-WRIGHT, 1984. Milkweed butterflies, their cladistics and biology being an account of the natural history of the Danainae, a subfamily of the Lepidoptera. Depart. of the Entom. British Museum (N. H.), Hong Kong, VII+ 425 p., 262 fig., 12 color pl., 73 monochrome half-tone pl.

AUBREVILLE, A., 1975. Essais de géophylétique des Bombacées. Adansonia, ser. 2, 15 (1): 57-64.

BERNARDI, G., 1954. Révision des Pierinae de la faune malgache. Mém. Inst. Sc. Madag., E, 5 : 240-375, 141 fig., pl. 11-14

BERNARDI, G., 1954. Note sur la taxonomie de deux *Colotis* malgache. Le Naturaliste malgache, 6 (1-2):57-60, 6 fig.

BERNARDI, G., 1961. Biogéographie et spéciation des Pieridae de Madagascar et de Socotra. *In*: Colloques intern. du C. N. R. S., XCIV, Le peuplement des îles méditerrannéennes et le problème de l'insularité. Edit. du C. N. R. S. Paris : 273-281.

BERNARDI, G., 1965. Note sur la position taxonomique correcte de *Pieris mahoboides* Holland. Bull. Soc. ent. France, 70 : 31-34, 2figs.

BERNARDI, G., 1980. Les problèmes de l'espèce dans le règne animal : Les catégories taxonomiques de la systématique évolutive. Mém. Soc. Zool. France, 48 : 373-425, 11 figs.

BERNARDI, G., 1982. L'endémisme : I Généralités. Comptes Rendus Somm. Soc. Biog., 58 (2) : 61-74.

BERNARDI, G., 1983. Table ronde « Genre, Sous-genre, et groupes d'espèces ». Le genre et le sous-genre en taxonomie conventionnelle et évolutive. Bull. Soc. Zool. France, 108 (I) : 135-141.

BLANC, Ch. P., 1972. Biogeography and Ecology in Madagascar: Les Reptiles de Madagascar et des îles voisines. *In*: R. Battistini & G. Richard-Vindard (éd.), W. Junk publ., The Hague, pp. 501-614, 22 fig., 3 pl. dans le texte.

CODE INTERNATIONAL DE NOMENCLATURE ZOOLOGIQUE, 1985, W. D. L. Ride, C. W. Sabrosky, G. Bernardi, R. V. Melville (éds.) H. Charlesworth and Co. Ltd, Huddersfield, England print.

CORBET, A. S., 1943. Observations on the species of Rhopalocera common to Madagascar and the Oriental region. Trans. Ent. Soc. London, 99 : 589-607.

DESEGAULX de NOLET, A., 1984. Lépidoptères Rhopalocères, Arctiidae, Sphingidae de l'Océan Indien, Comores, Madagascar, Seychelles. Jouve édit., Paris, 80 p., 10 pl.

ELTRINGHAM, H., 1921. On the African Species of the genus *Neptis* Fabr. Trans. ent. Soc. Lond., 1922 : 532-589, pl. XX-XXV.

HANCOCK, D. C., 1983. Classsification of the Papilionidae (Lepidoptera) A phylogenetic approach. Smithersia, 2 : 1-48.

HOWARTH, T. G., 1966. Revisional Notes on the genus *Antanartia* (Lep. Nymphalidae). Bull. British Museum (N. H.), 18 (2) : 21-43, 21 fig. 5 pl.

LEGRAND, H., 1965. Lépidoptères des îles Seychelles et d'Aldabra. Mém. Mus. nat. Hist. nat., N. S., 37, (fasc. unique) : 1-210, pl. I-XVI.

MILLOT, J., 1952. La faune malgache et le mythe gondwanien. Mém. Inst. scient. Madagascar, A, 7 : 1-36, 5pl.

MILLOT, J., 1953. Le continent du Gondwana et les mèthodes de raisonnement de la biogéographie classique. Ann. Sc. nat. Zool. Biol. an., II° s., 15 : 185-219.

MORISHITA, K., 1977. The genus *Euploea* in the Orient. Acta Rhopalocerologica, 2 : 1-60, 35 pl., 38 fig.

PIERRE, J., 1992. Les Acraeidae des Comores et de Madagascar (Lepid.). L'Entomologiste, 48 (6) : 351-364, 21 cartes

PAULIAN, R., 1960. Notes d'Entomologie comorienne. I. Revista Entomol. de Moçambique, 3(2) : 271-278, 3fig.

PAULIAN, R., 1961. Faune de Madagascar: XIII. La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. Ins. Rech. Scient., Tananarive, 484 p., 122 fig., 23 pl., 3 cartes hors texte.

PAULIAN, R. & G. BERNARDI, 1951. Les *Eurema* de la région malgache. Le Natur. malg., 3:139-154, 2 fig.

PAULIAN, R. & P. VIETTE, 1968. Faune de Madagascar : XXVII. Insectes Lépidoptères. Papilionidae, ORSTOM., CNRS., Paris, 97 p. 33 fig., 19 pl.

PRYER, H., 1886. Rhopalocera Nihonica (1e partie), 18 p. (en japonais).

TALBOT, G., 1932. *Lepidopterorum Catalogus*, pars 53, Pieridae, 320 p.

STEMPFFER, H., 1942. Contribution à l'étude des Lycaenidae de la faune éthiopienne. Ann. Soc. entomol. de France, 111 : 117-134, 4 fig.

TURLIN, B., 1993-1995. Faune lépidoptérologique de l'Archipel des Comores (Océan Indien) Rhopalocères, Lambillionea, 93, (1) : 345-361, 12 fig., 1993 ; 94, 1 (2) : 81-94, 7+6+22+7 fig., 1994 ; 94 ,2 (1) : 189-200, 4+9+23 fig., 1994 ; 94, 3 (2) : 372-388, 25+8+12 fig., 1994 ; 94, 4 (2) : 591-601, 8+6+4 fig., 1994 ; 95, 2 (1) : 197-210, 23+21+8 fig., 1995.

VIETTE, P., 1957. La faune entomologique de l'île de la Réunion : Lépidoptères (excepté les Tordeuses et les Géomètres). Mém. Ins. Scient. Madag., (E), 8 : 137-226.

VIETTE, P., 1961. Les Lépidoptères Rhopalocères de Madagascar : Biogéographie et répartition. Bull. Soc. Zool. France, 85 (5-6) : 353-360.

VIETTE, P., 1994. Notes sur quelques espèces de Rhopalocères de l'archipel des Mascareignes appartenant aux genres *Antanartia*, *Salamis*, *Danaus*, et *Euploea* (Lep. Nymphalidae). Bull. Soc. ent. France, 99 : 517-524.

VINSON, J., 1938. Catalogue of the Lepidoptera of the Mascarene Islands. Mauritius Inst. Bull., 1(4) : 1-69.

WILLIAMS, J. R., 1989. Butterflies of Mauritius, Precigraph Ltd ed., Paille. Mauritius, 26 p., pl. I-VII.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 507-516

ETUDE PRELIMINAIRE DE LA DISTRIBUTION DES INSECTES LOTIQUES A MADAGASCAR (EXEMPLES DES TRICHOPTERES PHILOPOTAMIDAE ET DIPTERES SIMULIIDAE)

François-Marie GIBON & Jean-Marc ELOUARD

Laboratoire de Recherches sur les Systèmes aquatiques et leur Environnement. (LRSAE) C.N.R.E.[1] */ ORSTOM,*[2] *B.P. 434 Antananarivo,* MADAGASCAR

ABSTRACT.- Data on the geographical distributions within Madagascar of the species belonging to two familes of freshwater insects (Trichoptera: Philopotmiae, and Diptera: Simuliidae) are presented and analysed. Some of the main biogeographical characteristics of these terrestrial groups are pointed out, as well as the effects of deforestation.

KEY-WORDS.- Simuliidae, Philopotamidae, Aquatic environments, Biogeography, Bioma, Specific richness

RESUME.- Les données sur la répartition géographique à Madagascar des espèces appartenant à deux familles d'insectes dulçaquicoles (Trichoptera Philopotamidae, Diptera Simuliidae) sont exposées et analysées. Certains des grands traits de la biogéographie des groupes terrestres sont à nouveau mis en évidence, ainsi que les effets de la déforestation.

MOTS-CLES.- Simuliidae, Philopotamidae, Milieux aquatiques, Biogéographie, Biome, Richesse spécifique

INTRODUCTION

Le C.N.R.E. et L'ORSTOM mettent en oeuvre un programme de recherche sur la biodiversité et la biotypologie des eaux continentales malgaches[3]. L'inventaire est loin d'être achevé, en particulier dans le nord-est de l'île, l'étude taxinomique est encore en cours; néanmoins les travaux sont suffisamment avancés pour permettre de dégager les grands traits de la répartition des espèces.

METHODES

L'échantillonnage des Simulies (moka fohy en malgache) se fait par récolte manuelle des nymphes et des larves colonisant les différents substrats immergés dans le courant : rochers, feuilles et tiges, racines. Il porte sur 363 stations réparties pour

[1] C.N.R.E : Centre National de la Recherche sur l'Environnement
[2] ORSTOM : Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération
[3]Ce programme bénéficie d'un financement du Fonds d'Aide et de Coopération du Ministère français de la Coopération.

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

majorité dans les zones centrales et sud de l'île (Fig.1). D'une manière générale, les Simulies ne sont pas abondantes à Madagascar et de nombreux sites d'eau courante en sont dépourvus, ce qui contraste avec nos observations en Afrique continentale. L'échantillonage des Trichoptères se fait par piégeage lumineux des adultes. L'étude des adultes est, en l'état actuel des connaissances, la seule manière de les identifier spécifiquement. Les récoltes ont été réalisées sur 320 stations, réparties grosso modo dans les mêmes régions que celles des Simulies.

Certaines descriptions de Simulies sont en cours de publication (ELOUARD *et al.*, sous presse), les autres le seront en 1996; aussi les noms utilisés sont-ils ceux qui seront proposés à la publication. Pour les Philopotamidae, nous avons conservé le code-espèce du L.R.S.A.E. (Antananarivo) où tout le matériel est actuellement déposé.

LISTE ET RICHESSE SPECIFIQUE

Dix sept espèces de Simulies sont actuellement connues de Madagascar ce qui est peu eu égard aux 90 espèces africaines (MEILLON, 1951; GRENIER & DOUCET, 1949; GRENIER & GRJEBINE, 1963; GRENIER & BRUHNES, 1972). Ce sont: *Simulium adersi* Pomeroy, 1921, *S. alcocki* Pomeroy, 1922, *S. ambositrae* Grenier & Grjébine, 1958, *S. buckleyi* de Meillon, 1944, *S. gyas* de Meillon, 1951, *S. imerinae* Roubaud, 1906, *S. impukane* de Meillon, 1936, *S. iphias* de Meillon, 1951, *S. katangae* Fain, 1951, *S. milloti* Grenier & Doucet, 1949, *S. neireti* Roubaud, 1905, *S. pauliani* Grenier & Doucet, 1949, *S. pentaceros* Grenier, 1972, *S. ruficorne* Macquart, 1838, *S. starmuhlneri* Grenier & Grjebine, 1963, *S. tolongoinae* Grenier, 1972, *S. unicornutum* Pomeroy, 1920. Huit autres espèces ont été découvertes au cours de ce travail. Il s'agit de: *Simulium borunicornutum* LRSAE, *S. brunhesi* ELOUARD & RANAIVOHARINDRIAKA (sous-presse), *S. metecontae* ELOUARD & PILAKA (sous presse), *S. philipponi* LRSAE, *S. phluktainae* LRSAE, *S. phoretique* LRSAE, *S. pseudounicornutum* LRSAE, *S. quilleverei* LRSAE. A ces espèces confirmées s'ajoutent un certain nombre de formes qui constituent soit des espèces à part entière, soit des variétés géographiques. Des études sont en cours pour préciser leur statut. Il s'agit de deux formes de *S. impukane* et de huit formes de *S. iphias*. *S. unicornutum* pourrait également, comme en Afrique continentale, recouvrir plusieurs espèces affines ou des variations régionales voire des écotypes.

Trois Philopotamidae étaient, jusqu'à présent, connus de la Grande Ile. *Chimarra lacroixi* Navas, 1921 (décrit à partir d'une femelle unique, qu'il sera difficile d'identifier à nouveau), *Paulianodes tsaratananae* Ross, 1956 et *Wormaldia pauliani* Ross, 1956, toutes deux provenant du massif du Tsaratanana. Trente quatre espèces de *Chimarra* sont présentes dans l'ancienne collection de l'I.R.S.M. (OLAH, comm. pers.). Elles sont actuellement en cours d'étude par J. OLAH qui nous a communiqué les résultats de ses travaux. Ceci nous a permis d'identifier dix sept de ces espèces parmi les captures du L.R.S.A.E.; celles qui n'ont pas été recapturées sont majoritairement originaires des zones septentrionales de l'île dans lesquelles nous avons très peu travaillé : Tsaratanana, Marojezy, Sambirano, Masoala, régions de Maroantsetra et de Mananara-nord (voir Fig. 1). L'ensemble des captures réalisées par le L.R.S.A.E. a permis, en outre, la découverte de quarante quatre espèces supplémentaires appartenant aux genres suivants : *Paulianodes* dix espèces, *Dolophilodes* trois espèces, *Wormaldia* trois espèces, *Chimarra* vingt huit espèces. Les études taxinomiques sont en cours ; il apparaît déjà que la majorité de ces espèces sont nouvelles pour la science et endémiques. On peut remarquer la présence à Madagascar de *Chimarra dybowskina* Navas, 1931, largement

répandue sur le continent africain. Ceci permet de donner une estimation minimale de la faune malgache de Philopotamidae : soixante seize espèces réparties de la manière suivante : *Paulianodes* onze espèces, *Dolophilodes* trois espèces, *Wormaldia* quatre espèces et *Chimarra* cinquante huit espèces.

RESULTATS

1. Diptères Simuliidae

Cinq espèces présentent une large aire de distribution associée à une occurrence relativement élevée. Il s'agit de *S. adersi* (Fig. 2), *S. unicornutum* (Fig. 5), S. *ruficorne* (Fig. 6), *S. imerinae* (Fig. 3) et *S. gyas* (Fig. 4). Les trois premières sont largement répandues en Afrique depuis l'Ouest jusqu'au Sud du continent. *S. ruficorne* est également présente dans certaines îles voisines (Maurice et Réunion). Leur écologie à Madagascar est la même que sur le continent : elles préfèrent les rivières de savanes aux vitesses de courant moyennes (0,40 à 0,80 ms^{-1}). *S. adersi* et *S. unicornutum* se cantonnent aux hautes terres et aux zones de piedmont de l'Ouest, elles pénètrent également à l'Est dans les zones déboisées. *S. ruficorne* préfère les eaux plus chaudes du Sud malgache. En Afrique, cette espèce est fréquemment trouvée dans les oasis. *S. imerinae* et *S. gyas* sont endémiques. La première vit dans les grandes rivières des Hautes-Terres, la seconde est strictement inféodée aux zones forestières. De ce groupe a été exclue *S. iphias,* l'espèce la plus répandue à Madagascar (Fig. 10), car les travaux en cours montrent que ce nom recouvre plusieurs espèces voisines aux distributions distinctes. Les espèces à distribution restreinte sont toutes endémiques. Elles se rencontrent, sur les hauts cours des bassins de l'Ouest et du Sud, dans les zones forestières de l'Est ou sur les massifs montagneux. Espèces localisées aux zones forestières : *S. pentaceros* (Fig. 9), *S. metecontae* (Fig. 6), *S. pauliani* (Fig. 8), *S. neireti, S. ambositrae.* Espèces à distribution restreinte et localisées à l'intérieur des zones de savanes de l'Ouest ou du Sud : *S. tolongoinae* (Fig. 7), *S. phoretique,* (Fig. 7), *S. philipponi* (Fig. 7), *S. milloti,* (Fig. 6), *S. borunicornutum* (Fig. 8). Espèces à distribution restreinte et localisées à l'intérieur des zones de savanes de l'Est : *S. pseudounicornutum, S. phluktainae* (Fig. 8). Enfin, un certain nombre d'espèces possèdent une distribution discrète. Elles sont rares mais leur aire de distribution est relativement étendue. Il s'agit de *S. alcocki* (Fig. 12), *S. brunhesi* (Fig.9), *S. starmuhlneri* (Fig. 11), *S. quilleverei* (Fig. 8), *S. impukane* (Fig. 12).

2. Trichoptères Philopotamidae

Si l'on examine l'ensemble des cartes de répartition, l'élément principal à prendre en compte est, très classiquement, l'opposition versant occidental / versant oriental.

A l'Ouest et sur les Hautes Terres centrales, les espèces sont peu nombreuses, seul le genre *Chimarra* est présent. Une douzaine d'espèces peuplent les rivières depuis les conditions « sahéliennes » du Sud/Sud-ouest où l'on rencontre essentiellement *Chimarra* sp. AH (Fig. 13) et *C.* sp. AI (Fig. 14), jusqu'aux petits affluents des hautes altitudes

(vers 2 000 m sur le versant occidental du massif de l'Andringitra) où vit *C.* sp. I (Fig. 16). Les eaux plus froides des Hautes Terres sont plus riches que les zones côtières. Les espèces sont, pour la plupart, largement répandues, la plupart du Nord au Sud de l'île comme *C.* sp. AH, *C.* sp. AI, *C.* sp. A (Fig. 18),*C.* sp. C (Fig. 15) ou *C. dybowskina* (Fig. 17).

A l'Est, la situation est plus contrastée, les données permettent de distinguer, de manière immédiate, les zones de savanes déforestées, situées majoritairement sur la plaine littorale et les premiers contreforts, des zones de forêts primaires ou de forêts secondaires peu dégradées généralement associées aux zones les plus élevées ou les plus accidentées.

Dans les régions déforestées, dominent les espèces du versant occidental et des Hautes Terres. Ainsi *C.* sp. AK (Fig. 16) et *C. dybowskina*, qui dans le massif de l'Isalo sont caractéristiques des sources et des petits torrents qui coulent dans les forêts galeries, sont également les espèces du Mangoro large cours d'eau qui draine les zones de culture de la région de Moramanga. *C.* sp. AH, l'espèce dominante du Sud-Ouest, a été également capturée dans les secteurs aval des bassins de la Namorona et du Rianila.

Les zones forestières, en revanche, offrent une faune totalement différente. Les genres *Wormaldia*, *Dolophilodes* et *Paulianodes* y sont strictement cantonés et les *Chimarra* sont représentés par des espèces caractéristiques. Contrairement aux milieux ouverts, la distribution des espèces y est généralement restreinte. Les *Paulianodes* offrent un exemple particulièrement net : les espèces sont strictement inféodées aux forêts primaires comme on peut le voir sur la figure 19, qui présente la répartition connue du genre; elles se succèdent du Nord au Sud de l'île sur le versant oriental. Chaque région ne paraît pas en héberger plus de deux ou trois : trois sur le massif d'Andohahela, deux sur le massif de l'Andringitra, une dans l'Ankaratra, une dans la région d'Andasibe, une sur le massif du Tsaratanana et deux sur la Montagne d'Ambre. Il en est de même pour les *Wormaldia* (une espèce dans le Tsaratanana, deux dans le parc de Ranomafana, une à Andohahela) et les *Dolophilodes* (deux espèces dans l'Andringitra, une à Andohahela). Si les *Chimarra* ont parfois des aires de répartition plus grandes, aucune espèce ne colonise l'ensemble des forêts orientales. Les formes qui habitent les forêts primaires présentent généralement un endémisme régional comme par exemple : *Chimarra* sp. AL et *C.* sp. AM (Fig. 20) ou *C.* sp.AA, C. sp. L, *C.* sp. O et *C.* sp. AJ (Fig. 21).

DISCUSSION

Nous retrouvons pour expliquer la répartition de la biodiversité des insectes lotiques, deux éléments déterminants, l'altitude et l'opposition partie occidentale / partie orientale. Il y a, quelle que soit la région, une zonation altitudinale (voir pour les espèces de l'Andringitra, GIBON *et al.*, sous-presse). Cette zonation est principalement liée à la température, mais de nombreux autres facteurs interviennent également (MALICKY & CHANTARAMONGKOL, 1993). Il en résulte l'existence d'espèces dont la distribution est limitée à un (*S. metecontae* sur l'Andringitra, *S.* groupe *iphias* forme à huit filaments sur l'Ankaratra, *S. neireti* et *S. phluktainae* sur la Montagne d'Ambre) ou à plusieurs sommets (*Chimarra* sp. Ao du Tsaratanana, OLAH comm. pers., que nous avons recapturé sur l'Ankaratra, la plupart des *Paulianodes* etc.).

L'Ouest est pauvre en espèces, l'Est très riche. Cette situation s'explique par des raisons morphologiques, les grandes rivières de l'Ouest (courant faible, fonds sableux, végétation rivulaire réduite à une bordure de *Phragmites*, grande turbidité moindre richesse en matières organiques...) sont moins favorables aux insectes lotiques que les nombreux torrents accidentés de la zone orientale. Elle s'explique également par les conditions climatiques : l'Est est plus humide, mais surtout les milieux aquatiques y sont plus nombreux, plus denses et plus stables, peu ou non sujets aux assèchements temporaires; enfin les eaux sont plus claires et souvent plus fraîches et mieux oxygénées (pour une synthèse des données hydrologiques malgaches, voir CHAPERON *et al.*, 1993).

Ces conditions physico-chimiques dépendent pour une grande part de la nature de la couverture végétale située autour et en amont du cours d'eau. Ce facteur, qui influe également sur la nature et la quantité des ressources trophiques, est un élément déterminant de la répartition des insectes lotiques (particulièrement en zone tropicale : voir le cas des *Cheumatopsyche* et des *Chimarra* de Côte d'Ivoire (STATZNER, 1984; GIBON, 1985). Il semble, à Madagascar, que la plupart des espèces qui se rencontrent en forêt primaire, ne lui survivent pas. Elles sont remplacées, dans les formations secondaires ou les zones déboisées, par les espèces qui peuplent les Hautes Terres ou les forêts sèches de l'Ouest.

Enfin, ces phénomènes n'expliquent pas toutes les distributions observées. La présence limitée à certaines zones de savane des hauts plateaux de *S. milloti*, de *S. phoretique*, et de *S. borunicornutum* est, par exemple, difficile à expliquer. D'autres espèces colonisant des savanes de l'Est, ont une aire de distribution localisée (*S. phluktainae*, *S. unicornutum*). Une telle observation tendrait à prouver que des savanes ont toujours existé à l'Est, même si leur extension fut beaucoup plus restreinte qu'elle ne l'est aujourd'hui. Le fait que, malgré l'extension des milieux ouverts, ces espèces restent localisées, laisserait penser que ces savanes originelles ont des caractéristiques qui les différencient des savanes obtenues par déboisement. Rappelons que les simulies possèdent de grandes capacités voilières. Ainsi, des distances de vol de plus de 500 km ont été mises en évidence pour *Simulium damnosum s.l.*, lors de la phase de colonisation qui suit la montée de la mousson, en Afrique de l'Ouest. Plus modestement, les distances de vol effectuées lors de la recherche de nourriture par les femelles hématophages peuvent atteindre une trentaine de kilomètres. De ce fait, les migrations entre bassins versants sont aisées, ces derniers ne peuvent pas être considérés comme des « îles ». Les distributions micro-endémiques de certaines Simulies à Madagascar ne sont donc pas liées à leur capacité voilière. Il faut rechercher soit dans la disponibilité de la nourriture des adultes, soit dans les préférendums physico-chimiques des stades préimaginaux, les causes d'une distribution très localisée. Les femelles hématophages de certaines espèces ont souvent des préférences alimentaires strictes (Reptiles, Oiseaux, Batraciens ou Mammifères). Peu de données existent sur les régimes alimentaires des Simulies malgaches. Seules les espèces anthropophiles sont connues : *S. imerinae* et les espèces du groupe *S. iphias*. Dans ces deux cas, au moins, les exigences des larves constituent sans doute le facteur limitant les répartitions. Pour les autres espèces, nous ne pouvons que rester au stade de l'hypothèse.

CONCLUSION

L'étude de ces deux familles d'insectes lotiques fait apparaître des forêts orientales humides riches en espèces à répartition limitée. Alors qu'à l'Ouest, les cours d'eau des forêts sèches et des savanes sont plus pauvres et peuplés d'espèces à vaste répartition. La déforestation sur la côte est s'accompagne d'une colonisation du réseau hydrographique par les espèces occidentales. Il est probable que la stabilité et l'ancienneté des forêts primaires sont plus favorables à la spéciation et à l'apparition d'espèces localisées; alors que les alternances continuelles de disparition / recolonisation des milieux temporaires sont plus favorables à des espèces à fortes capacités de dispersion et à vastes répartitions. Ces études écologiques demandent à être complétées par des travaux de phylogénie; les quelques éléments dont nous disposons (ROSS, 1956) indiquent que les éléments les plus anciens et les plus originaux de la faune malgache (le genre *Paulianodes)* sont ceux liés aux forêts primaires. Parallèlement les espèces communes avec le continent africain (*e.g.*, *Chimarra dybowskina, Simulium adersi*) habitent des milieux plus ouverts et plus secs.

Enfin, quelques exceptions, en particulier chez les Simulies, indiquent que d'autres facteurs sont susceptibles d'intervenir sur la distribution des insectes aquatiques (le régime alimentaire d'adultes hématophages, par exemple).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CHAPERON, P., J. DANLOUX & L. FERRY, 1993. Fleuves et rivières de Madagascar. Orstom Ed., Paris, 874 p.

ELOUARD J.-M., T.P. PILAKA & F. RANAIVOHARINDRIAKA (sous presse). *Simulium metecontae* et *S. brunhesi* (Diptera : Simuliidae), two new species of the Réserve Naturelle Intégrale de l'Andringitra. *In*: S. M. Goodman (ed.), A floral and faunal inventory of the eastern side of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar, with reference to elevational variation. Fieldiana, Chicago.

GIBON, F.-M., 1985. Recherches sur les Trichoptères d'Afrique occidentale. 3 Philopotamidae de Côte d'Ivoire. Rev. Hydrobiol. Trop., 18 (1): 23-30.

GIBON, F.-M., J.-M. ELOUARD & M. SARTORI (sous presse). Spatial distribution of some aquatic insects in the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar. *In*: S. M. Goodman (ed.), A floral and faunal inventory of the eastern side of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar, with reference to elevational variation. Fieldiana, Chicago.

GRENIER P., J. DOUCET, 1949. Simulies de Madagascar. Mém. Inst. sci. Madag., 3: 301-323.

GRENIER P. & A. GRJEBINE, 1963. Une Simulie nouvelle de Madagascar. Bull. Soc. Path. exot., 56: 1055-1062.

GRENIER P. & J. BRUHNES, 1972 - Simulies (Diptera, Simuliidae) de Madagascar : *Simulium tolongoinae* n. sp., *Simulium milloti* Grenier et Doucet, *Simulium pentaceros* n. sp. Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. Parasitol., 10 (1): 69-75.

MALICKY, H. & P. CHANTARAMONGKOL, 1993. The altitudinal distribution of Trichoptera species in Mae Klang catchment on Doi Inthanon, northern Thaïland : stream zonation and cool- and warm- adapted groups. Rev. Hydrobiol. Trop., 26 (4): 279-291.

MEILLON, B., 1951. Madagascan Simuliidae. Mém. Inst. sci. Madag., 5: 7-77.

ROSS, H., 1956. Evolution and classification of the mountain caddisflies. The University of Illinois Press, Urbana, 213p.

STATZNER, B., 1984. Keys to adult and immature Hydropsychinae in the Ivory Coast (West Africa) with notes on their taxonomy and distribution. Spixiana, 7 (1): 23-50.

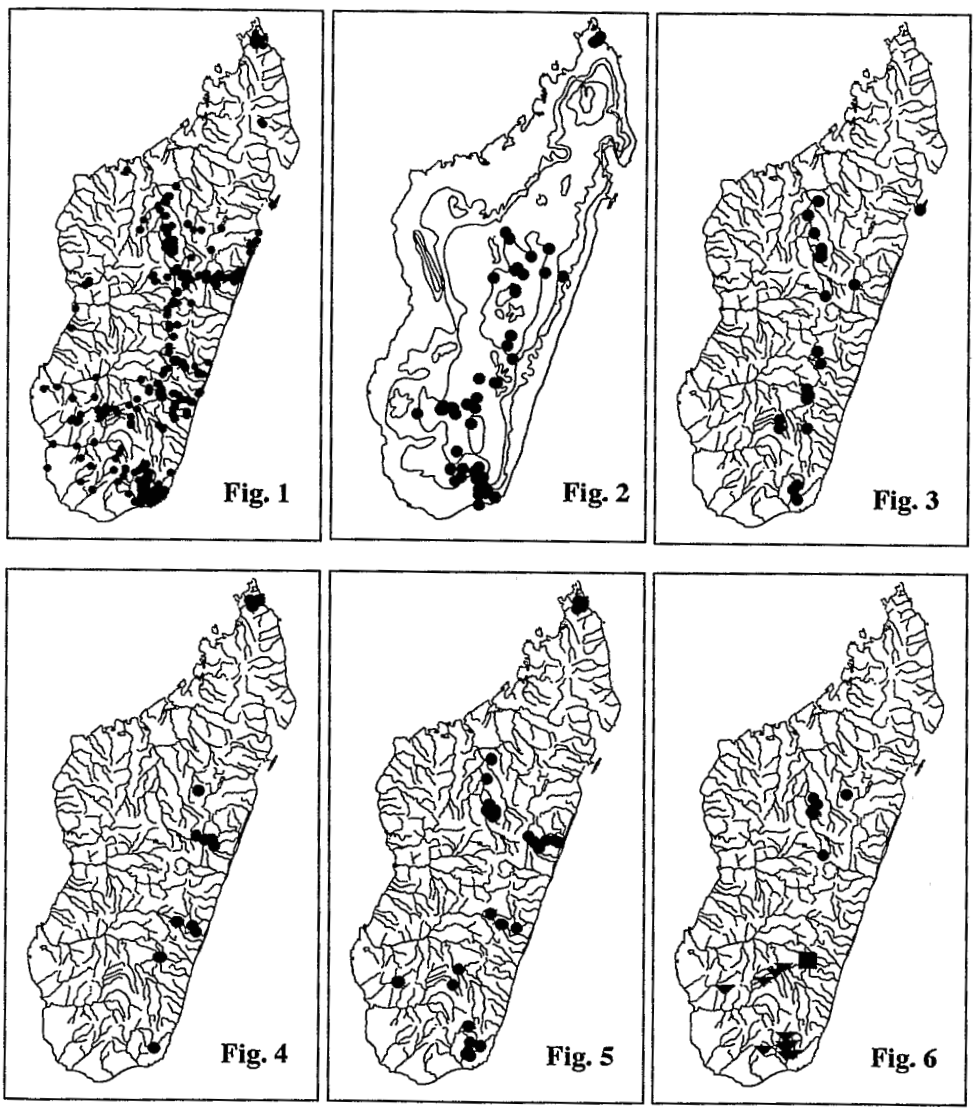
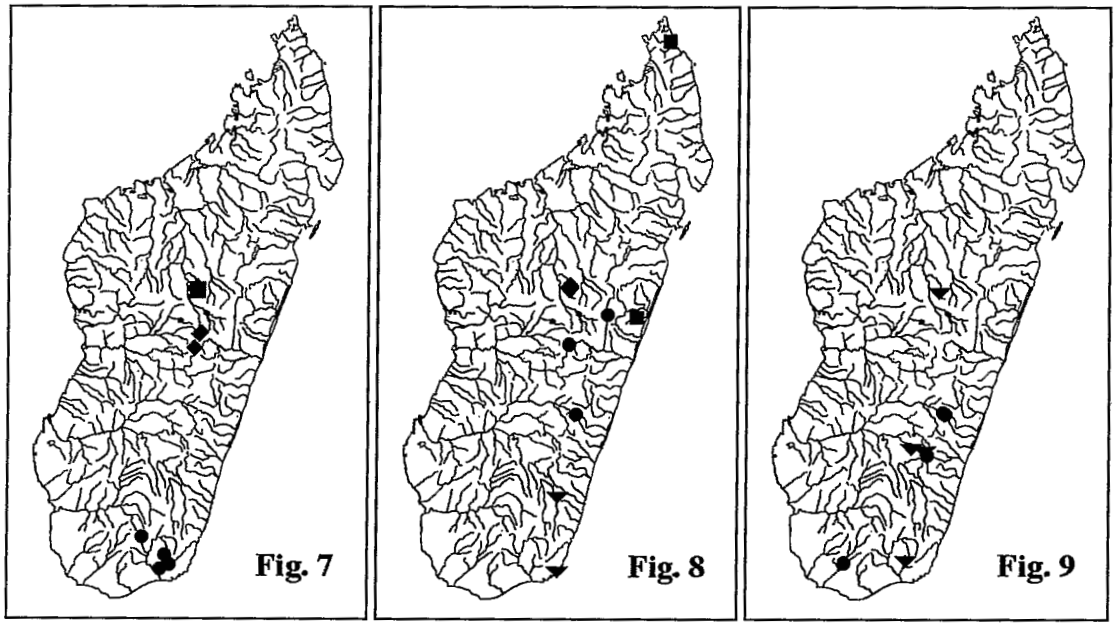


Fig.1 : ● Stations échantillonnées sur réseau hydrographique, Fig.2 : ● *Simulium adersi* sur carte du relief , Fig.3 : ● *S. imerinae,* Fig.4 : ● *S. gyas,* Fig.5 : ● *S. unicornutum,* Fig.6 : ■ *S. metecontae,* ● *S. milloti,* ▼ *S. ruficorne.*



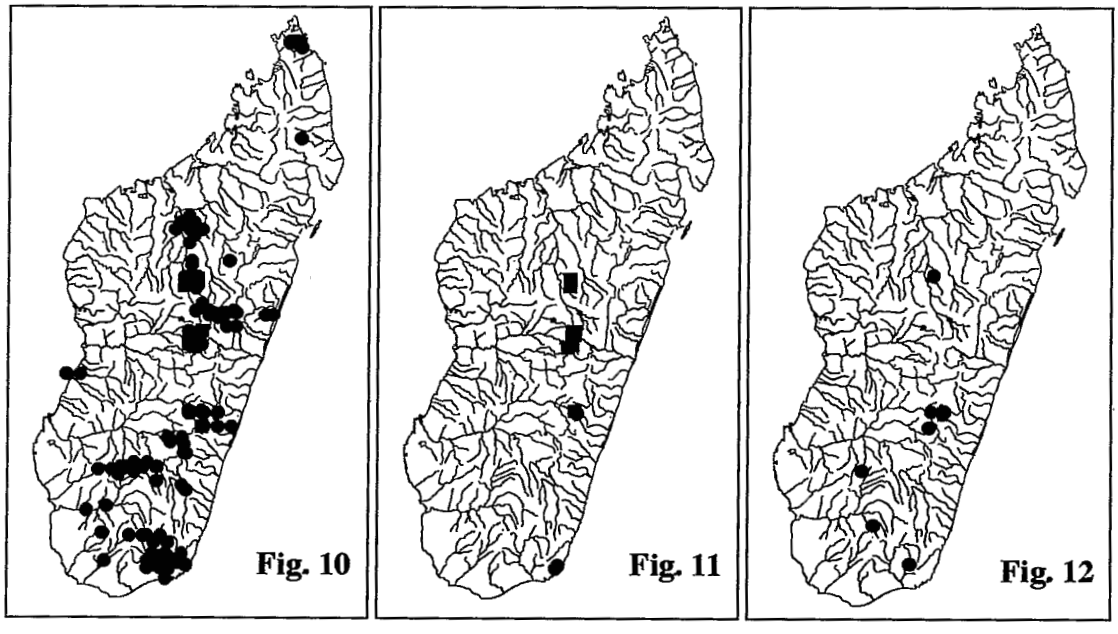


Fig.7 : ● *Simulium "philipponi"*, ■ *S. "phorétique"*, ◆ *S. tolongoinae*, Fig.8 : ◆ *S. "borunicornutum"*, ● *S. pauliani*, ■ *S. "phluktainae"*, ▼ *S. "quilleverei"*, Fig.9 : ▼ *S. brunhesi*, ● *S. pentaceros*, Fig.10 : ● Groupe *S. iphias*, Fig.11 : ● *S. alcocki*, ■ *S. starmuhlneri*, Fig.12 : ● *S. impukane*.

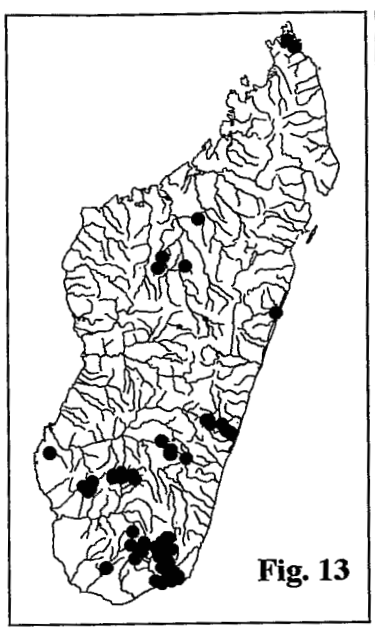


Fig. 13

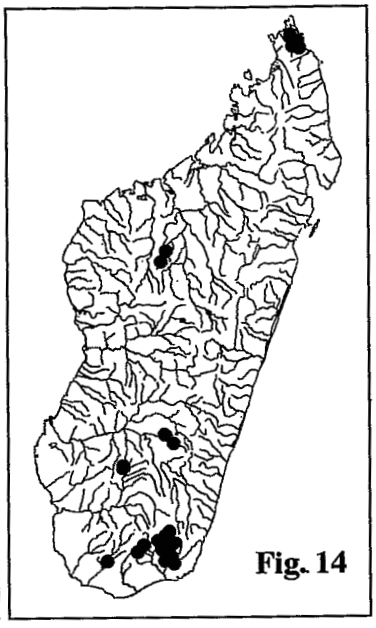


Fig. 14

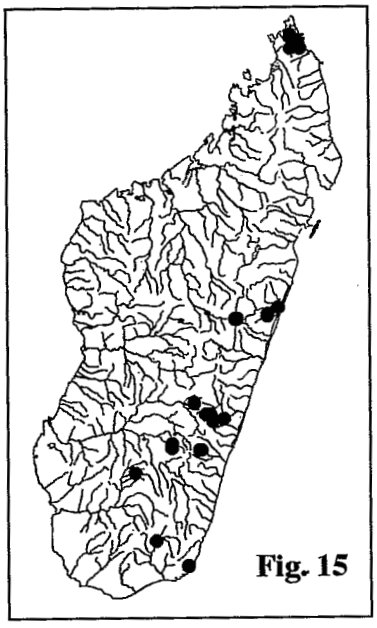


Fig. 15

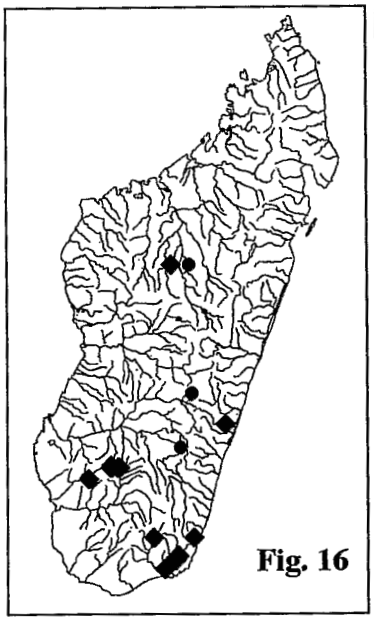


Fig. 16

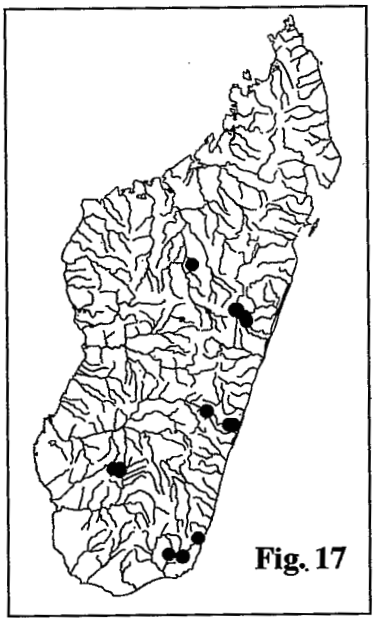


Fig. 17

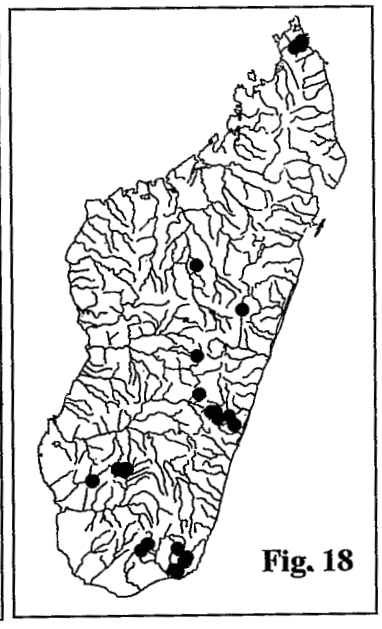


Fig. 18

Fig. 13 :● *Chimarra sp. AH,* Fig. 14 :● *C. sp. AI,* Fig. 15 :● *C. sp. C,*
Fig. 16 :● *C. sp. I,* ◆ *C. sp. AK,* Fig. 17 :● *C. dybowskina,*
Fig. 18 : ● *C. sp. A.*

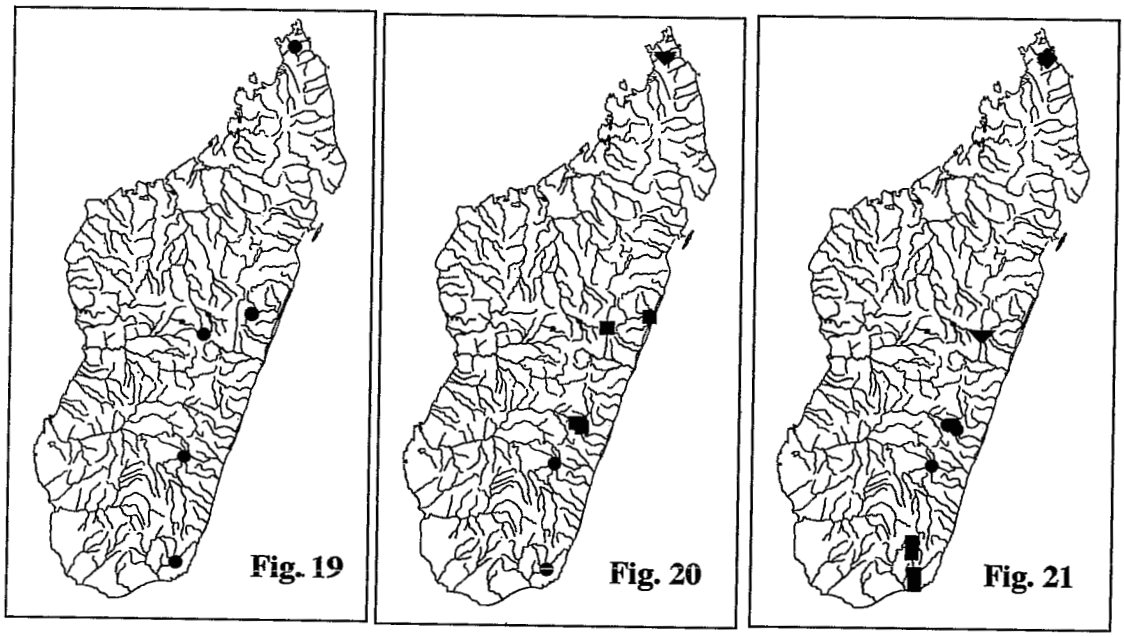


Fig. 19 : ● *Paulianodes spp.*
Fig. 20 : ● *Dolophilodes spp.*, ■ *Chimarra sp. AL*, ▼ *C. sp. AM*,
Fig. 21: ◆ *Chimarra sp. AA*, ● *C. sp. L*, ■ *C. sp. O, C. sp. AJ*

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 517-522

COMPORTEMENT DE BUTINAGE D'*APIS MELLIFERA* VAR. *UNICOLOR* (HYMENOPTERA, APIDAE) DANS DIVERS BIOTOPES

Zanajaoarimanana RALALAHARISOA-RAMAMONJISOA [1], Hélène RALIMANANA[1] & Danielle LOBREAU-CALLEN [2]

[1] *Laboratoire de Botanique, Université d'Antananarivo, B.P. 906, Antananarivo,* MADAGASCAR

[2] *CNRS et EPHE, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16 rue de Buffon, 75 005 Paris,* FRANCE

ABSTRACT.- Preliminary remarks are presented on the foraging behaviour of two ecotypes of *Apis mellifera* var. *unicolor* (Hymenoptera, Apidae) occurring in different biotopes. Analysis of pollen spectra of honey at various altitudes and biotopes of Madagascar shows that foraging behaviour is primarily linked to different vegetation types, rather than to any differentiation between the two ecotypes.

KEY-WORDS.- Madagascar, *Apis mellifera* var. *unicolor*, Melissopalynology, Foraging behaviour, Bee-ecotypes

RESUME.- L'étude du butinage des deux écotypes de la variété *Apis mellifera* var. *unicolor* est abordée par l'analyse des spectres polliniques de miels provenant de plusieurs régions d'altitudes et de biotopes très différents de Madagascar. Ce comportement paraît être lié plutôt aux différents types de végétation, qu'à la différenciation des deux écotypes d'abeilles.

MOTS CLES.- Madagascar, *Apis mellifera* var. *unicolor*, Melissopalynologie, Butinage, Ecotypes d'abeilles

INTRODUCTION

L'apiculture à Madagascar est une activité traditionnelle. L'abeille *Apis mellifera* var. *unicolor* y est endémique et n'a été introduite qu'au XVII ème siècle dans les Iles des Mascareignes où le genre n'était pas du tout représenté (TRIBE, 1987; CRANE, 1990). A Madagascar, elle occupe tous les milieux, quel que soit le climat, sec ou humide, en altitude ou en plaine, dans lesquels le miel est régulièrement récolté. Cependant, le comportement de butinage de ces insectes est actuellement mal connu malgré les analyses polliniques du miel de quelques sites des Hauts-Plateaux qui révèlent une relative hétérogénéité dans leur composition florale (VORWOHL; 1981, RALALAHARISOA-RAMAMONJISOA, 1992). Comme en Afrique tropicale (LOBREAU-CALLEN & DAMBLON, 1994), quelle que soit la saison, la succession des flores visitées et l'attractivité particulière des fleurs des espèces autochtones par rapport à celles introduites a été mises en évidence (RALALAHARISOA-RAMAMONJISOA, 1992). HEPBURN et RADLOFF (1995) ont également noté l'existence d'une corrélation entre le cycle biologique de l'abeille et la floraison globale annuelle des plantes mélittophiles situées à proximité des essaims.

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de L'ORSTOM, Paris

Apis mellifera var. *unicolor* a une couleur foncée uniforme et présente une faible pilosité sur tout le corps (RUTTNER, 1975). Les ouvrières de cette variété d'abeille sont parmi les plus petites du genre alors qu'au contraire le mâle a de relativement grandes dimensions (RUTTNER, 1987). La variété *unicolor* présente deux écotypes, l'un d'altitude sur les hauts-plateaux et l'autre de régions côtières, à comportement plus agressif (DOUHET, 1965; RAZAFINDRAKOTO, 1972 ; CHANDLER, 1975; RUTTNER, 1987). Lorsque les ressources nectarifères et pollenifères sont en quantités suffisantes, le premier type constitue de relativement gros essaims sédentaires alors que le second forme des colonies plus petites, très facilement migratrices. Par ailleurs, ce dernier accumule des réserves en quantité moindre (RALALAHARISOA-RAMAMONJISOA, obs. pers.).

Afin de mieux cerner le comportement de butinage de ces deux types d'abeilles, une étude des spectres polliniques de miels provenant de divers biotopes malgaches a été entreprise.

MATÉRIEL ET METHODES

Parmi les six échantillons étudiés, seul celui de Manjakandriana provient d'un élevage traditionnel; les cinq autres ont été récoltés sur des essaims sauvages.

Cinq miels ont été prélevés à la fin de la saison sèche ou au début de celle des pluies, juste après les grandes miellées des arbres et des arbustes au moment où les réserves alimentaires de l'abeille sont les plus abondantes. Le sixième échantillon qui provient de la savane de Port-Bergé, a été récolté plus tardivement pendant la saison des pluies.

A- Echantillons de l'écotype de l'abeille des Hauts-Plateaux en provenance (Planche 1):

1- des « Formations du Centre », à *Aristida rufescens*, et fortement anthropisées (miel des environs de Manjakandriana à 1350 m d'alt., récolté en septembre) ;

2- des lambeaux forestiers humides à *Tambourissa* et *Weinmannia* et des plateaux du Tampoketsa à *Symphonia*, (miel de la station forestière de Manankazo, à 1500 m d'alt., récolté en mai);

3- de la zone intermédiaire à forêt dense ombrophile, située dans les vallées et à forêt humide de montagne sur les hauteurs à Ranomafana (nid situé en forêt de montagne, à 1100 m d'alt. et récolté en mars).

B- Echantillons de l'écotype de l'abeille côtière en provenance (Planche. 1):

4- de la forêt dense sèche de l'Ouest à *Dalbergia*, *Stereospermum euphorioides* avec prédominance des Euphorbiaceae et Leguminosae dans la strate arbustive (miel de Port-Bergé, à 350 m d'alt., récolté en octobre);

5- des fourrés épineux (= bush) à Didiereaceae et Euphorbiaceae (miel des environs de Betioky, à 250 m d'alt., récolté en janvier);

6- de la savane sèche à proximité des villages incluse dans la forêt dense sèche (miel de Port-Bergé à 350 m d'alt., récolté en novembre).

Aucun échantillon en provenance des régions cotières du domaine forestier humide de l'Est (KOECHLIN *et al.*, 1974; WHITE, 1983) n'a pu être étudié.

Les pollens ont été extraits puis acétolysés suivant les méthodes classiques de mélissopalynologie (LOUVEAUX *et al.*, 1978). Les comptages de pollen ont été effectués selon la méthode préconisée par VERGERON (1964) et portent sur 1200 grains environ, à l'exception des miels d'*Eucalyptus* où il a été nécessaire de compter 2500 grains pour faire ressortir la diversité de la flore locale butinée (miel de Manjakandriana). Les résultats sont exprimés en pourcentages relatifs par rapport au nombre total de pollens.

RÉSULTATS

Les résultats sont représentés dans cinq diagrammes (Figs. 2 à 6) qui ne tiennent compte que des taxons figurant en pourcentages significatifs (supérieurs à 1 %).

ECOTYPE DE L'ABEILLE DES HAUTS PLATEAUX

1- Dans la région de Manjakandriana (12 taxons identifiés au total) : les pollens d'*Eucalyptus* dominent dans le spectre; ceux de quelques espèces arbustives autochtones, *Aphloia theaeformis*, (Flacourtiaceae), *Philippia* sp. (Ericaceae), Asteraceae (cf *Psiadia altissima*) y sont également représentés de manière significative (Fig. 2).

2- A la station forestière de Manankazo, le miel composé d'un total de 31 taxons, est caractérisé par l'abondance de pollens des arbres et lianes de la canopée avec *Bathiorhamnus* (Rhamanaceae), *Leptolaena* (Sarcolaenaceae), *Myrica* (Myricaceae), *Sterculia* (Sterculiaceae), *Weinmannia* (Cunoniaceae) ou des arbres et arbustes de lisière comme *Kaliphora madagascariensis* (Escaloniaceae), *Rhus taratana* (Anacardiaceae), *Smithia chamaechristia* (Papilionoideae) des lambeaux forestiers (Fig. 3).

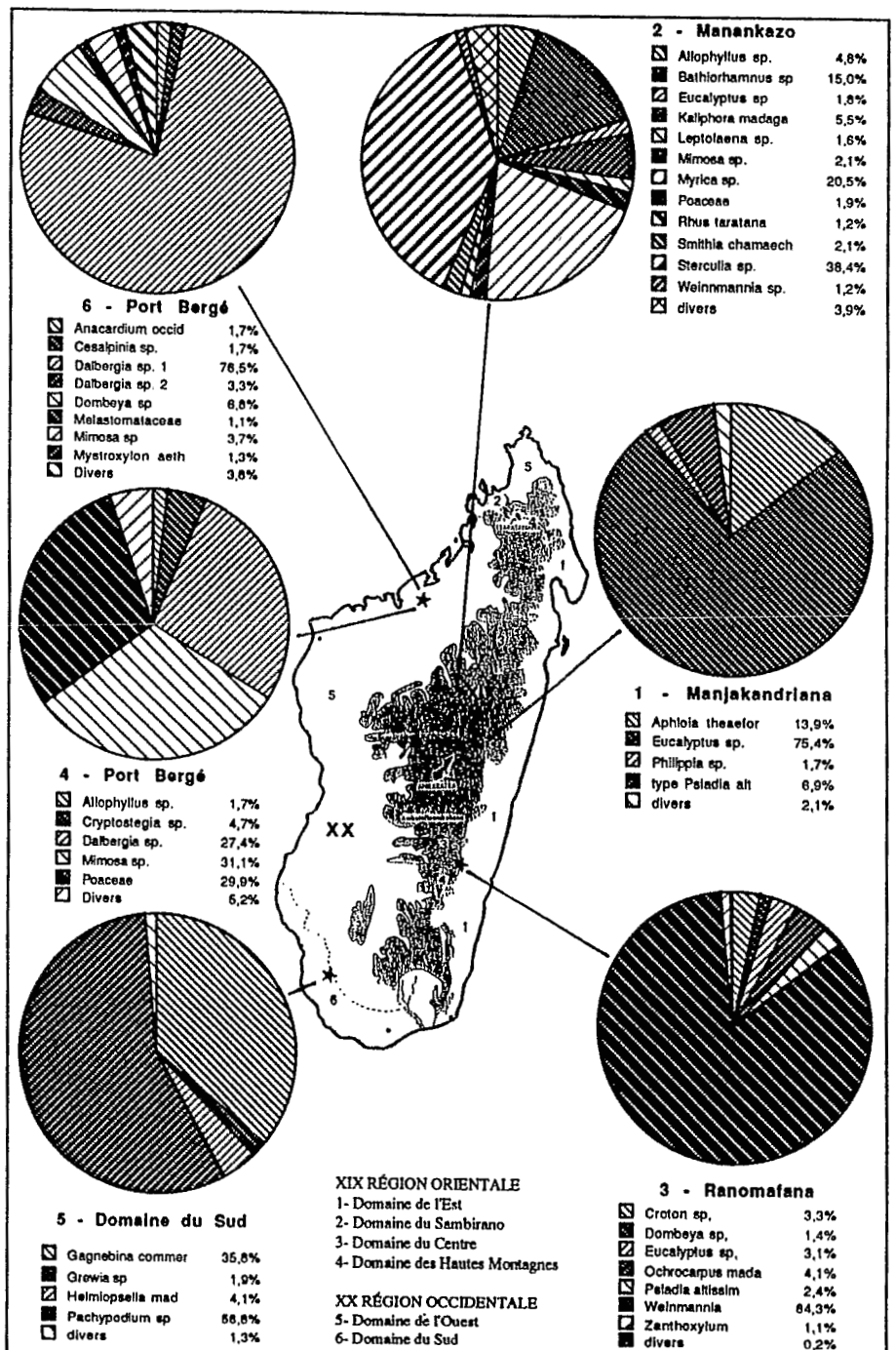
3- Sur le versant oriental, dans la région de Ranomafana, le spectre pollinique de l'échantillon étudié a un total de 9 taxons. Il est dominé par *Dombeya* (Sterculiaceae), *Ochrocarpus madagascariensis* (Clusiaceae), *Weinmannia* (Cunoniaceae), *Zanthoxylum* (Rutaceae), arbres et arbustes de la forêt d'altitude (Fig. 4).

ECOTYPE DE L'ABEILLE COTIERE

4- En savane, dans le secteur de Port-Bergé, le miel récolté à la saison des pluies renferme 17 taxons, mais seulement trois d'entre eux sont largement dominants : *Dalbergia* sp., *Mimosa* sp. , Légumineuses arborescentes et arbustives, et des Poaceae, herbacées fleuries après les ligneux, pendant la saison des pluies.

5- Dans le domaine du Sud, le miel composé de 6 taxons montre une abondante quantité de pollens de *Pachypodium* sp. (Apocynaceae), de Légumineuses comme *Gagnebina commersoniana*, de *Grewia* (Proteacae) et d'*Helmiopsiella madagascariensis* (Sterculiaceae), arbustes des fourrés à épineux (Fig. 6).

6- Les taxons identifiés dans le miel de la forêt sèche de Port-Bergé sont au nombre de 20 et correspondent notamment à différentes espèces de Légumineuses arborescentes et arbustives de forêt dense sèche : *Caesalpinia* sp., *Dalbergia pervillei*, *D. campenoni*, *Mimosa* sp. et de Sterculiaceae, *Dombeya* (Fig. 5).



Pl. 1. Emplacement des 6 échantillons étudiés dans les différents domaines phytogéographiques de Madagascar d'après WHITE (1983). 1 à 6, diagrammes polliniques des miels (les résultats sont exprimés en pourcentages relatifs par rapport au nombre total de pollens comptés).

DISCUSSION ET CONCLUSION

D'après ces résultats, quels que soient les biotopes, il est évident qu'à la fin de la saison sèche ou au début de celle des pluies, les abeilles butinent de préférence les strates arborescentes et arbustives avec le plus souvent des inflorescences denses composées de petites fleurs de teintes claires et à odeur agréable. En revanche, lorsque les ligneux n'offrent plus suffisamment de ressources en nectar et pollen, et que la strate herbacée est fleurie, l'abeille y butine abondamment. Le comportement d'affouragement de ces insectes est donc lié à la succession des floraisons comme FRANKIE (1975), FRANKIE *et al.* (1983), LOBREAU-CALLEN *et al.* (1989, 1991), LOBREAU-CALLEN et DAMBLON (1994), RALALAHARISOA-RAMAMONJISOA (1992), ROUBIK (1989) l'ont déjà remarqué pour d'autres variétés d'*Apis* de pays tropicaux.

Par ailleurs, l'écotype des Hauts-Plateaux montre une sélectivité importante dans la diversité (12 à 31 taxons) des espèces butinées (RALALAHARISOA-RAMAMONJISOA, 1992) tandis que la forme côtière vivant dans des régions sèches, dont les spectres polliniques des miels peuvent être aussi riches (17 à 20 taxons) semble exploiter très largement l'ensemble de la flore disponible. Cette différence de comportement des deux écotypes d'abeilles dans des milieux très différents est comparable à celle qui a déjà été observée au sein de la var. *adansonii* (LOBREAU-CALLEN & VIRY, 1993) et entre les diverses variétés méditerranéennes (LOBREAU-CALLEN & DAMBLON, 1994). Malgré le nombre réduit de miels étudiés, la différence dans le comportement de butinage de l'abeille de Madagascar, semble apparemment liée aux deux grands types de végétation, sèche de l'Ouest et du Sud, et plus humide du Centre et d'altitude.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à la remercier le laboratoire de Phytomorphologie de l'EPHE pour le support qu'il a apporté pour ce travail. L'ensemble des diagrammes ont été réalisés sur ordinateur par Th. Genevet (Arborétum de Chèvreloup).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

GRANE, E., 1990. Bees ad beekeeping. Science, Practice and World resources. Heinemann Newnes Oxford, London, Melbburne. 614p.

CHANDLER, M.T., 1975. Apiculture in Madagascar. Bee World, 56 : 149-153

DOUHET, G., 1965. L'apiculture à Madagascar dans son contexte tropical. Bull. de Madagascar, 230 : 651-670.

DOUHET, G., 1965. L'apiculture à Madagascar dans son contexte tropical. Bull. de Madagascar, 232: 757-780.

DOUHET, G., 1965. L'apiculture à Madagascar dans son contexte tropical. Bull. de Madagascar, 233: 831-850.

FRANKIE, G., W., 1975. Tropical forest phenology and pollinator plant coevolution. *In*: « Coevolution of Animals and Plants », L.E. Gilbert & P.H. Raven (eds.), Univ. Texas Press Austin: 192-209.

FRANKIE, G. W. & H.G. HABER, 1983. Why bees move among mass-flowering neotropical tres. *In:* « Handbook of experimental pollination biology », C.E. Jones & R.J. Little (eds)., Van Vostrand Reinhold Cie, New-York : 360-372.

HEPBURN, H. R. & S. E. RADLOFF, 1995. First approximation to a phenology of the honeybees (Apis mellifera) and flora of Africa. Oecologia, 101 : 265- 273.

KOECHLIN, J., J.-L. GUILLAUMET & Ph. MORAT, 1974. Flore et végétation de Madagascar, J.Cramer,Vaduz, 687p.

LOBREAU-CALLEN, D., R. DARCHEN, B. DARCHEN & A. LE THOMAS, 1989. The plants visited by *Apis mellifera adansonii* in Gabon and Ivory Coast. Proc. 4 int. Conf. Apic. trop. Climates, Cairo (1988) : 410 - 421.

LOBREAU-CALLEN, D., A. LE THOMAS & B. & R. DARCHEN, 1991. Modèle de butinage des abeilles sociales africaines. Palaeoecology of Africa and surrounding islands, 22 : 87 - 104.

LOBREAU-CALLEN, D. & F. DAMBLON, 1994. Spectre pollinique des miels de l'Abeille *Apis mellifera* L. (Hymenoptera,Apidae) et zones de végétations en Afrique occidentale tropicale et méditerranéenne. Grana 33: 245-253

LOBREAU-CALLEN, D. & A. VIRY, 1993. Miel et végétation du Togo. Palynosciences, 2 : 209 - 222.

LOUVEAUX, J., A. MAURIZIO & G. VORWOHL, 1978. Methods of Mellissoplynology, Bee World 54(4) : 139-157.

RALALAHARISOA-RAMAMONJISOA, Z., 1992.Etude du comportement de butinage de l'abeille *Apis mellifera* var. *unicolor* d'après les analyses polliniques dans la région des hauts-plateaux. (Madagascar). Thèse de doctorat de 3ème cycle. Université d'Antananarivo 152p.

RAZAFINDRAKOTO, C., 1972. L'apiculture à Madagascar. Thèse de Docteur Vétérinaire, Univ. Toulouse.

ROUBIK, D.W., 1989. Ecology and natural History of Tropical Bees .Cambridge University Press, New York, USA.

RUTTNER, F.,1975. Les races d'abeilles d'Afrique. XXV Cong. Int. Apiculture : 347-367.

RUTTNER, F.,1987. Biogeography and taxonomy of honeybees. Springer-Verlag , New York, Berlin, Heldeberg, 284p.

TRIBE, G. D., 1987. *Apis mellifera unicolor* : the honey-bee of Madagascar. S. Afr. Bee J., 59 (3) : 50-52.

VERGERON, Ph., 1964. Interprétation statisique des résultats en matière d'analyse pollinique des miels. Ann. Abeille, 7(4) : 349-364.

VORWOHL, G., 1981. Pollen spectra of African honeys. IV Int. Palynol. Conf. Lucknow (1976-77), 3 : 499-502.

WHITE, F, 1983. The vegetation of Africa. Natural Resources research XX, UNESCO, Paris.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 523-534

BIOGEOGRAPHIE DU COMPLEXE *ANOPHELES GAMBIAE* DE MADAGASCAR, VECTEUR DU PALUDISME

Olga B. RALISOA

Laboratoire d'Entomologie, Faculté des Sciences, BP 906, Université d'Antananarivo, 101 MADAGASCAR

ABSTRACT.- *Anopheles arabiensis* and *A. gambiae* àre the two main members of the *A. gambiae* complex inolved in the transmission of malaria in Madagascar. In the central highlands, above 1000 m, *A. arabiensis* is the only species present. Elsewhere in the country the two species are sympatric and their frequencies appear to form a gradient related to altitude and climatic factors; *A. gambiae* is more common with lower altitude and increased humidity. Comparison of the different caryotypes of the polytenic chromosomes in the ovaries of each species shows that: 1) *A. arabiensis* is characterized by Xbcd, 2Rb/+, 2La and 3Ra/+, with only 2Rb/b homozygous individuals present in the central highlands, and 2Rb/+ polymorphic populations only occur at low altitudes on the dry western plains and the semi-arid southern plateau; 2) *A. gambiae* is characterized by Xag, 2Rb/+, and 2La/+, with 2Rb/+ polymorphic chromosomes present only in the semi-arid southern plateau, and 2Rb found in all other areas where the species is present. Comparison with continental Africa confirms that populations of *A. gambiae* and *A. arabiensis* in Madagascar are very close if not identical to those in East Africa (Ethiopia, Mozambique, Tanzania, Kenya, and the Comoro Islands) and Central Africa (Burundi), but differ from those in West Africa (Gambia, Guinea-Bissau, Burkina Faso, Senegal, Togo and Benin), in which numerous, complex chromosomal inversions occur.

KEY-WORDS.- *Anopheles gambiae*, Chromosomal polymorphism, Ecology, Madagascar

RESUME.- Deux espèces du complexe *Anopheles gambiae,* impliquées dans la transmission du paludisme sont présentes à Madagascar: *Anopheles arabiensis* et *Anopheles gambiae.* Sur le Haut Plateau Central, au dessus de 1000 m d'altitude, *arabiensis* est la seule espèce existante. Dans le reste du pays, les deux espèces sont sympatriques et leurs fréquences apparaissent suivant un gradient lié à l'altitude et au climat. En effet, l'abondance de *gambiae* croît au fur et à mesure que l'altitude diminue et que l'humidité augmente. Par ailleurs, la comparaison des différents caryotypes établis par l'examen des chromosomes polyténiques ovariens montre que: 1. *Anopheles arabiensis* est caractérisé par Xbcd, 2Rb/+, 2La et 3Ra/+ avec sur le Haut Plateau Central la présence uniquement d'homozygotes inversés 2Rb/b, les populations à polymorphisme 2Rb/+ n'existant qu'à basse altitude sur les plaines occidentales sèches et sur le plateau semi-aride du Sud. 2. *Anopheles gambiae* est caractérisé par Xag, 2Rb/+, 2La/+: le polymorphisme 2Rb/+ n'existant que sur le plateau semi-aride du Sud. Partout ailleurs dans l'île, 2Rb est standard. La comparaison avec l'Afrique continentale permet d'affirmer que les populations d'*Anopheles gambiae* et d'*Anopheles arabiensis* de Madagascar sont très proches sinon identiques à celles d'Afrique de l'Est (Ethiopie, Mozambique, Tanzanie, Kenya, îles Comores) et de l'Afrique Centrale (Burundi). Par contre elles sont sensiblement éloignées de celles d'Afrique occidentale qui présentent des inversions plus nombreuses et plus complexes (Gambie, Guinée-Bissau, Burkina-Fasso, Sénégal, Togo et Bénin).

MOTS CLES.- *Anopheles gambiae*, Polymorphisme chromosomique, Ecologie, Madagascar

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

INTRODUCTION

La plupart des moustiques ont d'abord été décrits selon des critères morphologiques. Cependant, la réalité génétique révèle qu'il existe des populations constituées d'individus interféconds isolés reproductivement des autres espèces. Chez les Anophèles, le nombre d'espèces biologiquement différentes est plus élevé que celui des espèces morphologiquement distinctes. On a ainsi des mélanges d'espèces jumelles appelés complexes d'espèces.

Le complexe *Anopheles gambiae* nous intéresse car il constitue le vecteur du paludisme humain le plus efficace dans la région afrotropicale.

A Madagascar, deux espèces sont impliquées dans la transmission du paludisme: *Anopheles arabiensis* et *Anopheles gambiae*. L'étude de leur distribution géographique a été faite par l'examen des chromosomes polyténiques des trophocytes ovariens.

ZONES D'ETUDES: CARACTERISTIQUES CLIMATIQUES (CF. TABLEAU I)

Le haut plateau central

Caractérisé par une riziculture intense dans les vallées perchées entre 1200 et 1700 m d'altitude. La pluviosité dépasse 1300 mm, répartie sur 160 jours, d'octobre à mai, période où l'on enregistre les températures maximales (moyenne de la période 22°).

La region orientale

Altitude inférieure à 1000 m. C'est la région la plus humide de l'île, sous l'influence de l'alizé. Le versant couvert de forêts denses et humides, de plus en plus ravagées par les feux, constitue la zone de transition vers la plaine côtière.

La plaine présente un gradient d'humidité et de pluviosité décroissant du Nord (plus de 3500 mm d'eau annuelle sur 235 jours à Mahavelona) au Sud (2400 mm d'eau sur 199 jours à Manakara).

La region occidentale

Altitude inférieure à 900 m. Sur le versant, la pluviosité annuelle varie de 1200 mm (Mandoto) à 1425 mm (Miandrivazo). Sur la côte à Morondava, il pleut moins (780 mm), l'humidité relative a un niveau bas, environ 60% avec des températures maximales très élevées pouvant atteindre 40°C et une très forte amplitude thermique. Plus au nord, à Mahajanga, les températures ne sont pas differentes mais l'amplitude thermique est parmi la plus faible enregistrée à Madagascar (3°C). La pluviosité annuelle élevée (1558 mm) est concentrée sur une courte période (80 jours au total). L'humidité relative est également faible avec 60%.

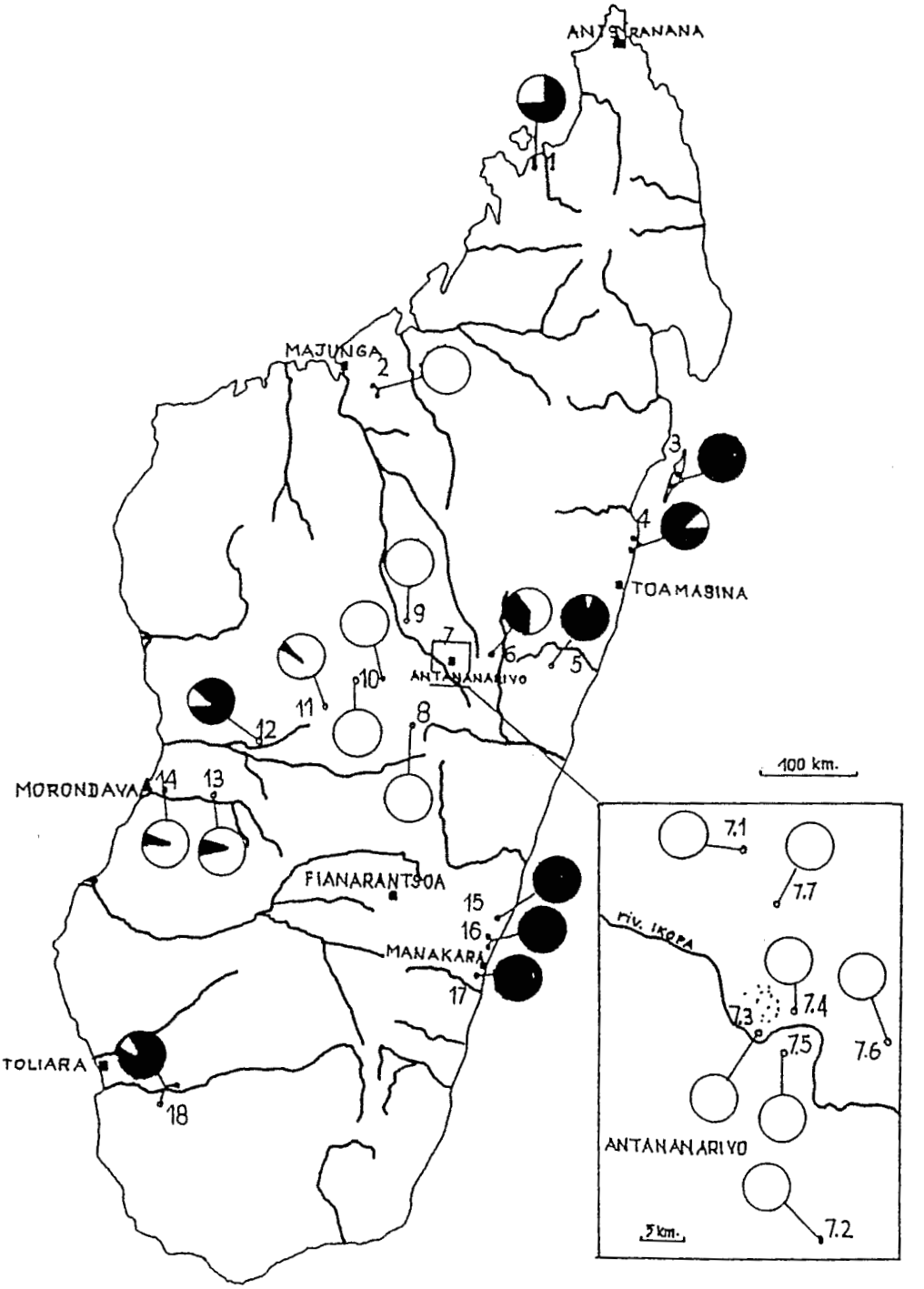


Fig. 1. Distribution d'*Anopheles arabiensis* (cercles blancs) et d'*Anopheles gambiae* (cercles noirs) dans différentes strates écoclimatiques de Madagascar. Localités: 1 Ambanja, 2 Mahajanga, 3 Ste. Marie, 4 Mahavelona, 5 Beforona, 6 Anjiro, 7 Antananarivo (7.1 Merimandroso, 7.2 Mandrosoa, 7.3 Androndra, 7.4 Ankatso, 7.5 Alasora, 7.6 Anjeva, 7.7. Itafy), 8 Sambaina (Antsirabe), 9 Miantso, 10 Mahasolo-Antanetibe, 11 Mandoto, 12 Miandrivazo, 13 Ankilizato, 14 Morondava, 15 Ampasimanjeva, 16 Manakara, 17 Vohipeno, 18 Betioky, Bezaha

La plaine du Sambirano (nord)

Caractérisée par l'absence de saison sèche et froide. Le régime pluviométrique est intermédiaire entre celui de l'Est et de l'Ouest: 2172 mm d'eau répartie sur 129 jours. La moyenne des températures minimales dépasse 20°C, l'amplitude thermique est faible (3,8°C).

Le plateau mahafaly (sud)

Zone où persiste la forêt primaire de type xérophile. La pluviosité est la plus basse de l'île: 500 mm d'eau répartie sur 50 jours seulement. On a noté un écart très marqué entre les températures minimale (6,1°C) et maximale absolue (38,9°C).

MATERIEL ET METHODES

Captures et préparation des moustiques

Les captures se font à l'aide d'un aspirateur à bouche (ou à pile) à l'intérieur duquel est placé un gobelet en carton qui sert à la réception des moustiques (COLUZZI & PETRARCA, 1973). Les moustiques capturés le matin sont gardés à l'obscurité à une température et une humidité convenables, puis fixés dans du Carnoy en fin d'après-midi (entre 16 et 17 heures).

Preparation des chromosomes

Seules les femelles semi-gravides sont utilisées pour les préparations chromosomiques suivant la technique de COLUZZI (1967).

Identification chromosomique des espèces

La lecture des chromosomes polyténiques se fait sous un microscope à contraste de phase en s'aidant de la carte chromosomique établie par COLUZZI *et al.*(non-publiée).

RESULTATS ET INTERPRETATIONS

LE COMPLEXE *GAMBIAE* A MADAGASCAR

La distinction des espèces se fait avec l'hétérochromosome X qui est subtélocentrique remarquablement court et le plus souvent isolé. Il présente des inversions fixes: b, c, d, pour *A. arabiensis*, a, g, pour *A. gambiae*

Les autosomes 2 et 3 présentent chacun deux bras généralement liés par leur centromère. Ils sont constitués respectivement des bras 2R-2L et 3R-3L (COLUZZI, 1967).

Distribution des espèces

A. arabiensis et *A. gambiae* sont les espèces les plus répandues du complexe à Madagascar. Leur distribution n'est pas uniforme. Fig. 1. *A. arabiensis* est la seule présente sur le Haut Plateau Central au-dessus de 1000m d'altitude. *A. gambiae* se recontre sur les versants Ouest et Est en-dessous de 900 ou 1000 m d'altitude où il coexiste avec *A. arabiensis* mais les fréquences sont en faveur de ce dernier. En effet les caractéristiques climatiques de ces versants sont assez voisines de celles du Haut Plateau Central (sauf au niveau de Beforona et de Ranomafana). Les plaines côtières sont les domaines d'*A. gambiae*.

Distribution des caryotypes (cf. Tableau II)

A. arabiensis: caractérisé par Xbcd, présente les inversions suivantes: b sur 2R, a sur 3R, avec respectivement les arrangements alternatifs +b,b et +a, a. L'homocaryotype 2R b/b est le seul présent au-dessus de 900 m d'altitutde. Ces populations sont très zoophiles avec un indice d'anthropophilie allant de 2,1% sur le Haut Plateau Central (34/1579) à 4,55% sur le versant occidental (6/132). Cependant, sur les plaines occidentales, les populations d'*arabiensis* présentent quelques hétérozygotes 2Rb/+ dont la fréquence peut atteindre 21,74% et elles sont beaucoup plus anthropophiles (18,6% d'indice d'anthropophilie, 38/208).

A. gambiae: caractérisé par Xag, présente les inversions suivantes: a sur 2L et b sur 2R. Les caryotypes observés sont: 2L +/+, +/a, a/a et 2R +/+, +/b et b/b avec une fréquence faible (1,15%). Ces populations sont anthropophiles à plus de 80% et constituent les vecteurs du paludisme les plus redoutables.

COMPARAISON AVEC L'AFRIQUE CONTINENTALE

En Afrique de l'Ouest, *A. arabiensis* présente des inversions plus nombreuses qu'à Madagascar. Exemple: au Mali, on observe sur 2R les inversions a, b, c, d, e, et f avec à 90% les arrangements b, bc et ab. Les principaux caryotypes sont b/b, b/bc, ab/b, ab/bc

(ou abc/b). Ils sont portés par des individus d'une seule population (TOURE *et al.*, 1983, 1984) En Afrique orientale, on note beaucoup de similitudes avec Madagascar. En Ethiopie, on a noté dans la vallée de l'Awash que la fréquence du caryotype 2R b/b augmente avec l'altitude: 0% à 460 m (à Dubti) et 28,5% à 1565 m (à Bati) avec des valeurs intemédiaires entre ces extrêmes (MEKURIA YLMA *et al.*, 1982). Par contre le caryotype standard 2R b+/b+ varie en sens inverse de celui-ci.

En ce qui concerne *A. gambiae*, le tableau III ne montre pas de différence entre Madagascar et l'Afrique orientale. Les arrangements chromosomiques sont très simples. Par contre, en Afrique occidentale, ils sont très compliqués (COLUZZI *et al.*, 1985). La complexité extrême est enregistrée au Mali où l'on distingue trois populations avec des caryotypes du bras 2R bien distincts:

Bamako: Jcu/Jcu, Jcu/Jbcu, Jbcu/Jbcu

Savane: b/b, b/cu, bcu/b, bcu/ cu, b/+ cu/+

Mopti: bc/bc, bc/+, bc/+, bc/u, u/u, u/+, +/+

Toutes ces populations ne sont pas significativement différentes sur le plan biométrique et électrophorétique. Elles donnent des hybrides fertiles en laboratoire mais inconnus dans la nature et présentent des variations spatiales, saisonnières ou annuelles de fréquences qui influent sur la transmission du paludisme.

Signalons que les espèces d'eau saumâtre sont réparties comme suit: *A. merus* en Afrique de l'Est et à Madagascar, *A. melas* en Afrique de l'Ouest.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les données morphologiques et biométriques n'ont pas permis de comprendre les variabilités éthologiques et biologiques des populations du complexe *gambiae*. En effet si on se base sur elles, on pourrait établir les liens suivants: *gambiae-arabiensis* et *melas-merus*.

L'étude des chromosomes a permis de montrer le lien d'évolution entre les arrangements chromosomiques et la spéciation (Fig. 2).

A. quadriannulatus avec le complément polyténique intermédiaire Xf/+ - 2Ri/+ serait la forme ancestrale si l'on considère sa distribution et son écologie; sa zoophilie et son exophilie étant des caractères primitifs.

La similitude morphologique entre *gambiae* et *arabiensis* serait le résultat d'une convergence. De même *merus-melas*, en dépit de leur affinité écologique (eaux saumâtres) sont engagés dans des processus de spéciation différents. Les caractères morphologiques (indice palpal, nombre des sensilles coeloconiques, taille des oeufs) qui permettent de les distinguer partiellement des espèces d'eau douce résultent d'un phénomène de convergence. L'arrangement original standard par l'homozygote inversé b/b sur le bras 2R d'*arabiensis* résulte d'une sélection naturelle, et dans ce cas l'inversion viable correspond à une étape importante de l'évolution.

Si l'on admet qu'un grand polymorphisme chromosomique correspond à un grand pouvoir d'adaptation, il devrait aboutir à la colonisation des milieux les plus variés. Pour

ce qui concerne les Anophèles vecteurs du paludisme, cela pose de sérieux problèmes en épidémiologie, comme c'est le cas en Afrique occidentale.

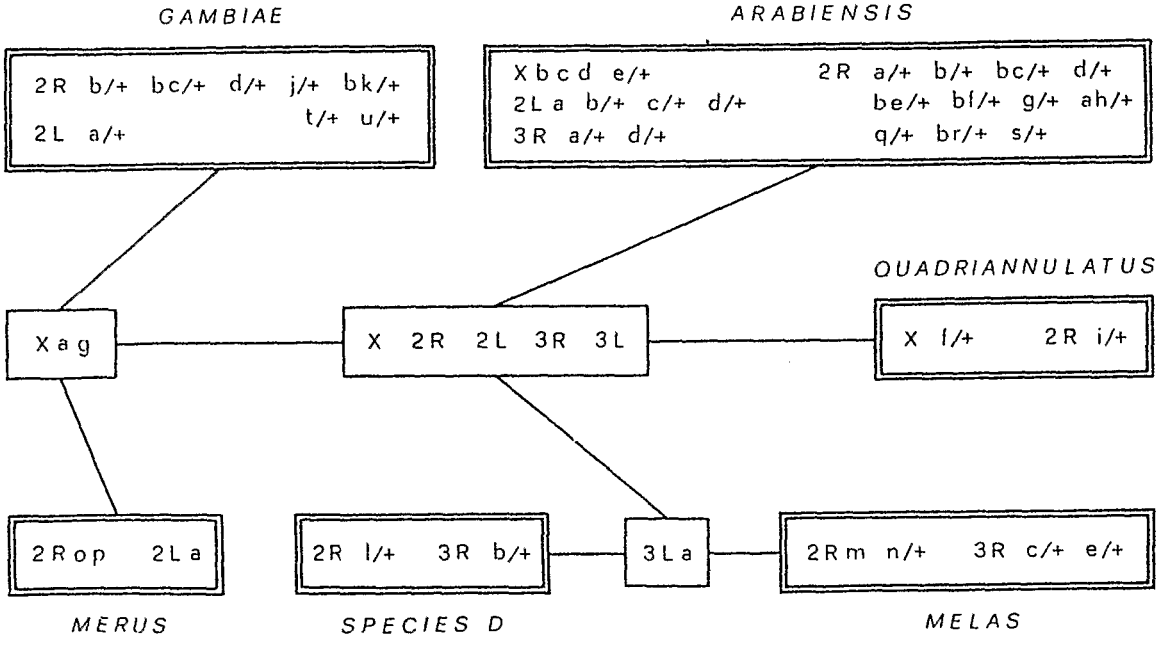


Fig. 2. Différentiation du complexe *Anopheles gambiae*.

Malgré certaines similitudes caryotypiques entre *A. gambiae* et *A. arabiensis* de Madagascar et ceux d'Afrique de l'Est, on peut cependant noter que certains caractères éthologiques (zoophilie et exophilie en particulier) apparaissent plus tranchés à Madagascar. Ceci tendrait à prouver que dans l'île, les populations de ces Anophèles présentent une spécificité due à cette insularité. On peut alors se poser la question de savoir si cette spécificité a un rapport quelconque avec le peuplement humain relativement récent de l'île (au VIIème siècle d'après les données archéologiques les plus récentes par datation aux radio-éléments (RAKOTOARISOA, 1995, Comm. pers.).

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce aux financements octroyés par l'OMS/Banque Mondiale, l'Agence Internationale de l'Energie Atomique et la Coopération Italienne ainsi que l'appui scientifique et technique de l'Institut de Parasitologie de l'Université de Rome « La Sapienza ».

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AKOGBETO, M., M.A. DI DECO, O. MUKABAYIRE & M. COLUZZI, 1990. The *Anopheles gambiae* complex in Togo and Benin: Species identification and inversion polymorphisms. Proc. ICOPA VII Paris, France, Aug. 20-24, 1990.

COLUZZI, M., 1993. Advances in the study of Afrotropical malaria vectors. Parassitologia, 35(Suppl): 23-29.

COLUZZI, M. & V. PETRARCA, 1973. Aspirator with paper cup for collecting mosquitoes and other insects. Mosquito News, 33(2): 249-250.

COLUZZI, M., V. PETRARCA & M.A. DI DECO, 1985. Chromosomal inversion intergradation and incipient speciation in *Anopheles gambiae*. Bill. Zool., 52: 45-63.

COLUZZI, M. & A. SABATINI, 1967. Cytogenic observations on species A and B of the *Anopheles gambiae* complex. Parassitologia, 9(2): 73-88.

COLUZZI, M., A. SABATINI, V. PETRARCA & M.A. DI DECO, 1979 Chromosomal differentiation and adaptation to human environments in the *Anopheles gambiae* complex. Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg., 75(5) 483-497.

COOSEMANS, M., V. PETRARCA, M. BARUTWANAYO & M. COLUZZI, 1989. Species of the *Anopheles gambiae* complex and chromosomal polymorphism in a rice-growing area of the Rusizy valley (Republic of Burundi). Parassitologia, 31: 113-122.

MEKURIA, Y., V. PETRARCA & TESFAMARIAM TAMIRAT, 1982. Cytogenetic studies on the malaria vector mosquito *Anopheles arabiensis* Patton in the Awash valley, Ethiopia. Parassitologia, 24:

MNZAVA, A.E.P. & M.A. DI DECO, 1986. Polimorfismo cromosomico in *Anopheles gambiae* e *Anopheles arabiensis*. Parassitologia, 28: 286-288.

PETRARCA V. & J.C. BEIER, 1992. Intraspecific chromosomal polymorphism in the *Anopheles gambiae* complex as a factor affecting malaria transmission in the Kisumu area of Kenya. Am. J. Trop. Med. Hig., 46(2): 229-237.

PETRARCA, V., G. CARRARA, M.A. DI DECO & G. PETRANGELI, 1983. Il complesso *Anopheles gambiae* in Guinea Bissau. Parassitologia, 25: 29-39.

PETRARCA, V., G.C. CARRARA, M.A. DI DECO & G. PETRANGELI, 1984. Osservazioni citogenetiche e biometriche sui membri del complesso *Anopheles gambiae* in Mozambico. Parassitologia, 26: 247-259.

PETRARCA, V., G. PERTANGELI, P. ROSSI & G. SABATINELLI, 1986. Etude chromosomique d'*Anopheles gambiae* et *Anopheles arabiensis* à Ouagadougou (Burkina-Faso) et dans quelques villages voisins. Parassitologia, 28: 41-61.

PETRARCA, V., G. SABATINELLI, M.A. DI DECO & M. PAPAKAY, 1990. The *Anopheles gambiae* complex in the Federal Islamic Republic of Comoros (Indian Ocean): some cytogenetic and biometric data. Parassitologia, 32: 371-380.

PETRARCA, V., J. VERCRUYSSE & M. COLUZZI, 1987. Observations on the *Anopheles gambiae* complex in the Senegal River Basion, West Africa. Medical and Veterinary Entomology, 1: 303-312.

RALISOA, O., A. SABATINI, R. RAKOTOSON, D. BOCCOLINI, E. RANDRIANARISOA & M. COLUZZI, 1990a. Malaria transmission in Madagascar with particular reference to the vectorial capacity of *Anopheles arabiensis* in the Antananarivo area. Proc. ICOPA VII, Paris, France, Aug 20-24, 1994, p. 1188, Abstr. 10C42.

RALISOA, O., A. SABATINI, R. RAKOTOSON, D. BOCCOLINI, E. RANDRIANARISOA E. & M. COLUZZI, 1990b. Rôle d'*Anopheles arabiensis* dans la transmission de *Plasmodium falciparum* dans la zone d'Antananarivo, Madagascar. Parassitologia, 32(Suppl): 220-221.

RALISOA-RANDRIANASOLO, B.O. & M. COLUZZI, 1987. Genetical investigations on zoophilic and exophilic *Anopheles arabiensis* from Antananarivo area (Madagascar). Parassitologia, 29: 93-97.

RISHIKESH, N., M.A. DI DECO, V. PETRARCA & M. COLUZZI, 1985. Seasonal variations in indoor resting *Anopheles gambiae* and *Anopheles arabiensis* in Kaduna (Nigeria). Acta Tropica, 42: 165-170.

TOURÉ, Y.T., V. PETRARCA & M. COLUZZI, 1983. Nuove entità del complesso *Anopheles gambiae* in Mali. Parassitologia, 25: 367-370

TOURÉ, Y.T., V. PETRARCA & M. COLUZZI, 1984. The *Anopheles gambiae* complex in Mali. Proc. XI International Congress for Tropical Medicine and Malaria, Calgary, Canada. Sept. 16-22,1984.

TOURÉ, Y.T., V. PETRARCA & M. COLUZZI, 1987. Patterns of geographical and seasonal distributions of the Mopti karyotypes of the *Anopheles gambiae* in Mali. Proc. 3rd International Conference on Malaria and Babebiosis, Annecy, France, Sept. 7-11, 1987 p. 172.

Tabl. I - Zones d'étude et leurs caractéristiques climatiques

Zones d'études et altitude	Pluies Total annuel en mm	Pluies Nombre de jours	Humidite relative %	Moy des max. en °C	Moy des min. en °C	Max. abolus en °C	Min. absolus en °C	amplitude thermique en °C
Haut Plateau Central								
Antananarivo 1200 a 1433 m	1354	161	75	22°6	12°3	31°5	2°	6°75
Antisirabe 1500 m	1250	170	70	20°	7°8	28°8	-4°5	
Versant oriental								
Anjiro 1000 m	2200	190	80	22°	12°			
Beforona 650 m	3000	209	82	24°	16°			
Plaine orientale								
Mahavelona 5 m	3529.4	235	84	27°4	20°8	35°2	14°5	5°4
Manakara 4 m	2433	199	82	25°7	19°6	35°	15°	
Versant occidental								
Mandoto 915 m	1200	150	65	23°	12°	33°	6°	8°5
Miandrivazo 200 m	1425		58	29	23°7	40°	17°	15°
Plaine occidentale								
Morondava 8 m	780	60	65	30°	19°8	38°2	8°7	6°4
Mahajanga 22 m	1558	80	60	31°8	22°1	37°5	13°7	3°1
Plaine du Nord								
Ambanja 40 m	2172	129	76	31°	20°4	34°4	11°	3°8
Plateau du Sud								
Betioky 263 m	633	50	54	27°7	19°6	39°8	6°1	7°5
Bezaha 100 m	517	52		28°6	19°9			

Tabl. II - Distribution des espèces et des caryotypes du complexe *Anopheles gambiae* dans les différentes strates écoclimatiques de Madagascar

Zones d'étude et principales localités	N	Anopheles arabiensis								Anopheles gambiae							
		N	2R +/+ %	2R +/b %	2R b/b %	N	3R +/+ %	3R +/a %	3R a/a %	N	2L +/+ %	2L +/a %	2L a/a %	N	2R +/+ %	2R +/b %	2R b/b %
Plaine de Sambirano	56	12	-	4	8	14	10	4		40	13	15	12	21	18	3	
Ambanja (Nord)				33.33	66.67		71.43	28.57			32.5	37.5	30.0		85.71	14.29	
Plaine orientale																	
Mahavelona	373	22	-	-	22	22	19	3		321	93	160	68				
Manakara					100		86.36	13.64			28.97	49.84	21.18				
Versant oriental																	
Beforona	478	1			1	1	1			471	162	223	86				
Ranomafana					100		100				34.39	47.35	18.26				
Anjiro	157	119			119	117	112	5		37	14	13	10				
					100		95.73	4.27			37.84	35.14	27.03				
Haut Plateau Central																	
Antananarivo	2039	953			953	907	854	51	2								
Antsirabe					100		94.16	5.62	0.22								
Anzojorobe																	
Miantso																	
Soavinandriana																	
Versant occidental																	
Mandoto	71	53			53	54	44	9	1	1			1				
					100												
Miandrivazo	44	3			3	3	3			29	3	14	12				
					100		100				10.43	48.28	41.38				
Plaine occidentale																	
Ankilizato	305	253	3	55	195	258	254	4		15		8	7				
Morondava			1.19	21.74	77.07		98.45	1.55				53.33	46.67				
Mahajanga																	
Plateau Mahafaly (Sud)																	
Betioky	102	15		1	14	15	13	2		87	2	31	54	87	70	16	1
Bezaha				6.67	93.33		86.67	13.33			2.3	35.63	62.07		80.46	18.39	1.1
	3625	1431				1391				1001				108			

Tabl. III Polymorphisme chromosomique d'*Anopheles gambiae* en Afrique orientale et aux Comores

PAYS	SYSTEMS D'INVERSION (ARRANGEMENTS ALTERNATIFS)	
	2L	2R
Ethiopie (MEKURIA YILMA *et. al.*)		+b , b
Mozambique (PETRARCA V. *et. al.*)	+a , a	+b , b
Tanzanie (MNZAVA A.E.P. DI DECO M.A)	+a , a	+b , b
Burundi (COOSEMANS M. *et. al.*)	+a , a	+b , b
Kenya (PETRARCA V., BEIER J.C.)	+a , a	+b , b
Les Comores (PETRARCA V. *et. al.*)	+a , a	+b , b

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 535-558

ORIGINE, DIFFERENCIATION LOCALE ET ENDEMISME DE QUELQUES GROUPES DE MICROARTHROPODES DU SOL ET DE LA LITIERE A MADAGASCAR

Jean-Marie BETSCH [1] & P. CASSAGNAU [2]

[1] *Muséum national d'Histoire naturelle, Ecologie générale, 91800 Brunoy,* FRANCE *et Centre ORSTOM Tananarive*

[2] *Université P. Sabatier, Zoologie, Ecologie des Invertébrés terrestres, 31062 Toulouse,* FRANCE

ABSTRACT.- Some groups of soil and litter microarthropods in Madagascar have been the subject of fairly detailed systematic analysis. Collembola Symphypleona and Poduromorpha Neanurinae provide the principal elements for the present biogeographic analysis, with some more limited data on Protura and Diplura, Pauropoda as well as strictly terrestrial Ostracoda. Among Collembola Neanurinae, only *Paleonurini* are present in Madagascar and indeed in Africa, South of Sahara, as the Asian *Lobellini* and *Paranurini* do not extent west of the Seychelles. The community in Madagascar is similar to that in mountainous countries previously studied (Indochina peninsula, the Himalayas, South India, East Africa) and may be characterized by: (i) a core of endemic species in genera that are widely distributed in paleotropical areas : *Paleonura* (3 sp.), *Pronura* (11 sp.) and *Afrobella* (2 sp.). These species are very close to the related African or Asian forms, (ii) a group of four genera, three of which are endemic, which include 9 species that are much more specialized than in the preceding group, and which also have African affinities. These genera seem to be rooted either directly in *Paleonura*, or in the *Pronurian lineage* characterized by centrifugal coalescence of abdominal setae groups. Among Collembola Symphypleona, the non-endemic members are represented by a majority of pantropical genera, and also by genera present in East Africa and tropical Asia one of which (*Papirinus*) occurs only in montane forest above 2000 m, by an austral genus and last, by some cosmopolitan genera. Nine endemic genera represent a third of the genera recorded in Madagascar from this suborder. The distribution of endemic Symphypleonan genera according to bioclimatic area shows that the members in Madagascar probably originated from tropical rain forest areas , principally in East and Central Africa and in the tropical Austral region. From this stock, the diversification of endemic genera took place along two gradients : one of increasing dryness towards dry West (1 genus, *Massoudia*), the subarid West (2 genera., *Richardsitas* and *Paulianitas*) and the subarid South (2 genera, *Richardsitas* and *Parabourletiella*), with one genus common to the subarid area (West and South) ; and a second gradient of lower temperature from middle altitude to montane forest (1 genus, *Bourletiellitas* and locally *Zebulonia*) and to high mountain thickets and rocky area (3 genera, *Anjavidiella*, *Vatomadiella* and *Madecassiella*). Speciation in polyspecific genera as *Temeritas,* took place in two different ways depending on the bioclimates : in the humid East, it followed vegetation stages (climax, subclimax, various degraded stages) within each of three altitudinal ranges; in the dry West, speciation followed a gradient of increasing dryness within an area separated by rivers. On the other hand, for a genus restricted to an Ericaceae (*Anjavidiella*), occurring in thickets or to rocks in the mountain meadows (*Vatomadiella*), the clades represent the allopatric speciation forming numerous species that are often geographicaly separated. Among the other microarthropod groups, the affinities are : (i) mainly Indo-australian and secondarily African in Protura, (ii) Indo-malaisian and then pantropical in Diplura Campodeidae, (iii) particularly strong with Australia, New Zealand and Indonesia in Pauropoda, (iv) essentially with East- and South-Africa in the strictly terrestrial Ostracoda. Some lineages probably diverge for both their biogeographical affinities

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

and their endemic rates. This is in association to the different ages of the groups and to their different adaptation to biotopes, *i.e.*, soil, litter, inside forest, or thickets and rocks outside forest.

KEY-WORDS.- Madagascar, Microarthropods, edaphic/atmophile, affinities - endemism

RESUME.- Plusieurs groupes de microarthropodes du sol et de la litière, dont des Insectes Aptérygotes (Collemboles Neanurinae et Symphypléones, Protoures et Diploures), des Myriapodes (Pauropodes) et des Crustacés (Ostracodes), font l'objet d'une analyse des origines des différentes lignées, de leur différenciation sur place et de leur répartition spatiale et écologique à Madagascar. Les origines biogéographiques et les types de différenciation locale sont largement fonction du niveau qu'occupent ces organismes dans le profil sol-litière, au sein des forêts, et éventuellement dans l'atmosphère libre, en dehors de la forêt ; ils sont donc liés aux contraintes écologiques qu'imposent les microhabitats qui abritent majoritairement chacun de ces groupes de la mésofaune édaphique.

MOTS-CLES.- Madagascar, microarthropodes, édaphique/atmophile, affinités - endémisme

INTRODUCTION

La zoogéographie de Madagascar doit l'essentiel de son cadre de réflexion à l'oeuvre majeure de PAULIAN (1961), prolongée par un article (PAULIAN, 1975) reliant le peuplement animal de l'île au problème des translations continentales. L'auteur y définit la riche et originale faune malgache comme « archaïque, conservatrice, mais atteinte de façon très inégale d'une intense spéciation ».

La question de l'origine des faunes de Madagascar a reçu, pour chaque groupe zoologique et souvent pour un même genre, une réponse particulière. L'âge du phylum, les contraintes écologiques s'exerçant sur la majorité de ses représentants, ses capacités de déplacement sont des éléments qui pèsent d'un grand poids dans la répartition de chaque groupe.

Tenter de mettre en parallèle des groupes de microarthropodes aussi éloignés que des Insectes Aptérygotes, des Myriapodes Pauropodes et des Crustacés Ostracodes pour répondre à cette question peut sembler peu pertinent. Il faut tout d'abord prendre en compte la grande ancienneté de ces groupes d'Arthropodes : quelques Collemboles (dont *Rhyniella precursor* Hirst et Maulik, 1926) ont été trouvés dans les vieux grès rouges terrestres, datant du Dévonien inférieur, de Rhynie Chert en Ecosse, que DELAMARE et MASSOUD (1967) attribuent à une famille encore actuelle, déjà très évoluée ; l'origine des Collemboles remonterait donc beaucoup plus loin dans le temps.

De plus, ces groupes sont tous liés au sol, milieu poreux et à régime hydrique très particulier puisqu'il renferme un fort pourcentage de l'eau douce de la biosphère alliée à une hygrométrie très élevée dans la majorité des situations. Le sol doit donc être considéré comme un passage de la vie aquatique à la vie aérienne, au travers d'un biotope comportant au moins de l'eau pelliculaire et une atmosphère à saturation et à pression partielle de gaz carbonique importante, mais à faible pression partielle d'oxygène : c'est dire si le sol est un relais important dans la conquête du milieu aérien libre et un biotope conservateur de conditions passées (en particulier, le taux d'oxygène sur terre au milieu de l'ère primaire était très inférieur au taux actuel). On comprendra aisément que l'inféodation stricte d'un groupe de microarthropodes au sol ou la conquête par un

second groupe, affine du premier, de l'atmosphère épigée tamponnée au sein d'un forêt ou même de l'atmosphère libre en milieu découvert est capitale en terme de biogéographie : des dizaines de millions d'années peuvent séparer la différenciation de ces deux groupes, mais également les capacités de migration ou d'inféodation à de nouveaux biotopes ont pu leur faire prendre des trajectoires totalement différentes.

Les groupes envisagés ici ont fait l'objet d'analyses phylogénétiques récentes pour les Protoures (NOSEK, 1978), les Collemboles Symphypléones (BETSCH, 1974, 1975, 1977, 1980 ; BETSCH & WALLER, 1996) et Poduromorphes Neanurinae (CASSAGNAU, 1996; en préparation), les Ostracodes (DANIELOPOL & BETSCH, 1980), sur un matériel récolté de manière assez exhaustive (BETSCH, *cf.* méthodologie). Pour les Diploures et les Pauropodes, les prélèvements à vue ont été effectués par REMY et l'analyse systématique est un peu plus ancienne (CONDE, 1953 pour les Diploures, REMY, 1956, 1960 pour les Pauropodes).

POINTS METHODOLOGIQUES

A. METHODES D'ECHANTILLONNAGE

Chaque groupe zoologique nécessite un ensemble propre de méthodes de récolte pour que sa représentation soit appréhendée de la manière la plus totale possible; en particulier, il est capital que des lacunes dans le peuplement ne soient pas le résultat d'un biais dans l'échantillonnage.

Les microarthropodes de la litière et d'autres annexes du sol, comme les mousses au sol ou sur les troncs et la strate herbacée ... , peuvent être obtenus par des méthodes de récolte sélectives comme la chasse à vue sous les bois morts (qui agissent comme des pièges) pour les plus gros individus (> 1 mm) et les plus visibles, le fauchage de la strate herbacée, le battage d'arbustes ... Mais seules des méthodes d'extraction de la faune de son milieu permettent d'atteindre les individus de petite taille et le fond de faune du sol, de la litière et des mousses. Toutes les méthodes ne fournissent pas le même spectre systématique.

Pour les Protoures, les Collemboles et les Ostracodes terrestres, c'est l'extraction à sec (méthode Berlese-Tullgren) qui a fourni l'essentiel des données, complété par des prises sélectives pour les Collemboles (BETSCH, de 1965 à 1973, en affectation au centre ORSTOM de Tananarive et en missions CNRS/RCP. 225). Quelques récoltes par tamisage ou lavage de terre ont été fournies par des spécialistes (essentiellement PAULIAN et PEYRIERAS) de macroarthropodes, en particulier Coléoptères.

B. METHODES DE REPRESENTATION DES REPARTITIONS GEOGRAPHIQUES

I. Représentation spatiale à Madagascar

Il est apparu rapidement que la carte de répartition de la végétation de HUMBERT et COURS DARNE (1965) était le cadre le plus adapté pour rendre compte de la répartition de groupes d'animaux saprophages, liés donc au matériel végétal mort constitué par la litière *s. l.* (feuilles, bois, inflorescences, fruits). C'est pourquoi un tel fond de carte, légèrement simplifié, mais portant les limites des zones bioclimatiques définies par CORNET (1974), a été utilisé dans des publications sur les Protoures (NOSEK, 1978), les Symphypléones (BETSCH, 1980) et les Ostracodes (DANIELOPOL & BETSCH, 1980). Cette carte de répartition ne sera reproduite ici que pour les Collemboles Neanurinae.

II. Représentation écologique

Pour des microarthropodes présentant des liaisons plus ou moins distendues avec le sol, une représentation écologique, essentiellement bioclimatique, est d'un grand intérêt, montrant le climat stationnel et sur laquelle on pourra déceler l'importance éventuelle du pouvoir tampon du sol. Une représentation de ce type a été publiée par MORAT (1969) et il nous a semblé que son exploitation pouvait très utilement être généralisée pour de nombreux groupes de la faune.

* Climagramme dérivé du quotient pluviothermique d'Emberger

MORAT a adapté à Madagascar le climagramme mis au point par EMBERGER (1930 modifié 1955) comportant :

- en ordonnées, le quotient pluviothermique d'Emberger corrigé pour Madagascar par N/365 pour tenir compte globalement de la répartition des pluies dans l'année, selon la formule

$$Q_T = 100\ P\ (N/365) : (M^2 - m^2)$$

où P est le montant annuel des précipitations en mm, N le nombre de jours de pluie dans l'année, M la moyenne des maxima du mois le plus chaud, m la moyenne des minima du mois le plus froid en °C ; $M^2 - m^2$ représente le produit de la moyenne annuelle des températures (M + m) par l'écart thermique maximal annuel (M - m). Cette formule est évidemment pragmatique et il ne faut donc pas y rechercher une homogénéité sur le plan physique ;

- en abscisses, la moyenne des minima du mois le plus froid, qu'EMBERGER considérait comme une facteur biologique fondamental, hautement contraignant.

Le fond de climagramme de MORAT a été simplifié ici (il ne porte plus que les stations météorologiques essentielles), mais quelques massifs montagneux ou forestiers ont été représentés après calcul de leur position réelle lorsque des données

météorologiques provenant des Eaux et Forêts de Madagascar existaient (pour Anjavidilava et l'Ankaratra ; *cf.* PAULIAN *et al.*, 1971, pour le massif de l'Andringitra) ou par extrapolation donnant alors une position approximative (Itremo, Tampoketsa d'Ankazobe, Bongolava, Marojezy).

Plusieurs exemples de distribution (climax d'espèces) ont été présentés par MORAT, dont les plus courants sont :

- des répartitions gouvernées essentiellement par une tolérance thermique limitée, dont la représentation graphique a son grand axe parallèle à l'axe des ordonnées (*Raphia ruffa, Cycas thouarsii, Uapaca bojeri*) ;

- des répartitions essentiellement dépendantes du déficit hydrique, le grand axe de la représentation graphique étant alors parallèle à l'axe des abscisses (Didiéréacées, *Terminalia seyrigii*) ;

- un exemple (*Terminalia Mantaly*) de répartition différentielle selon un axe semi aride frais à subhumide chaud.

ANALYSE DE QUELQUES GROUPES DE MICROARTHROPODES DU SOL ET DE SES ANNEXES

A. Ordre de Collemboles (Insectes Aptérygotes)

I. Poduromorphes Neanurinae

Nous avons actuellement assez de données biogéographiques pour penser que le peuplement des Neanurinae d'Asie et d'Afrique s'est fait d'Est en Ouest à partir d'un centre de différenciation amphibéringien dans lequel nous retrouvons encore aujourd'hui de nombreuses espèces primitives. Cette expansion vers le Sud et l'Ouest est à l'origine de la répartition actuelle des *Paranurini* asiatiques, des *Lobellini* asiatiques et australiens, des *Paleonurini*. Seuls ces derniers atteindront, vers l'Ouest, l'Afrique et la Méditerrranée et déborderont, il est vrai en très petits contingents, vers l'Amérique centrale et l'Amérique de Sud. Les *Paranurini* ne dépasseront pas l'Inde de sud (CASSAGNAU, 1988), les *Lobellini* les Seychelles.

L'Afrique, au sud du Sahara, ne nous offre donc que des *Paleonurini*. Il en est de même à Madagascar où l'on peut répartir les 25 espèces récoltées (CASSAGNAU, 1996 et en préparation, d'où la désignation NG 1 à 3 pour trois genres nouveaux) en deux contingents :

- une « nappe primitive » largement pan-tropicale et faite de trois genres, *Paleonura*, *Pronura*, *Afrobella* définis précédemment (CASSAGNAU, 1983). Ils regroupent des espèces endémiques mais très proches de celles actuellement étudiées en Afrique, et même de celles décrites d'Asie (CASSAGNAU, 1991, DEHARVENG & BEDOS, 1993). Peut-être doit on rapprocher la progression des *Paleonurini* primitifs vers l'ouest de la migration des lignées pontiennes envisagée par JEANNEL (1961) dans le peuplement de l'Afrique.

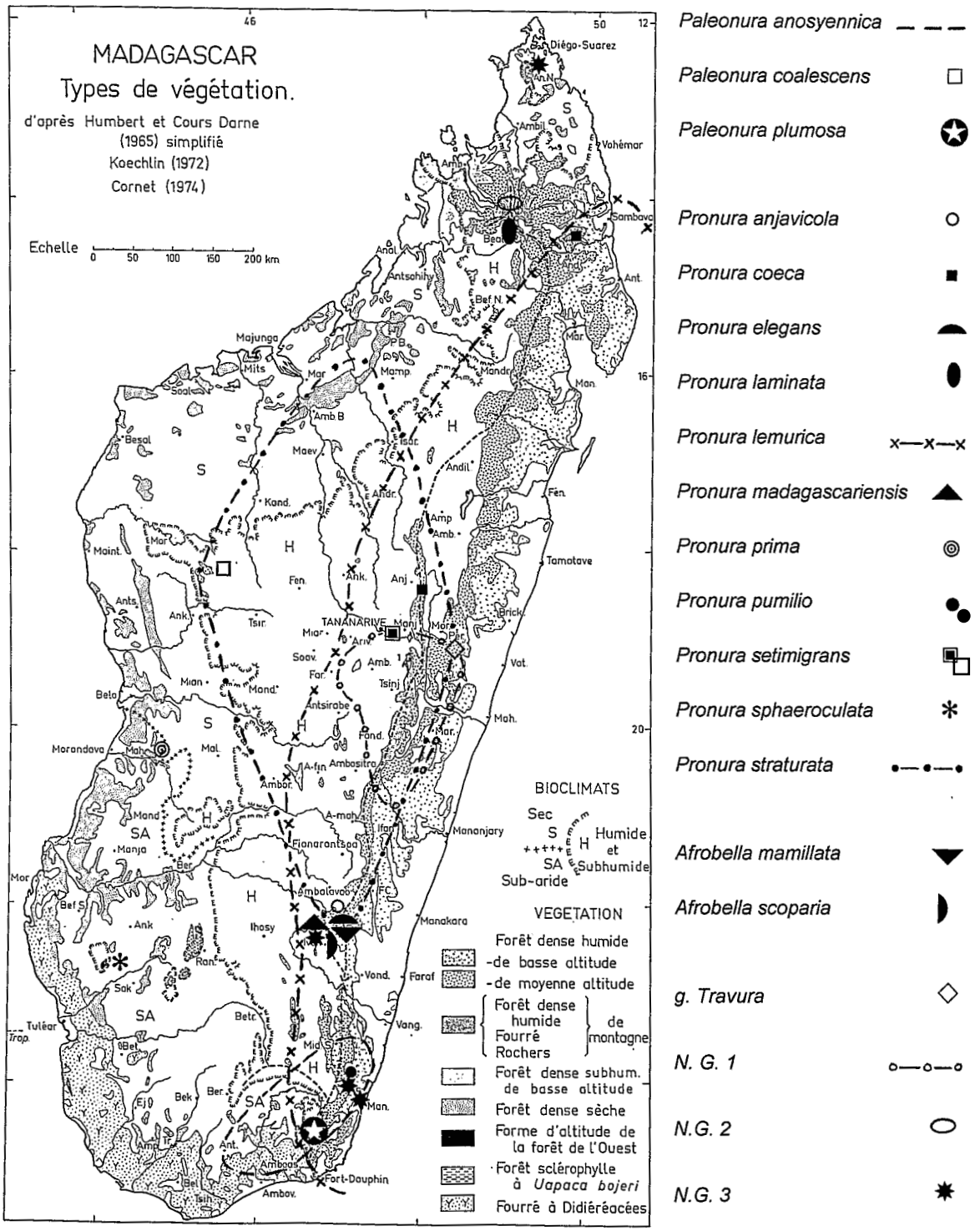


Fig. 1. Répartition des Neanurinae *Paleonurini* (Collemboles Poduromorphes) à Madagascar.

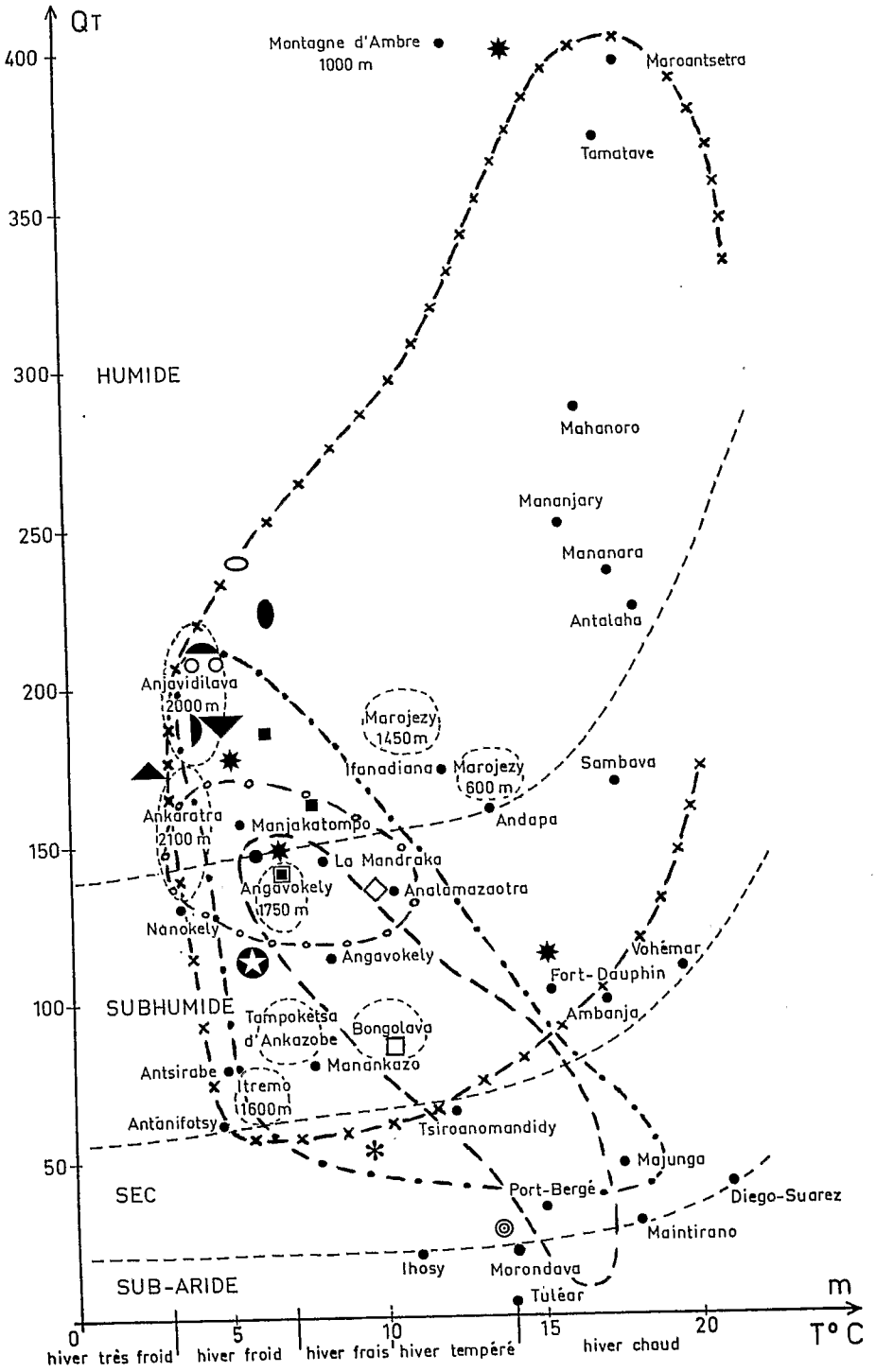


Fig. 2. Distribution des Neanurinae *Paleonurini* de Madagascar sur le climagramme pluviothermique (fond de climagramme de MORAT 1969, simplifié ; mêmes symboles que pour la figure 1).

- un pool de genres spécialisés, manifestement issus du contingent précédent, certains peut-être de type sudamadien au sens de JEANNEL (*Travura* et NG 3) ou purement endémiques de Madagascar (NG 1 et 2). L'intensité de cet endémisme n'est en rien comparable à la différenciation des Symphypléones envisagés plus loin.

Ces deux types de diversification des *Paleonurini* se retrouvent d'ailleurs dans tous les massifs montagneux d'Afrique ou d'Asie dont la faune néanurienne a été analysée : Ruwenzori, Kenya, Inde du Sud et Sri Lanka (CASSAGNAU, 1988), Himalaya (CASSAGNAU, 1991), Thaïlande (DEHARVENG & BEDOS, 1992 et 1993).

Au sein des 16 espèces de la première nappe, deux apparaissent comme expansives, *Pronura lemurica* et *Pronura straturata*. Leur expansion diffère géographiquement, puisque *P. lemurica* occupe l'ensemble du versant oriental de Madagascar depuis la forêt côtière jusqu'aux forêts et fourrés à 2000 m d'altitude d'Anjavidilava, de l'Ankaratra et du Marojezy, alors que *P. straturata* a réduit son domaine au Centre strict de l'île, sans atteindre ni l'étage forestier oriental de basse altitude, ni les massifs du nord ou du sud, mais englobant la forêt subhumide du Tampoketsa d'Ankazobe et du Bongolava et la forêt sèche de l'Ankarafantsika. *P. lemurica* est aussi plus expansive au sein d'une forêt, ayant colonisé, outre le sol et la litière, la strate arbustive et les sols et litière suspendus au sommet des palmiers et des *Pandanus*.

En outre, *Paleonura anosyennica*, tout en étant à répartition régionale limitée à l'extrême sud-est de Madagascar, a colonisé des milieux aussi différents que la forêt dense humide de moyenne altitude et de montagne et la forêt subaride à Euphorbes et Didiéréacées entre Ambovombe et Antanimora.

Mais la plupart des espèces sont étroitement limitées, cette ségrégation poussée étant vraisemblablement liée à la spécialisation des biotopes (*P. anjavicola* et *P. elegans* à Anjavidilava, *P. prima* dans la forêt occidentale) et à l'isolement géographique et écologique de certaines régions (*P. sphaeroculata* sur le massif de l'Analavelona, *Paleonura coalescens* dans la forêt du Bongolava ou les deux espèces d'*Afrobella* dans toutes les formations arborées humides et sclérophylles du seul massif de l'Andringitra).

Au sein du pool de genres spécialisés, la plupart des espèces ne sont connues que d'une seule station. Seuls NG 1 et NG 3 ont une répartition plus ou moins large : NG 1, avec trois espèces, occupe un domaine restreint à la forêt humide de moyenne altitude entre Périnet et Ranomafano et à la forêt de montagne à Angavokely et sur l'Ankaratra ; NG 3, avec quatre espèces, est réparti dans l'extrême nord humide (Joffreville), l'extrême sud-est humide de 50 et à 1900 m d'altitude et deux points de récolte intermédiaires dans une forêt de montagne et une pelouse altimontaine dans l'Andringitra méridional (Andrianony).

Sur le climagramme dérivé du quotient pluviothermique d'Emberger, on notera que le genre *Pronura* a colonisé toutes les zones bioclimatiques de Madagascar à l'exception du domaine subaride que seul investit partiellement *Paleonura anosyennica* (mais peut-être, le bassin d'Ambovombe, avec environ 550 mm de précipitations et un déficit en eau relativement modéré, comporte t'il quelques sites, plus ou moins en continuité avec l'Andohahelo, où la survie de cette espèce est possible ?). On remarquera aussi la répartition assez peu courante, à l'orthogonale des limites de zones bioclimatiques, c'est-à-dire selon une diagonale allant du frais-froid humide au sec-subaride chaud pour *Paleonura anosyennica* et *Pronura straturata*, répartition présentée également par le genre de Symphypléone *Rastriopes*.

Au total, les Collemboles Neanurinae, beaucoup plus inféodés aux strates édaphiques que les Symphypléones, plus atmophiles, montrent à Madagascar un type de peuplement assez peu différent de celui que nous analysons actuellement en Afrique : faible endémisme au niveau générique, généralisé par contre au niveau spécifique.

II. Symphypléones

Ce sous-ordre a déjà été analysé sur le plan de la biogéographie et de l'écologie régionale de manière approfondie (BETSCH, 1980), mais quelques éléments nouveaux, soit sur le plan taxinomique, soit dans l'appréhension des facteurs du milieu, permettent de préciser certaines origines du peuplement et quelques voies de colonisation pour des lignées qui ont investi les milieux ouverts.

Les Symphypléones sont, parmi les Collemboles, les plus inféodés au milieu épigé. Par le développement d'un système trachéen fonctionnel, par des adaptations complémentaires anatomiques et comportementales à la sécheresse chez deux familles évoluées, la conquête du milieu aérien, d'abord tamponné, au sein de la forêt, puis libre, dans les milieux ouverts comme les fourrés à *Philippia*, les pelouses altimontaines, les rochers et la surface des sols squelettiques, a été rendue possible de manière assez généralisée dans ce groupe. Il n'est donc pas étonnant que les peuplements de Symphypléones soient très souvent liés de manière directe plus aux types de formations végétales qu'aux sols.

1. Origine de la faune des Symphypléones malgaches et spéciation

a) Les genres de Symphypléones non endémiques des différents milieux forestiers et ouverts de Madagascar peuvent être répartis en cinq contingents :

- une cohorte de genres pantropicaux, au nombre de 7, parmi lesquels relativement peu peuvent être considérés comme primitifs (*Collophora*, *Sphyrotheca*, *Pararrhopalites* et dans une certaine mesure *Temeritas*), tous caractéristiques de forêts climaciques, les autres, plus récents, étant plutôt représentés dans des milieux forestiers jeunes ou à sols peu profonds ou des forêts dégradés (*Calvatomina* : forêt côtière sur alluvions quaternaires, forêt subhumide sclérophylle du versant occidental à *Uapaca bojeri*, forêts dont le sous-bois a été coupé ou abîmé, reboisements) et des milieux ouverts jeunes où une arrivée récente peut être suspectée (pelouses sur alluvions quaternaires côtiers pour *Bovicornia*, ou sur latérite nue pour *Denisiella*).

- un ensemble réduit de genres cosmopolites qui constituent dans le monde entier le fond de faune de toute litière (*Sphaeridia*, *Sminthurinus*), de biotopes plus ou moins hydromorphes (*Sminthurides*), auxquels on ajoutera *Stenognathellus*, rare et dont la répartition ne prête pas facilement à généralisation.

- deux genres anciens, présents de manière plus ou moins complète en Afrique et en Asie tropicale, y compris l'arc indonésien, dont l'inféodation à un milieu est fort différente :

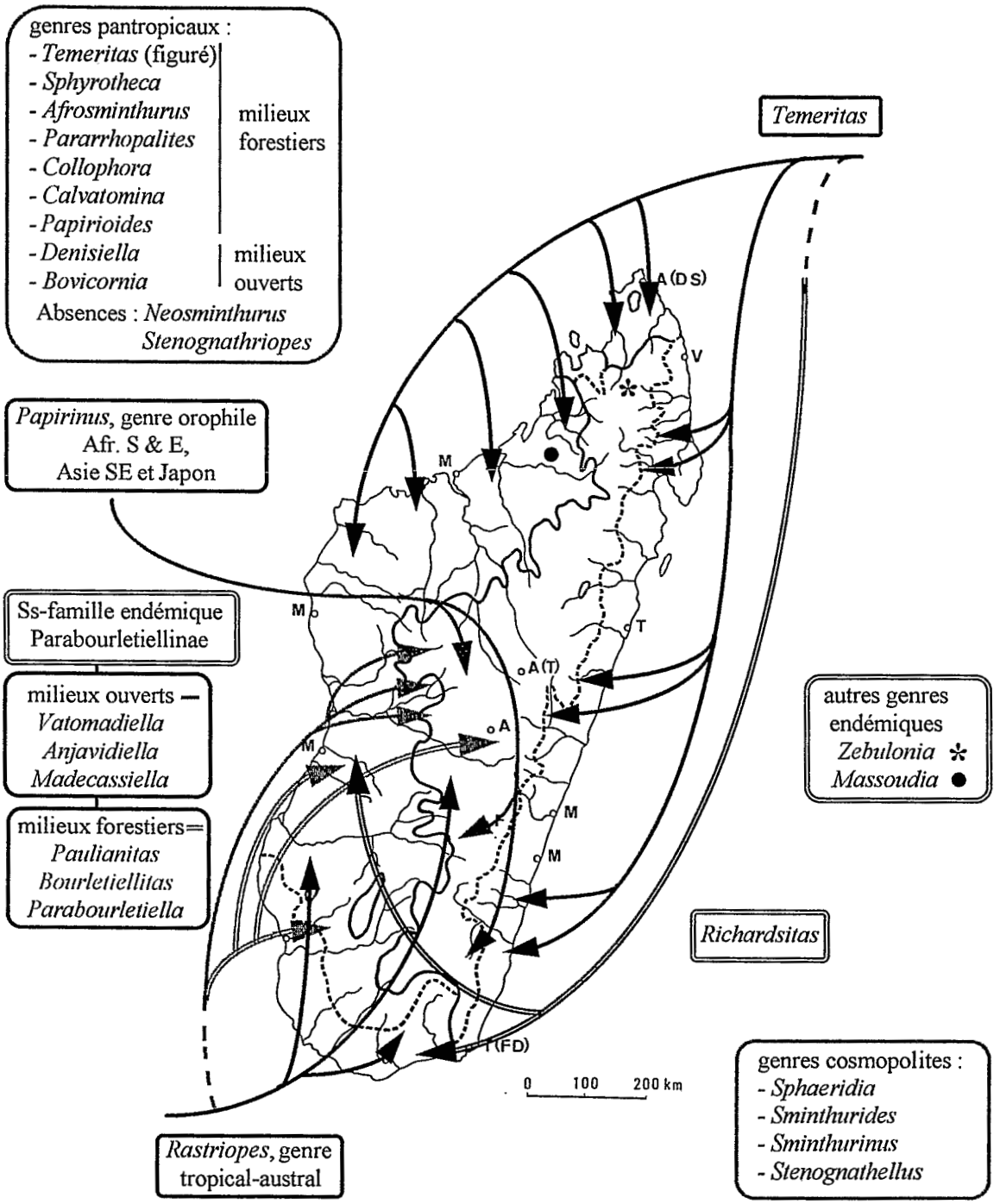


Fig. 3. Origine et différenciation des Collemboles Symphypléones de Madagascar.

* *Papirinus*, considéré (BETSCH, 1980) comme étant pratiquement à la racine de tous les Sphyrothecinae et présent sur les sommets à plus de 2000 m de l'Afrique du Sud (Drackensberg) et de l'Est (Kivu), de l'Asie (Himalaya - YOSII, 1966 - et Doi Inthanon, au nord-ouest de la Thaïlande - BEDOS, 1994) et, plus bas en altitude, au Japon (YOSII, 1954) ; à Madagascar, ce genre caractérise la litière des forêts denses humides de montagne, à partir de 1600 m, à une exception près que nous détaillerons plus loin (BETSCH, 1974 et 1980). Il est difficile de dire si, comme pour les Neanurinae évoqués plus haut, il s'agit d'une expansion à partir de l'Asie extrême orientale, ou d'un élément de faune froide sud-gondwanien secondairement orophile ; il n'a jamais été observé ni en Amérique (du Sud ou du Nord), ni en Australie.

* *Afrosminthurus*, connu en altitude basse à moyenne de l'Angola, des Iles Salomon et de Madagascar, dans une station par pays, ce qui laisse penser que son absence ailleurs n'est peut-être que le résultat d'un échantillonnage insuffisant.

- un genre oriental, *Papirioides* (Japon, Corée, Indonésie, Inde, Madagascar - dans ce dernier cas seulement dans des forêts fortement secondarisées, ce qui ferait penser à une importation).

- un genre que l'on qualifiera de tropical austral (ce qui est très différent d'un élément périantarctique, dont on connait chez les Collemboles des représentants uniquement en Araucanie, aux Kerguelen, en Tasmanie et en Nouvelle-Zélande), *Rastriopes*, qui a investi le fourré subaride à Euphorbes et Didiéréacées, les dalles rocheuses recouvertes de sols squelettiques supportant quelques *Uapaca bojeri* et les pavages de quartzite en prairie altimontaine dans le massif de l'Itremo (sans que d'autres stations intermédiaires aient pu être mises en évidence).

b) Les lacunes, principalement par rapport au contingent pantropical, sont surtout représentées par le genre le plus affine de *Papirinus*, *Neosminthurus*, qui n'est absent que de Madagascar, et par *Stenognathriopes*, genre très spécialisé, connu de l'Afrique, de l'Asie du sud-est et de la Guyane française (inédit) et qui est issu de la lignée des *Rastriopes*.

c) Les genres endémiques de Madagascar, au nombre de 9, ont trois origines :

- l'ancêtre du genre pantropical *Temeritas*, qui s'est divisé en un genre inféodé aux forêts des domaines humide, subhumide et sec (*Temeritas*) et un genre caractéristique des forêts et fourrés du domaine bioclimatique subaride dans le moyen Ouest et le Sud de l'île, *Richardsitas*, à spéciation réduite (BETSCH, 1975) ;

- la lignée tropicale australe des *Rastriopes*, dont l'évolution vers *Stenognathriopes* n'a pas atteint Madagascar, mais qui semble être la source la plus plausible phylétiquement de la sous-famille des Parabourletiellinae totalement endémique de l'île où elle a explosé en 6 genres (BETSCH, 1974a, 1975, 1977, 1980 ; BETSCH & WALLER, 1996) :

* trois genres de milieux forestiers :

• *Bourletiellitas*, dans les litières des forêts humides et subhumides de l'étage de moyenne altitude et de montagne (cf. HUMBERT & COURS DARNE, 1965), à spéciation d'intensité moyenne ;

• *Paulianitas*, de la litière de la forêt dense sèche de l'ouest en zone bioclimatique subaride, monospécifique ;

• *Parabourletiella*, dans les fourrés à Euphorbes et Didiéréacées du sud, monospécifique ;

* trois genres de milieux ouverts :

• *Anjavidiella*, sur les *Philippia*, où une spéciation très intense résulte à la fois de l'isolement des massifs montagneux, des altitudes où s'observent les fourrés dans un même massif (l'Andringitra est particulièrement démonstratif à ce point de vue) et du port des *Philippia* (par exemple feuilles apprimées ou non), les espèces d'*Anjavidiella* s'excluant mutuellement ;

• *Vatomadiella*, sur les rochers de faible développement dans les prairies altimontaines (Ankaratra, Itremo, Ibity), à spéciation d'intensité moyenne ;

• *Madecassiella*, sur les pavages et les grains grossiers de quartzite formant le substrat de fourrés à *Philippia*, connu pour le moment par une espèce de l'Ibity.

Il est certain que les massifs montagneux explorés à la fin des 30 mois de séjour à Madagascar ont bénéficié de l'expérience accumulée et qu'une reprise de collecte s'avère indispensable dans les premières stations prospectées (le massif du Tsaratanana, en particulier).

- pour deux genres monospécifiques connus d' une seule localité :

• *Zebulonia*, genre très original connu uniquement en forêt entre 1600 et 2000 m sur le Tsaratanana, issu de la lignée cosmopolite des *Sminthurinus* (Katiannidae) (BETSCH, 1970) ;

• *Massoudia*, seul genre endémique trouvé à Madagascar dans un milieu prairial strict, issu d'un ancêtre parmi les Bourletiellidae pouvant être soit pantropical soit paléarctique (BETSCH, 1974b).

2. Conditions écologiques de la répartition actuelle des Symphypléones

Le climagramme développé par MORAT montre que la très grande majorité des genres de Collemboles Symphypléones de Madagascar ont une répartition liée à des étages de végétation tels que définis par HUMBERT et COURS DARNE (1965).

Les espèces peuvent, pour un genre comme *Temeritas*, se répartir en trois contingents : l'un en forêt humide de basse altitude ; le second en forêt humide et subhumide de moyenne altitude, avec au sein de ces deux étages une subdivision en trois secteurs délimités sur le versant oriental, semble-t'il, par les deux seuils de Mandritsara et d'Ivohibe ; le troisième dans les forêts denses sèches de l'ouest où joue un gradient de sécheresse croissant depuis le Sambirano vers Morondava d'une part et vers Diégo Suarez d'autre part, les grands fleuves représentant des limites de répartition des espèces le long de ce gradient. A noter que, à partir de la région de Belo-sur-Tsibihina - Morondava, le bioclimat subaride peut se traduire par la seule présence de *Richardsitas* dans la forêt sèche dans la large plaine côtière, alors que dans la forêt de Manamby (un peu à l'est de Mahabo), sur un ressaut tertiaire, *Temeritas* et *Richardsitas* coexistent.

Le genre *Bourletiellitas*, absent dans la forêt humide de basse altitude, occupe les deux étages de végétation consécutifs (moyenne altitude et montagne) au sein du profil altitudinal.

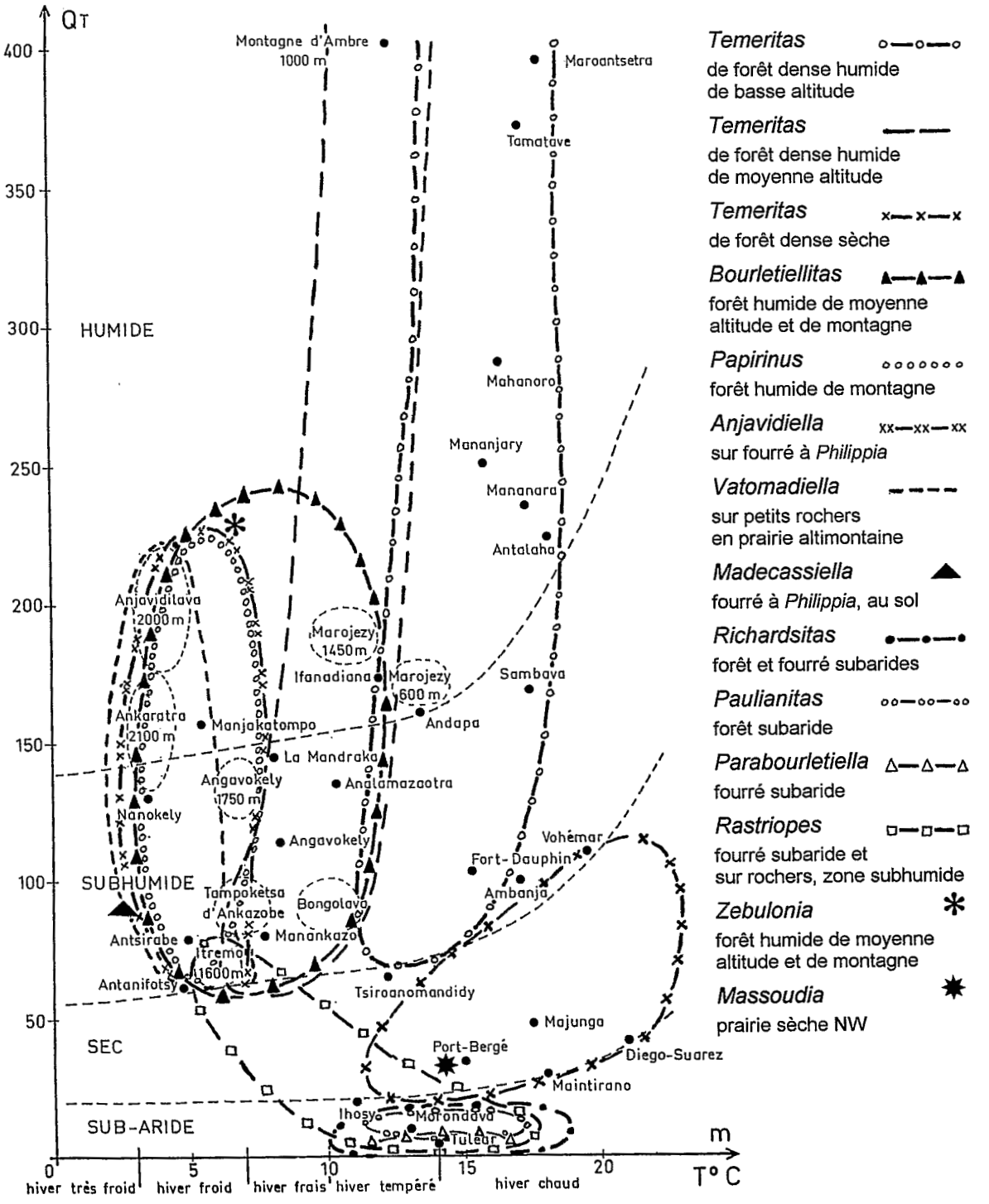


Fig. 4. Distribution des Collemboles Symphypléones de Madagascar sur le climagramme pluviothermique (fond de climagramme de MORAT 1969, simplifié).

Dans certains massifs montagneux, la corrélation entre les étages de végétation définis par HUMBERT et COURS DARNE et la répartition des genres de Symphypléones est bonne, même si le massif est à pente assez forte, comme au Marojezy, où les étages de végétation voient leurs limites abaissées. Mais dans les Chaînes Anosyennes (BETSCH, 1980), le relief est profondément entaillé par des vallées à pentes très abruptes et la corrélation ne s'est alors plus révélée exacte : à 150 m d'altitude, dans le fond de la vallée, la faune des Symphypléones était celle de l'étage de moyenne altitude (*Temeritas* sp 2 + *Bourletiellitas*) ; à 1050 m d'altitude, un fond de ravin au pied de la falaise, en forêt de moyenne altitude, présentait l'association caractéristique de la forêt de montagne (*Bourletiellitas* + *Papirinus*, donc sans *Temeritas*), ceci étant dû à une coulée d'air froid venant du sommet de la falaise (température abaissée de 2° C par rapport à une crête à 1100 m toute proche, éloignée de la falaise, qui montrait l'association de moyenne altitude / PAULIAN *et al.*, 1973). De telles anomalies sont vraisemblablement plus nombreuses mais n'ont pas été toutes identifiées.

Plusieurs genres occupent un domaine à hiver froid (et dans certaines stations à hiver très froid) dans les zones bioclimatiques humide et subhumide, où elles se sont inféodées à des formations végétales liées aux types de substrat édaphique : *Papirinus* en forêt de montagne lorsque le sol était suffisamment profond, *Anjavidiella* sur les fourrés (et parfois forêt) à *Philippia* lorsque le sol est squelettique, *Madecassiella* sur des substrats minéraux au sein des formations à *Philippia*, *Vatomadiella* sur les rochers en prairie altimontaine.

Rastriopes atteint lui aussi ce domaine montagnard, au moins dans l'Itremo, sur de grandes dalles rocheuses supportant des humus bruts et quelques *Uapaca bojeri*, mais son domaine principal demeure les forêts sèches et les fourrés du sud et sud-ouest en zone subaride. Ce type de distribution, avec un grand axe allant du subhumide froid au subaride chaud, déjà entrevu pour *Paleonura anosyennica* et *Pronura straturata*, est peu courant et mérite que l'on s'y arrête un peu : des enregistrements microclimatiques effectués dans le massif de l'Andringitra (PAULIAN *et al.*, 1971) montrent que les dalles rocheuses, biotope directement soumis aux rigueurs du climat stationnel, sans effet tampon quelconque d'un couvert végétal, comportent de nombreux microbiotopes bénéficiant d'une insolation forte (non compensée totalement par la déperdition thermique nocturne, l'air étant mauvais conducteur thermique) ; ceci permet à ces microbiotopes de voir leur température moyenne égaler celle de stations situés 500 mètres plus bas d'une part, et d'abriter, par le jeu des variations thermiques journalières, des populations se déplaçant continuellement entre les deux ou trois biotopes proches, à température la plus favorable d'autre part. On peut alors considérer que le caractère rigoureux de l'hiver tel qu'il est représenté dans le climagramme peut se trouver pondéré au niveau de certains microbiotopes ; dans ces conditions, l'inféodation d'une lignée dans un étage montagnard peut ne demander qu'une adaptation au froid relativement modérée. Pour le genre *Rastriopes*, le domaine où il s'est inféodé a une amplitude pluviométrique limitée, comme figuré, aux zones bioclimatiques subhumide à subaride, mais une amplitude thermique réelle plus réduite que ne le suggère le climagramme.

Les conditions écologiques examinées globalement ci-dessus ont-elles joué de manière relativement permanente depuis quelques millions d'années sur le peuplement des Symphypléones ? Des alternances de périodes pluvieuses et plus sèches ont vraisemblablement vu subsister des domaines relativement stables, principalement en altitude, même si leurs conditions écologiques ont évolué, essentiellement d'ailleurs sur l'axe pluviométrique du climagramme. Les périodes sèches ont alors isolé les peuplements de stations d'altitude, augmentant le taux de différenciation générique.

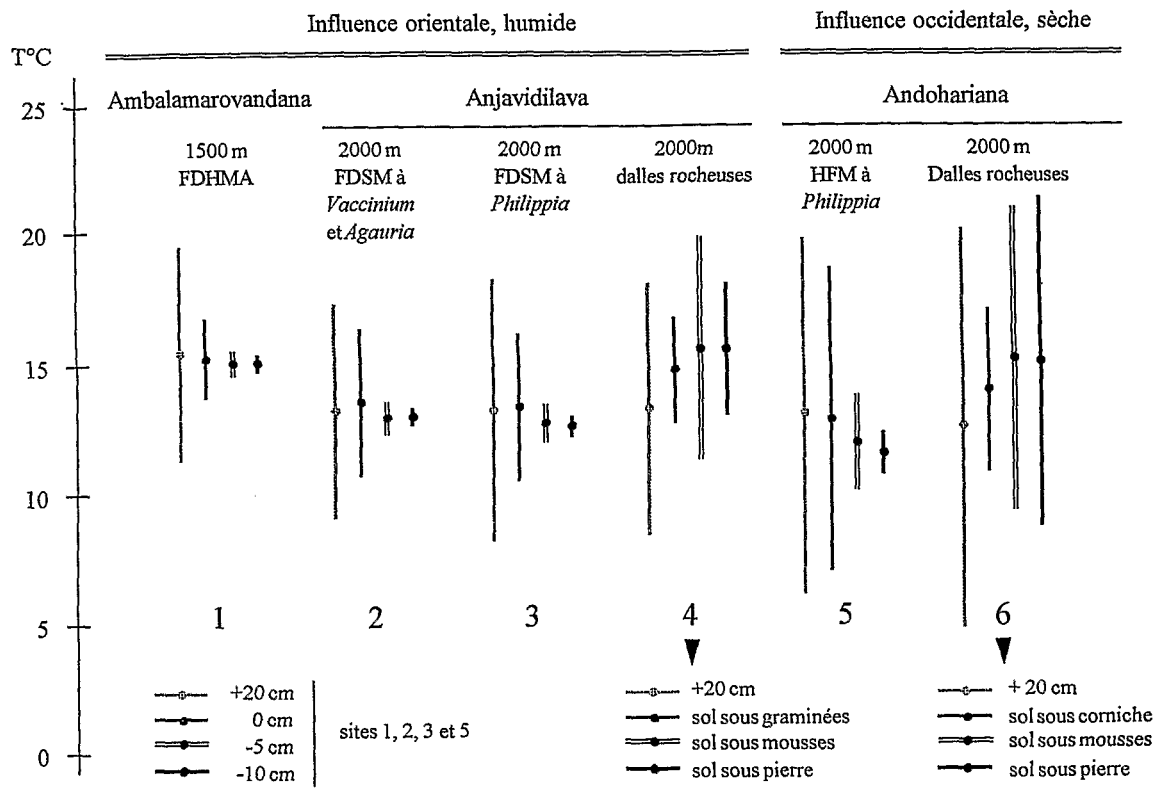


Fig. 5. Massif de l'Andringitra. Données thermiques journalières (moyennes et écarts) en saison des pluies 1970-71 (fin novembre, décembre et janvier) dans les principaux biotopes (d'après les données de PAULIAN *et al.*, 1971).

On remarquera ainsi que :

- l'étage oriental de basse altitude ne comporte aucun genre de Symphypléone endémique ;

- la région occidentale de basse altitude en bioclimat sec ne comporte aucun genre endémique en forêt, mais un genre endémique (*Massoudia*) en milieu ouvert, prairial ;

- l'étage oriental de moyenne altitude a vu un genre forestier endémique (*Bourletiellitas*), et localement un second (*Zebulonia*) au Tsaratanana, se différencier ;

- l'étage montagnard comporte un genre endémique en forêt (commun avec la moyenne altitude) et trois genres endémiques dans les milieux ouverts ou au moins à végétation basse à *Philippia* (*Anjavidiella*, *Vatomadiella*, *Madecassiella*) ;

- la forêt dense sèche occidentale en zone bioclimatique subaride voit deux genres endémiques se différencier (*Paulianitas* et *Richardsitas*) ;

- le fourré xérophile du sud et du sud-ouest, en zone bioclimatique subaride, comporte deux genres endémiques (*Parabourletiella* et *Richardsitas*, ce dernier étant donc commun entre les deux formations climaciques de la zone subaride).

Il en ressort (ce qui émanait déjà de BETSCH, 1980) que la différenciation de genres endémiques est nulle dans l'étage oriental de basse altitude et s'amplifie selon deux gradients :

• un gradient de température, à l'est, en zones bioclimatiques humide et subhumide ;

• un gradient de sècheresse, à l'ouest, en zone sèche, et surtout dans le sud-ouest et le sud, subarides.

La forêt dense humide de basse altitude apparaît donc comme la formation végétale commune au plus grand nombre de sites dans la zone intertropicale. A Madagascar, cet étage de végétation n'a pas contraint les Symphypléones à une différenciation autre qu'au niveau spécifique.

En revanche, les milieux ouverts, prairies, fourrés ou rochers, sont pour beaucoup d'entre elles des formations très anciennes puisque quatre genres endémiques de Symphypléones, dont un dans le milieu prairial de l'ouest, s'y sont développés.

Une dernière remarque à propos de l'étagement des Symphypléones sur le transect forêt dense humide de basse altitude - forêt de montagne : cet étagement n'a été échantillonné, et donc analysé, que dans deux endroits seulement au monde, à Madagascar tel qu'il vient d'être décrit, et au Doi Inthanon (BEDOS, 1994) dans le nord-ouest de la Thaïlande. Au Doi Inthanon, *Papirinus* y a été rencontré jusqu'à 1750 m (où il coexiste avec *Neosminthurus*, ce qui n'est pas le cas à Madagascar), altitude au delà de laquelle il est remplacé par *Allacma*, genre typiquement paléarctique ; ici, l'affrontement des plaques indienne et asiatique a amené une superposition des peuplements pantropicaux et paléarctiques.

B. Ordre des Protoures (Insectes Aptérygotes)

Ce groupe a été étudié sur le plan systématique par CONDE (1960, 1961a et b) et par NOSEK (1978). Ce dernier auteur a décrit 8 espèces nouvelles *d'Eosentomon*, 4 espèces *d'Australentulus*, une espèce de *Berberentulus*, une espèce de *Silvestridia* et deux genres nouveaux, *Madagascarentomon* (monotypique, pour *M. condei*) et *Madagascaridia* (également monotypique, pour *M. condei*).

* Les affinités des Protoures (BETSCH & NOSEK, 1978) semblent doubles :

- avec des espèces africaines, dans le genre *Berberentulus* ;

- avec des éléments indo-australiens, en particulier le genre *Australentulus* où les parentés les plus étroites existent avec des espèces d'Australie, de Malaisie et du sud de l'Inde, et parmi les *Eosentomon*, avec une espèce thaïlandaise et une espèce australienne.

Berberentulus breviunguis (Condé, 1961) et *Protentomon pauliani* Condé, 1961 ont toutes deux une répartition incluant Madagascar, la Réunion et l'Inde.

Silvestridia ivontakaensis est affine d'une espèce du Sud-est asiatique.

* L'endémisme touche 18 espèces, sur les 21 espèces connues, dont deux sont les espèces-type de genres nouveaux. Parmi celles-ci, 6 espèces, dont 5 décrites par NOSEK (1978), *Madagascaridia condei* et *Madagascarentomon condei*, trois *Eosentomon* (*E. squamigerum* Condé, 1961, *E. tapiasum*, *E. ankarafantsikaense*) *et Silvestridia ivontakaensis* peuvent être considérées comme des éléments typiquement malgaches.

* La répartition des Protoures à Madagascar, déjà figurée sur cartes (NOSEK, 1978 ; BETSCH & NOSEK, 1978) pour les espèces décrites par NOSEK, doit être complétée par le site de Lokobe (Nosy Be) pour *Eosentomon squamigerum*, les Hauts Plateaux à l'est de Tananarive *pour Berberentulus breviunguis*, la forêt de montagne d'Angavokely pour *Australentulus ravenalensis* François, 1994.

On remarquera que ces répartitions ne débordent que peu, pour les espèces les plus expansives, de la région orientale et centrale. La région du Sambirano (classée subhumide par HUMBERT & COURS DARNE, 1965 et humide par CORNET, 1974) constitue la limite nord de répartition des Protoures. En particulier, tout l'ouest situé au sud de la Betsiboka et le sud subaride (à l'exception d'une station très proche géographiquement de l'Andohahelo) n'ont fourni aucun Protoure.

* Sur le plan écologique, on notera que :

- certaines espèces ont une répartition très limitée : *Australentulus betschi* dans la forêt dense sèche de l'Ankarafantsika, *Australentulus ravenalensis* à Angavokely à 1750 m, *Australentulus dauphinense* et *Berberentulus ruseki* dans un haut fourré arbustif de montagne à *Philippia* dans les Chaînes Anosyennes à 1900 m d'altitude, *Silvestridia ivontakaensis* dans la forêt humide de basse altitude près de Mananara, *Madagascarentomon condei* dans la forêt humide de moyenne altitude sur le Tampoketsa d'Ankazobe.

- trois espèces ont une répartition large : si *Eosentomon thibaudi* ne déborde pas des domaines humide et subhumide, deux autres espèces montrent des incursions plus ou moins importantes hors de ces domaines, *Madagascaridia condei*, qui a été trouvée dans la forêt sèche de l'Ankarafantsika, et *Eosentomon ankarafantsikaense*, qui a de plus été récoltée dans la réserve n° 11 d'Andohahelo, dans sa partie sèche, le fourré à Didiéréacées et Euphorbes (cf. la remarque déjà faite plus haut, à propos de *Paleonura anosyennica*).

- *Eosentomon tapiasum* est limité pour ce qui concerne le preferundum thermique à la forêt humide de montagne de l'Ankaratra et aux forêts sclérophylles à *Uapaca bojeri* du centre.

- enfin, une répartition non expliquable actuellement, incluant une forêt côtière sur sable près de Fort Dauphin, une forêt subhumide de basse altitude dans le Sambirano, une forêt sclérophylle à *Uapaca bojeri* et une station xérophylle sur cipolin dans le centre, et une forêt sclérophylle de montagne à *Philippia* à Anjavidilava, pour *Eosentomon massoudi*. Cette répartition comporte une partie strictement limitée par un preferundum thermique froid et une partie à exigence hydrique limitée (subhumide) mais à large spectre thermique (hiver frais à hiver chaud). Vraisemblablement, comme pour *Rastriopes*, des microbiotopes plus chauds dans les zones rocheuses sommitales pourraient amener une correction de cette répartition « à l'orthogonale » sur le climagramme vers une répartition plus « en diagonale », selon un axe froid humide - chaud subhumide.

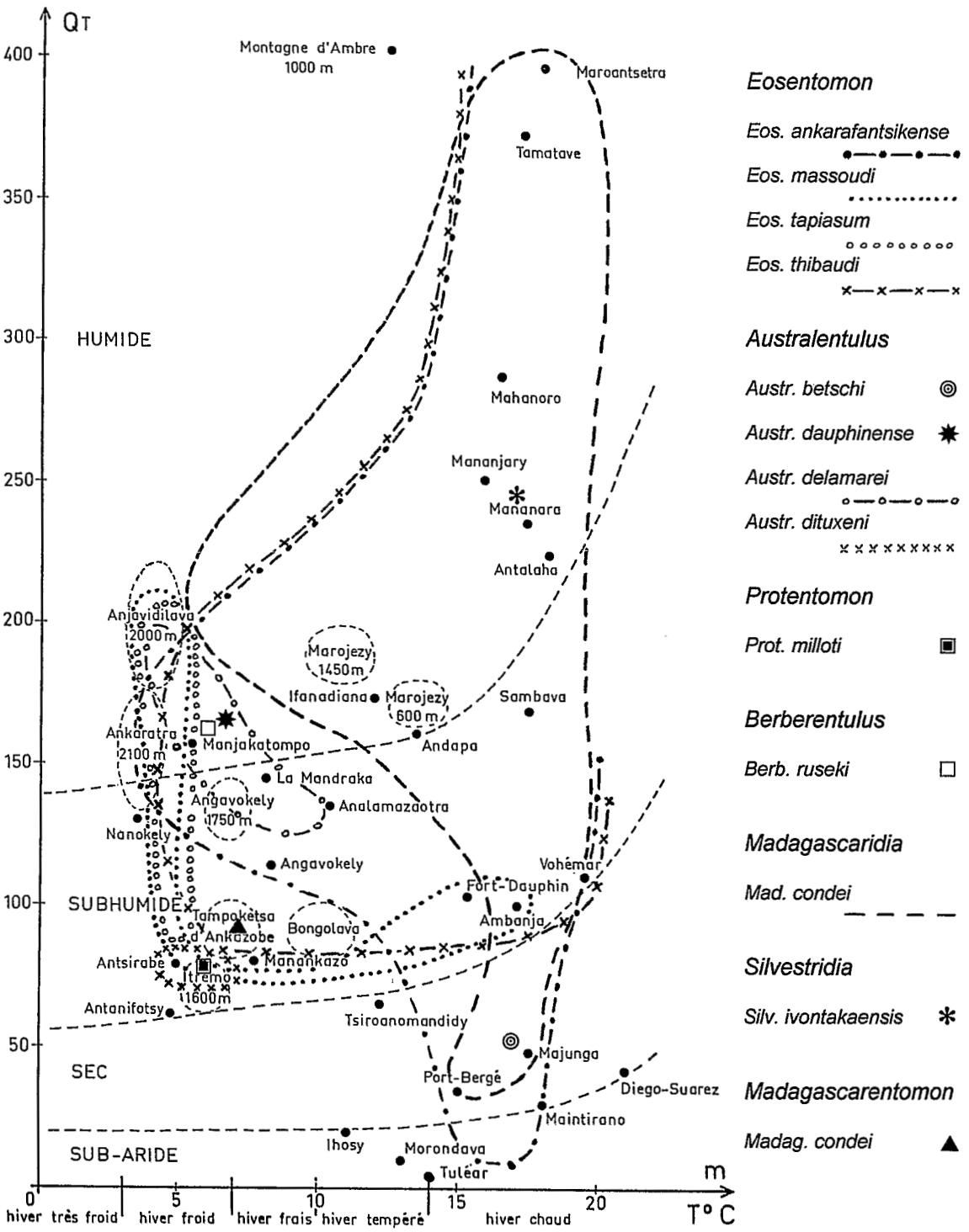


Fig. 6. Distribution des Protoures de Madagascar sur le climagramme pluviothermique (fond de climagramme de MORAT 1969, simplifié).

C. Diploures Campodés (Insectes Aptérygotes)

Ce groupe d'Aptérygotes très fortement liés au sol sera envisagé seulement dans les grandes lignes de sa répartition globale, puisque les espèces décrites par CONDE (1953 et 1956 essentiellement) proviennent de récoltes, limitées dans l'espace et le temps, en chasse à vue par REMY (Nosy Be et presqu'île d'Ampasindava, région de Tananarive, Tuléar et Fort Dauphin en saison sèche 1947), PAULIAN (Tsaratanana) et VADON (région de Maroantsetra). Il n'est donc pas possible, comme pour les Collemboles et les Protoures, d'en fournir une répartition géographique complète, et *a fortiori* écologique.

Une douzaine d'espèces ont été identifiées (CONDE, 1953 et 1956) dans les genres *Lepidocampa* (*L.*), *L.* (*Paracampa*), *Campodea* (*Indocampa*), *Notocampa* (*Nesocampa*) sous-genre nouveau et *Campodella*.

CONDE note qu' « un rapprochement s'impose entre la faune malgache et la faune indo-malaise. .. à l'exception de *Nesocampa*, les sous-genres rencontrés à Madagascar sont aussi les seuls présents en Indo-Malaisie... Par contre, il n'existe pas d'affinités certaines avec la faune africaine ». Pour ce dernier point, l'auteur note que la faune africaine est très mal connue et que les éléments affines en Afrique sont en fait à répartition de type gondwanien ou inter-tropicale. De même, *Lepidocampa* (*L.*) *Giffardii*, connue des îles Hawaii, présente dans les environs immédiats de Tananarive, semble être allochtone.

Enfin, *Campodella Milloti*, d'Ambohitantely (Tampoketsa d'Ankazobe), fait partie d'un genre connu du Natal et, avec quelques réserves, d'Australie méridionale (CONDE, 1956).

D. Pauropodes (Myriapodes)

Les informations sur ce groupe de Myriapodes également très lié au sol concerneront les affinités globales et certaines tendances générales de répartition dans l'île puisque REMY a récolté lui-même ce matériel entre 1947 et 1957 (Nosy Be, presqu'île d'Ampasindava, régions de Tananarive, de Tuléar et de Fort Dauphin, la côte est de part et d'autre de Tamatave, le massif de l'Ankaratra) et lui a donc accordé une attention spéciale dans la prospection. La relative limitation spatiale de ses récoltes ne permet toutefois pas d'analyser en détail les différenciations sur place des lignées, qu'il s'agisse du niveau générique ou spécifique. Le matériel de Madagascar issu des extractions à sec effectuées par BETSCH (de 1965 à 1973) n'a pas pu être étudié, faute de spécialiste disponible sur la faune tropicale.

A l'époque de sa contribution majeure sur les Pauropodes, REMY (1956 et 1960 ; REMY & BITTARD, 1956 ; REMY & BELLO, 1960 ; REMY & ROLLET, 1960) déplorait la connaissance trop rudimentaire de la faune mondiale pour pouvoir préciser les affinités de la faune malgache et affirmer les taux d'endémisme rencontrés (de l'ordre de 75%) : l'auteur avait en effet décrit plus d'espèces nouvelles de Madagascar qu'il n'existait d'espèces connues de l'Afrique tropicale.

Cinq familles sur sept sont représentées à Madagascar. Un genre, *Rabaudauropus*, est endémique. Les affinités relevées existent avec les faunes d'Europe, d'Afrique, d'Indo-Malaisie et de la région australienne. Concernant cette dernière région, *Samarangopus*

(de Java, et peut-être d'Australie et de Nouvelle-Zélande) ainsi que *Brachypauropoides* et *Hansenauropus* (uniquement de Nouvelle-Zélande) sont présents à Madagascar.

Le nord-ouest de Madagascar a fourni un fort contingent de formes nouvelles (dont le genre endémique *Rabaudauropus*), une forte majorité d'entre elles provenant exclusivement de cette région. Les Hauts-Plateaux hébergent des formes inédites, dont les ¾ sont exclusives de cette région, et, mais non exclusivement, les formes qui n'avaient été rencontrées auparavant que dans la zone tempérée de l'hémisphère nord ; par contre, ils ne renferment pas les espèces qui avaient été signalées des régions tropicales hors de Madagascar. Le sud-ouest comporte moins de formes inédites que le sud-est, mais il s'agit vraisemblablement là d'un effet dû à l'échantillonnage en saison sèche dans ce secteur hautement contraignant sur le plan pluviothermique pour le groupe des Pauropodes.

E. Ostracodes strictement terrestres (Crustacés)

Ce groupe de microarthropodes présent à Madagascar dans la litière, le sol et, pour une station de montagne, dans les mousses sur un rocher en corniche, est d'un intérêt écologique exceptionnel (DANIELOPOL & BETSCH, 1980) : il se rencontre dans des biotopes bien drainés, avec l'ensemble des groupes strictement terrestres, hygrophiles, c'est-à-dire vivant dans une atmosphère à taux important de vapeur d'eau, de la litière et du sol, alors que ses adaptations morphologiques montrent qu'il y prolonge les milieux aquatiques. En effet, dans le genre *Mesocypris*, les valves et les appendices sont spécialisés dans le sens du maintien de l'eau autour du corps de l'animal, les autres caractéristiques montrant tout de même une adaptation à la vie, au déplacement et à une alimentation dans un système poreux non saturé ; dans le genre endémique *Terrestricandona*, la morphologie montre de très grandes analogies avec des Ostracodes interstitiels.

La répartition des trois espèces d'Ostracodes à Madagascar, figuré déjà sur une carte et un climagramme pluviothermique dans la note citée ci-dessus, confirme ces caractéristiques originales par une restriction au domaine humide et subhumide (allant jusqu'à la forêt du Bongolava et aux forêts sclérophylles de moyenne altitude - Col des Tapias, près d'Antsirabe - et de montagne) pour les deux espèces de *Mesocypris*, et, pour *Terrestricandona*, le seul domaine humide, dans des stations très arrosées comme la Baie d'Antongil, le Marojezy et Anjavidilava.

Dans le reste du monde, les Ostracodes peuplant de tels biotopes terrestres ne sont connus pour le moment qu'en Afrique orientale (bien qu'ici, les biotopes soient presque aquatiques ou très mouillés par des embruns de cascades) et australe (un sol riche en humus et hébergeant des groupes strictement terrestres), de Nouvelle-Zélande dans des feuilles mortes et de l'humus de forêts subtropicales à subantarctiques et du sud-est de l'Australie (sol). La bordure orientale du bassin du Congo, près des contreforts du Kivu, en ont fourni très récemment (A. HEYMER, récolteur, comm. pers.), dans des conditions tout à fait identiques à celles rencontrées à Madagascar. Dans les autres régions tropicales, les données sont absentes, mais signalons que les très nombreux prélèvements de litière et de sol extraits à sec en Guyane n'ont fourni aucun Ostracode terrestre.

Les affinités des Ostracodes malgaches sont africaines dans le genre *Mesocypris* dont les deux espèces appartiennent au groupe *terrestris*, alors que le groupe *audax* (australien et néo-zélandais) n'est pas représenté à Madagascar. Quant au genre

endémique *Terrestricandona*, monospécifique, ses liens les plus étroits sont avec des Ostracodes interstitiels vivant en milieu saturé en eau, biogéographiquement éloignés (Europe ?).

DISCUSSION / CONCLUSION

Les groupes de microarthropodes du sol et de biotopes assez étroitement liés au sol que nous venons d'envisager montrent des caractéristiques divergentes quant aux origines et aux types de différenciation locale.

• L'ancienneté des groupes de microarthropodes est très grande, mais malgré des évolutions très importantes, et donc longues, pour certains d'entre eux (Symphypléones par exemple), leurs lignées les plus récentes devaient certainement être bien différenciées au moment de la fracturation du continent gondwanien.

• Il apparaît que la localisation verticale, au sein d'un profil sol-litière, d'un groupe de microarthropodes, qui est fonction des adaptations qu'il a développées dans le domaine de l'affranchissement du milieu édaphique fortement tamponné particulièrement du point de vue hygrométrique, a donné à ce groupe des capacités de déplacement gouvernant très largement son expansion. Ainsi, le pouvoir d'inféodation des Symphypléones, atmophiles et bons sauteurs, à des milieux nouveaux, en particulier les milieux ouverts, est-il très supérieur à celui des groupes fortement liés aux strates édaphiques comme les Poduromorphes, les Protoures, les Diploures et les Pauropodes ; les Symphypléones constituent aussi le groupe qui présente à Madagascar la répartition la plus liée aux caractéristiques de la végétation.

Les Symphypléones ont de ce fait pu avoir une expansion géographique rapide dans les ceintures intertropicales évoluant selon les positions des pôles et il est beaucoup plus difficile de dire, pour ce groupe, quel est le gradient géographique d'évolution des lignées, par rapport aux *Paleonurini* par exemple ; leur répartition en ceintures holotropicale, holarctique ou holantarctique, est beaucoup plus homogène, à l'exception de quelques rares genres primitifs, comme *Papirinus*, dont le domaine est géographiquement, altitudinalement et écologiquement restreint. Mais, on notera que les éléments austraux sont limités au genre *Rastriopes*, (peut-être secondairement) austro-tropical, et aux six genres endémiques qui sont issus de cette lignée.

Pour tous les autres groupes, les représentants malgaches ont des affinités avec des lignées plus étroitement limitées ou montrent des lacunes larges (au niveau des tribus ou des familles) avec certaines régions biogéographiques :

- les Poduromorphes Neanurinae ne comportent à Madagascar qu'une tribu, les Paleonurini, à affinités principalement africaines, sur trois (les deux autres étant indo-malaises) ;

- les Protoures malgaches ont des affinités africaines, mais surtout indo-australiennes ;

- les Diploures montrent surtout des affinités avec la faune indo-malaise, en sus d'un contingent de genres pantropicaux ;

- les Pauropodes malgaches, bien qu'ayant des liens avec plusieurs zones biogéographiques (y compris holarctique), ont des affinités particulièrement fortes, pour certains genres, avec l'Australie, la Nouvelle-Zélande et l'arc indonésien.

- les Ostracodes terrestres, certainement passés assez récemment du domaine aquatique strict au sol et à la litière, ont des relations proches avec des éléments est- et sud-africains, plus éloignées avec la région australienne.

Au total, un groupe atmophile comme les Collemboles Symphypléones a vu le contingent pantropical et austro-tropical fournir l'essentiel de son peuplement allochtone et endémique au niveau générique, avec des lacunes très peu nombreuses, alors que pour les autres groupes, édaphiques, les affinités sont plus restreintes sur le plan biogéographique, les plus fréquentes étant indo-malaises et africaines.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BEDOS, A., 1994. Les Collemboles édaphiques du massif du Doi Inthanon (Thaïlande) : biodiversité et écologie en forêt tropicale. Thèse Univ. Paul Sabatier, Toulouse III, 1807 : 320 p.

BETSCH, J.M., 1970. Etude des Collemboles de Madagascar. I. - Description d'un nouveau genre de Symphypléone : *Zebulonia*. Rev. Ecol. Biol. Sol, 7: 51-70.

BETSCH, J.M., 1974a. Etude des Collemboles de Madagascar. II. - Principaux cadres génériques des Symphypléones de l'étage montagnard. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3è sér., 219: 529-569.

BETSCH, J.M., 1974b. Etude des Collemboles de Madagascar. III. - Un nouveau genre de Bourletiellidae (Symphypleona) : *Massoudia griveaudi* n. g., n. sp. Rev. Ecol. Biol. Sol, 11: 561-567.

BETSCH, J.M., 1975. Etude des Collemboles de Madagascar. IV. - Deux nouveaux genres de Symphypléones à dimorphisme sexuel important : *Parabourletiella* et *Richardsitas*. Rev. Ecol. Biol. Sol, 12: 477-485.

BETSCH, J.M., 1977. Etude des Collemboles de Madagascar. V. - Sur deux Symphypléones de la forêt dense sèche en secteur bioclimatique subaride. Bull. Soc. Entom. Fr., 82: 119-125.

BETSCH, J.M., 1980. Eléments pour une monographie des Collemboles Symphypléones (Hexapodes, Aptérygotes). Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris, sér. A, 116: 227 p.

BETSCH, J.M. & J. NOSEK, 1978. Les Protoures de Madagascar. II. Ecologie, phylogénie et zoogéographie. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3è sér., 512: 29-42.

BETSCH, J.M. & A. WALLER, 1996. Etude des Collemboles de Madagascar. VI. Un nouveau genre de Symphypléone Parabourletiellinae, de l'étage montagnard. Bull. Soc. Entom. Fr. (sous-presse).

CASSAGNAU, P., 1983. Un nouveau modèle phylogénétique chez les Collemboles Neanurinae. Nouv. Rev. Ent., 13 (1): 3-27.

CASSAGNAU, P., 1988. Les Collemboles Neanurinae des Massifs du sud de l'Inde et de Ceylan. Trav. Lab. Ecob. Arthr. édaph. Toulouse, 5 (4): 21-51.

CASSAGNAU, P., 1991. Les Collemboles Neanurinae de l'Himalaya. II. *Paranurini* et *Paleonurini* paucituberculés. Trav. Lab. Ecob. Arthr. édaph. Toulouse, 6 (4): 1-20.

CASSAGNAU, P., 1996. Collemboles Paleonurini primitifs de l'Afrique et de Madagascar. Ann. Soc. Ent. Fr. (sous presse).

CASSAGNAU, P. & L. DEHARVENG, 1980. Sur l'intérêt biogéographique et cytogénétique d'un nouveau genre de Collemboles Neanurinae : le genre *Travura* n.g. Trav. Lab. Ecob. Arthr. édaph. Toulouse, 2 (2): 1-12.

CONDE, B., 1953. Campodéidés de Madagascar et de l'île de la Réunion. Mém. Inst. Scient. Madagascar, E, 4: 617-637.

CONDE, B., 1956. Présence à Madagascar du genre *Campodella* Silvestri. Le Naturaliste Malgache, 8: 183-185.

CONDE, B., 1960. Un extraordinaire Protoure malgache (*Eosentomon squamigerum* n. sp.). Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 2è sér., 32 : 422-424.

CONDE, B., 1961a. Un Protoure nouveau à distribution indo-madécasse. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 2è sér., 33 : 318-321.

CONDE, B., 1961b. Protoures Protentomonidés de la région malgache. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 2è sér., 33 : 415-420.

CORNET, A., 1974. Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar. Publ. ORSTOM, notice explicative n° 55: 1-28 ; 1 carte au 1/2 000 000.

DANIELOPOL, D.L. & J.M. BETSCH, 1980. Ostracodes terrestres de Madagascar : Systématique, origine, adaptations. Rev. Ecol. Biol. Sol, 17: 87-123.

DEHARVENG, L. & A. BEDOS, 1992. *Blasconurella*, a new genus of Neanurinae (Insecta Collembola) from Thailand with five new species. Trop. Zool., 5: 299-311.

DEHARVENG, L. & A. BEDOS, 1993. New *Paleonura* and *Pronura* species (Collembola Neanurinae) from Thailand. Zool. Scn., 22 (2): 183-192.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. & Z. MASSOUD, 1967. Un groupe panchronique : les Collemboles . Essai critique sur *Rhyniella praecursor*. Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.), 3 (3): 625-629.

EMBERGER, L., 1930. Sur une formule applicable en géographie botanique. C.R. Acad. Sc. Paris, 191: 389.

EMBERGER, L., 1955. Une classification biogéographique des climats. Rec. trav. lab. bot. géol. zool. Fac. Sc. Montpellier, sér. bot., 7: 3-43.

FRANÇOIS, J., 1994. Une nouvelle espèce de Protoure de Madagascar : *Australentulus ravenalensis* (Protura, Acerentomidae). Bull. Soc. Ent. Fr., 99: 69-72.

HUMBERT, H. & G. COURS DARNE, 1965. Carte internationale du tapis végétal et des conditions écologiques au 1/1 000 000. Notice de la carte de Madagascar. Trav. Sect. scient. techn. Inst. Français Pondichéry; H.S. 6: 164 p. 3 cartes.

JEANNEL, R., 1961. La Gondwanie et le peuplement de l'Afrique. Ann. Mus. Roy. Afr. Centr. Tervuren, 102: 1-161.

MORAT, P., 1969. Note sur l'application à Madagascar du quotient pluviothermique d'Emberger. Cah. ORSTOM, sér. Biol., 10: 117-132.

NOSEK, J., 1978. Madagascarian Protura. I. Taxonomy. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3è sér., 512: 3-28.

PAULIAN, R., 1961. La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. Faune de Madagascar, Publ. IRSM Tananarive, 13: 484 p.

PAULIAN, R., 1975. La position de Madagascar dans le double problème du peuplement animal et des translations continentales. Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris, sér. A, 88: 55-70.

PAULIAN, R., J.M. BETSCH, J.L. GUILLAUMET, C. BLANC & P. GRIVEAUD, 1971. R.C.P. 225. Etude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. I. Le massif de l'Andringitra. 1970-1971. Géomorphologie, climatologie et groupements végétaux. Bull. Soc. Ecol., 2: 189-266.

PAULIAN, R., C. BLANC, J.L. GUILLAUMET, J.M. BETSCH, P. GRIVEAUD & A. PEYRIERAS, 1973. Etude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. II. Les Chaînes Anosyennes. Géomorphologie, climatologie et groupements végétaux (Campagne RCP. 225, 1971-1972). Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3è sér., 118: 1-40.

REMY, P.A., 1956. Pauropodes de Madagascar. Mém. Inst. Scient. Madagascar, A, 10: 101-229.

REMY, P.A. & J. BELLO, 1960. Pauropodes du massif de l'Ankaratra. Mém. Inst. Scient. Madagascar, A, 14: 71-93.

REMY, P.A. & G. BITTARD, 1956. Contribution à l'étude des Pauropodes malgaches. Mém. Inst. Scient. Madagascar, A, 11: 111-126.

REMY, P.A. & G. ROLLET, 1960. Pauropodes de la côte orientale de Madagascar. Bull. Soc. Hist. Nat. Moselle, 38: 201-236.

YOSII, R., 1954. Springschwänze des Ozé-Naturschutzgebietes. Scient. Res. Ozegahara Moor, Tokyo: 777-830.

YOSII, R., 1966. Collembola of Himalaya. J. Coll. Arts Sc. Chiba Univ., 4: 461-531.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 559-562

BIOGEOGRAPHIE DES ECREVISSES MALGACHES (DECAPODA : PARASTACIDAE)

Bako RABERISOA [1], Jean-Marc ELOUARD [2] & Estelle RAMANANKASINA [1]

[1] *Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques, Université d'Antananarivo, 101 Antananarivo,* MADAGASCAR

[2] *Laboratoire de Recherches sur les Systèmes Aquatiques et leur Environnement, B.P. 434, 101 Antananarivo,* MADAGASCAR

ABSTRACT.- The authors present the disbribution of the six Malagasy Crayfish species (Decapoda: Parastacidae: *Astacoides*) with regard to field conditions, potential distributions and threats agains their survival.

KEY-WORDS.- Distribution, Crayfish, *Astacoides*, Madagascar

RESUME.- Les auteurs présentent la distribution des six espèces d'écrevisses malgaches (Decapoda: Parastacidae: *Astacoides*) en regard des conditions du milieu, d'une distribution potentielle et des menaces pesant sur leur survie.

MOTS-CLES.- Distribution, Ecrevisses, *Astacoides*, Madagascar

INTRODUCTION

Madagascar est l'un des rares pays de la zone intertropicale à héberger des écrevisses. Six espèces strictement endémiques à l'île, appartenant au genre *Astacoides* (Decapoda: Parastacidae) sont actuellement répertoriées : *A. caldwelli* (Bate, 1865), *A. granulimanus* (Monod & Petit, 1929), *A. betsileoensis* (Petit, 1923), *A. crosneri* Hobbs, 1987, *A. petiti* Hobbs, 1987 et *A. madagascariensis* (Edwards & Audouin, 1839). La présence d'écrevisses à Madagascar est d'autant plus notable qu'elles sont absentes du sous-continent Indien et de l'Afrique continentale.

Ces Macrocrustacés sont actuellement fortement menacés de disparition du fait de la destruction de leur habitat (déforestation), de prélèvements trop importants en vue d'exploitation commerciale et, à un moindre titre, du fait de l'ouverture de communications entre bassins versants.

ECOLOGIE

L'écologie des *Astacoides* est très semblable à celle des espèces des régions tempérées. Elles fréquentent les eaux claires et fraîches des petits cours d'eau ombragés,

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

aux pH variant entre 4 et 6, sont omnivores, s'abritent dans des terriers et présentent une activité crépusculaire.

Du fait de leurs exigences thermiques, de la qualité des eaux (non turbides) et du biome (zone forestière), elles sont localisées dans les petits cours d'eau situés entre 600 et 1900 m d'altitude, essentiellement sur la côte est (toutes les espèces). Sur la côte ouest elles colonisent uniquement les hauts cours de certains bassins situés à des altitudes supérieures à 1200 m. A l'ouest, seules *A. caldwelli*, *A. betsileoensis* et *A. madagascariensis* sont présentes. Par rapport à cette distribution générale, certaines espèces présentent des préférences altitudinales ou de milieux, certaines étant plus madicoles (*A. crosneri*), d'autres torrenticoles (*A. madagascariensis* et *A. caldwelli*). Peu de données existent quant à leur biologie (RAKOTOMAMONJY & RAMAMANKASINA, sous presse).

DISTRIBUTION

Les cartes de distribution (Fig. 1) montrent que le genre *Astacoides* est distribué sur la côte Est depuis le bassin de la Manampanihy au sud, jusqu'à Anjozorobe au nord d'Antananarivo. Ces écrevisses sont, en revanche, absentes du Sud-ouest, du grand Ouest et du Nord de l'île. Les conditions hydrologiques (basicité, turbidité, températures des eaux) expliquent fort bien cette absence du Sud-Ouest et du grand Ouest. En revanche, leur absence des zones forestières altitudinales situées au nord d'Antananarivo ne s'explique pas; les conditions écologiques semblent en effet favorables à leur présence, surtout en ce qui concerne les versants du Tsaratanana et de la Montagne d'Ambre. On pourrait arguer une absence de prospection. Mais ce n'est pas certain, car plusieurs expéditions scientifiques ont déjà échantillonné ces zones et plus, nos propres prospections confirment leur absence de la Montagne d'Ambre, située au nord de l'île.

Globalement, chaque espèce présente un centre d'origine autour duquel, pour certaines d'entre elles, leur occurrence diminue. Deux espèces ont une distribution relativement restreinte: *A. crosneri* est limitée aux bassins de la Namorona, du Mangoky et de la Manampatrana; *A. petiti* est cantonnée dans le sud-est de l'île. Les autres espèces ont une aire de répartition plus large. Les six espèces sont sympatriques dans la région comprise entre Ambohimahasoa et l'Andringitra.

Les données historiques concernant la répartition de ces espèces sont peu abondantes. Toutefois, il est possible que leurs distributions aient varié durant le XXème siècle, du fait de la mise en communication de bassins historiquement isolés. Il s'agit d'une part, du creusement du canal des Pangalana, canal côtier qui relie depuis 1920 les embouchures de tous les fleuves de la côte Est depuis Farafangana au sud jusqu'à Fenoarivo au centre est; et d'autre part, de la mise en eau en 1956, du barrage de Mantasoa qui a mis en communication les bassins du Mangoro à l'est et le bassin de la Betsiboka à l'ouest. On constate pour *A. caldweli* et *A. madagascariensis* une tendance à un élargissement de leur zone de distribution qui pourrait coïncider avec l'ouverture du canal des Pangalana, mais également être dû à des problèmes d'échantillonnage voire d'introduction d'espèces dans certains bassins lors de tentatives d'élevages. En revanche, *A. madagascariensis* semble bien être passée dans les affluents du Mangoro du fait de la mise en communication des bassins du Mangoro et de la Betsiboka (RAMANANKASINA, 1975).

MENACES PESANT SUR LES *ASTACOIDES*

Deux menaces importantes pèsent sur le devenir de ce genre malgache:

- La destruction de son habitat. Les écrevisses malgaches sont inféodées aux eaux claires et fraîches de forêt. Or, les forêts primaires de l'Est malgache sont défrichées à raison de 200 000 h par an, ce qui amenuise rapidement l'aire potentielle de distribution de ces espèces. Certains spécialistes estiment même que la totalité de la forêt malgache aura disparue d'ici quarante ans, ce qui entraînerait une disparition inéluctable de ces Macrocrustacés.

- La collecte (« cueillette ») trop intense qui semble déjà dans certaines régions supérieure à la production. Les écrevisses vendues soit sur le marché interne, soit à l'exportation sont de plus en plus petites (souvent maintenant inférieures à 100 g). La collecte est la seule méthode pratiquée pour l'obtention des écrevisses, car il n'existe ni élevage ou ni semi-élevage (parc de grossissement).

CONCLUSION

D'amples recherches écologiques sont nécessaires pour préciser l'aire de distribution des espèces et le fondement de ces distributions. De plus, de nombreuses questions portant sur leur écologie sont actuellement sans réponse. Y a-t'il sympatrie vraie entre certaines espèces? Occupent-elles les mêmes niches? L'absence d'*Astacoides* du Nord de l'île est-elle confirmée? Si oui, quelles en sont les causes? S'agit-il d'un héritage historique ou les conditions du milieu sont-elles défavorables? Existe-t-il d'autres espèces encore inconnues? Les différentes aires protégées actuelles protègent-elles correctement les différentes espèces?

D'importantes recherches biologiques (cycles, reproduction) sont également nécessaires afin de déboucher sur des élevages, qui pourront assurer la survie des espèces.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

DIXON, H., 1992. Species identification and described habitats of the crayfish genus *Astacoïdes* (Decapoda: Parastacidae) in the Ranomafana National Parc Région of Madagascar. Rapp. Multigr. 40p.

HOBBS, H., 1987. A review of the crayfish genus *Astacoïdes* (Decapoda: Parastacidae). Smithsonian contribution to Zoology, n°443: 48 pp. Smithsonian Inst.Press, Washington D.C.

POISSON, H., 1947. Les crustacés alimentaires de Madagascar: études zoologique et économique, - 4ème cahier, -note III p.12.

LEGENDRE, R.,1970. Aperçu sur les formes relictes intéressantes des invertébrés terrestres et d'eau douce de Madagascar - conférence internationale de Tananarive sur l'utilisation rationelle et la conservation de la nature, octobre, 1970, 278 pp.

RAMANANKASINA, E., 1975. Etude écologique des invertébrés d'une rivière typique des Hautes terres de Madagascar (Andriandrano- Mandraka). Thèse de doctorat d'Etat- Université de Paris VII, octobre 1975, pp.160-162.

RAKOTOMAMONJY, A., & E. RAMANANKASINA, (sous-presse). Etude de la dynamique de population d'*Astacoïdes madagascariensis* de la rivière Renirano (Mantasoa). Communication à l'Académie Nationale Malgache, 23 mars 1992.

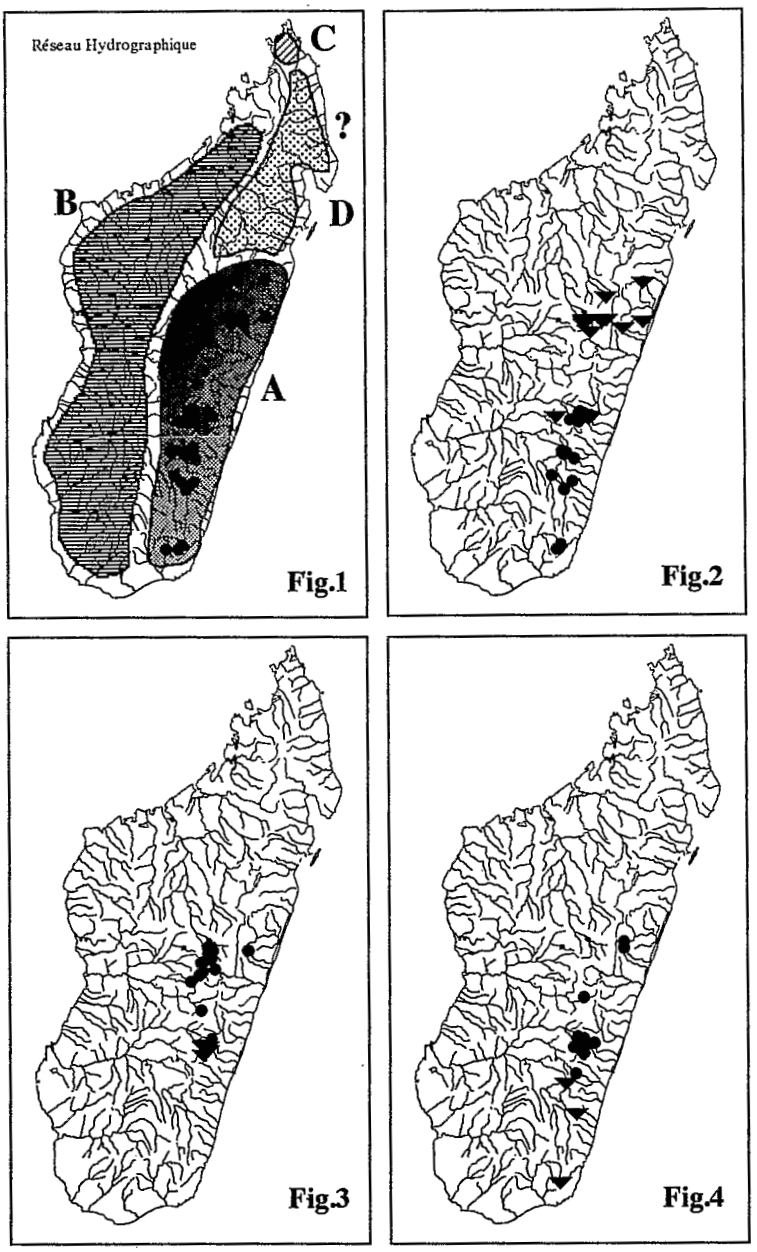


Figure 1 : Distribution du genre *Astacoides*. A : zone de présence des espèces, B : zone d'absence car milieu hostile, C : zone sans Ecrevisses alors que les conditions seraient favorables, D ? : zone de présence possible, données à confirmer. Fig. 2 : Distributions ● d'*Astacoides granulimanus* et ▼ d'*A. madagascariensis*. Fig. 3 : Distributions ● d'*Astacoides caldwelli* et ▼ d'*A. crosneri*. Fig. 4 : Distributions ● d'*Astacoides betsileoensis* et ▼ d'*A. petiti*.

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 563-574

MADAGASCAR'S BIOGEOGRAPHICALLY MOST INFORMATIVE LAND-SNAIL TAXA

Kenneth C. EMBERTON [1] & Max F. RAKOTOMALALA [2]

[1] *Molluscan Biodiversity Institute, 216-A Haddon Hills, Haddonfield, NJ 08033,* U.S.A.

[2] *Departement d'Entomologie, Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza, Antananarivo 101,* MADAGASCAR

ABSTRACT.- Madagascar's known native land-snail fauna is currently classified into 540 species (97% endemic) in 68 genera (29% endemic) in 25 families (0% endemic). Recent survey work throughout the island may as much as double this number of species and should provide, for the first time, adequate material and distributional data for robust cladistic and biogeographic analyses. Preliminary analysis of existing cladograms and range maps suggests areas of endemism with recurrent patterns of vicariance. Which of the many Madagascan taxa will yield the most biogeographic information per unit of effort? Based on the criteria of species number, monophyly, vagility, character accessibility, and Gondwanan areas of endemism, the best candidates are (a) acavoids (giant, k-selected, « bird's-egg snails »), (b) *Boucardicus* (minute, top-shaped shells with flamboyant apertures), (c) charopids (minute, discoid shells with complex microsculptures), and (d) streptaxids (small-to-medium-sized, white-shelled, high-spired carnivores).

KEY-WORDS.- Land-snail, Madagascar, Informative, Biogeography

RESUME.- La faune connue à l'heure actuelle des escargots terrestres de Madagascar peut être classée dans 540 espèces (97% endémiques), 68 genres (29% endémiques) et 25 familles (0% endémiques). Un récent travail d'inventaire réalisé dans l'ensemble de l'île pourra amener à doubler le nombre d'espèces et devra fournir pour la première fois un matériel et des données adéquates sur la distribution des espèces permettant des analyses cladistiques et biogéographiques robustes. Une analyse préliminaire des cladogrames et des cartes de distribution suggère des aires d'endémisme vicariantes. Quelles taxa donneront le plus d'information biogéographique par unité d'effort ? Basé sur des critères tels le nombre estimé des espèces, la monophylie, la capacité de dispersion, l'accessibilité des caractères, et les aires d'endémisme gondwanien, les meilleurs candidats sont (a) Acavoidea (stratèges-K géants, « escargots à oeufs d'oiseaux »), (b) *Boucardicus* (à coquilles minuscules avec des ouvertures flamboyantes, (c) Charopidae (minuscules, coquilles discoïdales avec microstructures complexes), et (d) Streptaxidae (carnivores à coquilles blanches petites ou moyennes, très pointues).

MOTS-CLES.- Escargots terrestres, Madagascar, Indicateur, Biogéographie

INTRODUCTION

Madagascar's history of separation from Africa about 170 Myr, separation from India about 80 Myr (STOREY, 1995), and internal vicariance events due to volcanism and periodic climatic changes (BURNEY, 1987, this volume; RAXWORTHY & NUSSBAUM,

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

1995, in press; RAXWORTHY, this volume), makes it an ideal subject for vicariance-biogeographic studies (GRISWOLD, 1991; LUCKOW, *in litt.*). The basic requirements for vicariance biogeography are (a) at least two monophyletic clades for which there are (b) accurate range maps defining discrete, shared areas of endemism and (c) robust phylogenetic hypotheses (KLUGE, 1988; GRISWOLD, 1991; EMBERTON, 1994a).

Land snails are particularly well suited for vicariance biogeography due to their Paleozoic origins and great evolutionary and faunal stabilities (SOLEM, 1979, 1981; EMBERTON, 1994a). The purposes of this paper, therefore, are (a) to summarize the current, published state of knowledge concerning the species numbers and world distributions of Madagascar's land-snail genera; (b) to assess the potential of Madagascan land snails for intra-island vicariance biogeography, using available cladograms and range maps; (c) to report on recent, extensive surveys that, when sorted and analyzed, should provide sufficient material to begin to take advantage of this potential; and (d) to determine which major taxa of Madagascan land snails should be targeted first in order to obtain the maximum biogeographic information per unit of effort.

MATERIAL AND METHODS

The most recent summary of Madagascar's land-snail genera (EMBERTON, 1995a), prepared in 1992, listed them in systematic order and reported for each genus its general range of shell sizes in Madagascar, its world distribution, its number of described and unsynonymized Madagascan species, and the percentage of those species believed to be endemic to Madagascar. For this paper, we have updated that 1992 summary to incorporate the additional 162 new species (an increase of 43%) and two new genera that have since been described, and the numerous new generic combinations that have since been proposed (FISCHER-PIETTE *et al.*, 1993, 1994; EMBERTON, 1994b).

To assess the potential value of land snails for vicariance biogeography within Madagascar, we used published phylogenetic hypotheses and range maps. Three cladograms have been published so far concerning Madagascan land snails. The first analyzed 19 species of acavids (giant, k-selected, « bird's-egg snails »: EMBERTON & ARIJAONA, in press), using published anatomical data, from which five informative characters were hypothesized (EMBERTON, 1990). The second treated 18 species of acavids (five species shared with the first study), based on 71 informative allozyme characters (EMBERTON, 1995b). The third cladogram analyzed nine taxa (genetically cohesive, operational taxonomic units) of *Tropidophora* (large, split-sole, operculate snails: EMBERTON & ARIJAONA, in press), using distributions of 117 allozyme alleles (EMBERTON, 1995c). Range maps for acavids were sketched approximately by EMBERTON (1990) from then available published data, but these were superceded by the much more accurate dot maps of FISCHER-PIETTE *et al.* (1994: cartes 5-19). FISCHER-PIETTE *et al.* (1993: cartes 6-15) also published dot maps for *Tropidophora* species, but the complex, confused systematics of that genus (EMBERTON, 1995c) render their maps of dubious value, so we used only the collecting localities of cladistically analyzed taxa (EMBERTON, 1995c: fig. 1, table I).

For acavids we used the allozyme cladogram (EMBERTON, 1995b: fig. 1) and modified it slightly by incorporating the synonomies of *Clavator johnsoni* under *C. eximius* and *Ampelita subfunebris* under *A. xystera* (FISCHER-PIETTE *et al.*, 1994), and by adding *Leucotaenius* and enhancing resolution among genera based on the anatomy

cladogram (EMBERTON, 1990: fig. 2). Onto this modified cladogram we then wrote the approximate geographic range (S, N, SE, etc.) of each species. For *Tropidophora* we followed the same process, using the allozyme cladogram (EMBERTON, 1995c: fig. 2 left) without modification, and writing on it the geographic region where each taxon was collected. The results were visually compared to assess the possible existence of areas of endemism that fall into coherent cladistic patterns suggesting vicariance. No more formal or rigorous analysis was attempted because of the preliminary natures of both the cladograms and the range maps.

Most Madagascan land snails are minute (<5mm) and inconspicuous, and virtually all are both patchily distributed and low in density (EMBERTON, 1995a, this paper, unpublished). Adequate collection of a station, therefore, requires both numerous person-hours of on-site search time and sieving and sorting of leaf-litter/soil samples (EMBERTON *et al.*, in review). Geographic ranges of individual species can be extremely narrow (EMBERTON, in press, in review), and morphological differences among regional races of widespread species can be drastic (EMBERTON, 1995c, unpublished), so it is important to collect as many and as varied stations as possible. Therefore we evaluated our recent surveys using the criteria of (a) average person-hours per station, (b) average volume of leaf-litter/soil processed per station, (c) number of stations, (d) geographical range and distribution of stations.

Major taxa of Madagascan land snails were initially screened for biogeographic information content based on described species: those with fewer than 15 were eliminated. The remaining taxa were then ranked for each of seven criteria: (1) predicted total number of species on Madagascar (rank 1 for >100, rank 2 for <100); (2) monophyly (1 well supported, 2 uncertain); accessibility of phylogenetic characters in their (3) shells (1 many, 2 few, 3 virtually none), (4) genital anatomies (1 many known, 2 unknown, 3 known and few or none), and (5) allozymes (1 frozen tissues archived and proven informative, 2 archived but untested, 3 no frozen tissues); (6) relative vagilities (1 low or suspected low, 2 moderate or unknown); and (7) presence in Gondwanan areas of endemism (1 for three or more areas, 2 for two or fewer areas). Summed ranks were then used to rank each taxon from most (lowest sum) to least (highest sum) expediently informative for biogeography.

RESULTS

Table I summarizes current published knowledge of Madagascar's land-snail genera. It is important to emphasize that this summary is certain to undergo major modifications as existing and future collections are processed (see below), and as corrections are made to the self-admittedly tenuous taxonomic hypotheses of the late FISCHER-PIETTE. With these caveats, there are 68 genera of land snails currently known on the island, comprising 540 species. Endemism levels in Madagascar (including nearby volcanic islands) are extremely high: 29% of genera, 97% of species.

Of the non-endemic genera, 17 (36%) also inhabit Africa only, nine (20%) also inhabit one or more eastern regions (Indian-Ocean non-volcanic islands, India, Southeast Asia, Pacific Islands) only, five (11%) are also in both Africa and in one or more eastern regions, one (2%) each is also known only in South America and only in Australia/New Zealand, and ten (22%) have world-wide distributions. These percentages will probably undergo major adjustment as the systematics become better understood. Thus, the listed

number of world-wide genera occurring in Madagascar is probably inflated by introduced species erroneously described as new and/or by species in native genera convergent on and mistaken for world-wide or Laurasian genera (most likely in such genera as « *Assiminea*, » *Pupisoma*, *Gastrocopta*, *Ceciloides*, *Lamellaxis*, *Opeas*, *Succinea*). Furthermore, the listed number of Asian-Madagascan genera is probably lower than reality, due to geographically biassed taxonomy. For example, closer scrutiny may determine that the Madagascan *Boucardicus* is a synonym of the Indian-Asian *Alycaeus*, and that the Madagascan *Kalidos* is synonymous with an Indian ariophantid (EMBERTON, unpublished). Thus Madagascan snails, in addition to their dominant African ties (BRUGGEN, 1981, 1982), have very strong India-Asia connections paralleling, for example, Madagascan plants (SCHATZ, this volume).

Figure 1 gives a consensus cladogram for 17 acavids and a cladogram for nine *Tropidophora*, along with the approximate known geographical range of each species. Possible areas of endemism include « north » (six lineages), « south » or « southwest » (four or five lineages), « southeast » (two lineages), and « east-central » (two). Two possible vicariance area-cladistic relationships are conspicuous in the recurrent patterns [N(SW(SE)] and (E-cent, N).

Collections were made, 1992-1995, during three expeditions designed to include all eleven bioclimatic regimes of KOECHLIN *et al.* (1974), emphasising undercollected areas of predicted high diversity, such as rainforests, humid deciduous forests, and limestone areas (EMBERTON, 1994b: fig. 1). The survey consisted of altitudinal transects in many unprotected areas (*e.g.* EMBERTON, in press), as well as in 21 Reserves and Parks: Ambatovaky, Analamera, Andasibe, Andohahela, Andranomena, Andringitra, Anjanaharibe Sud, Ankarafantsika, Ankarana, Bemaraha, Betampona, Cap Sainte Marie, Lokobe, Manombo, Marojezy, Masoala, Montagne D'Ambre, Namoroka, Nosy Mangabe, Ranomafana, and Tsaratanana. In total, 1,026 stations were collected, devoting an average of 12.9 person-hours per station, and processing an average litter/soil sample of 1.34 liters per station. These collections may as much as double the number of land-snail species known from Madagascar (EMBERTON, 1995a); for example, of 64 species of *Boucardicus* and « *Trachycystis* » collected in the southeastern half of Madagascar, 47 (73%) are new (EMBERTON, in press). The collections, when sorted and analyzed, are expected to provide the first solid base for phylogenetic and biogeographic analyses of Madagascan land snails.

Table II evaluates the eight major taxa most promising for biogeographic studies. Based on seven criteria, the Acavoidea ranked highest (sum of ranks = 9). Three taxa tied for second (sum of ranks = 11): *Boucardicus* (Cyclophoridae: minute, top-shaped shells with flamboyant apertures), Charopidae (minute, discoid shells with complex microsculptures), and Streptaxidae (small-to-medium-sized, white-shelled, high-spired carnivores). Of the third- and fourth-ranked taxa (sums of ranks = 14 and 15), three were simple-shelled members of the Helicarionidae (*Kalidos*, *Sitala*, *Microcystis*), and one was the systematically complex and enigmatic pomatiasid *Tropidophora* (EMBERTON, 1995c).

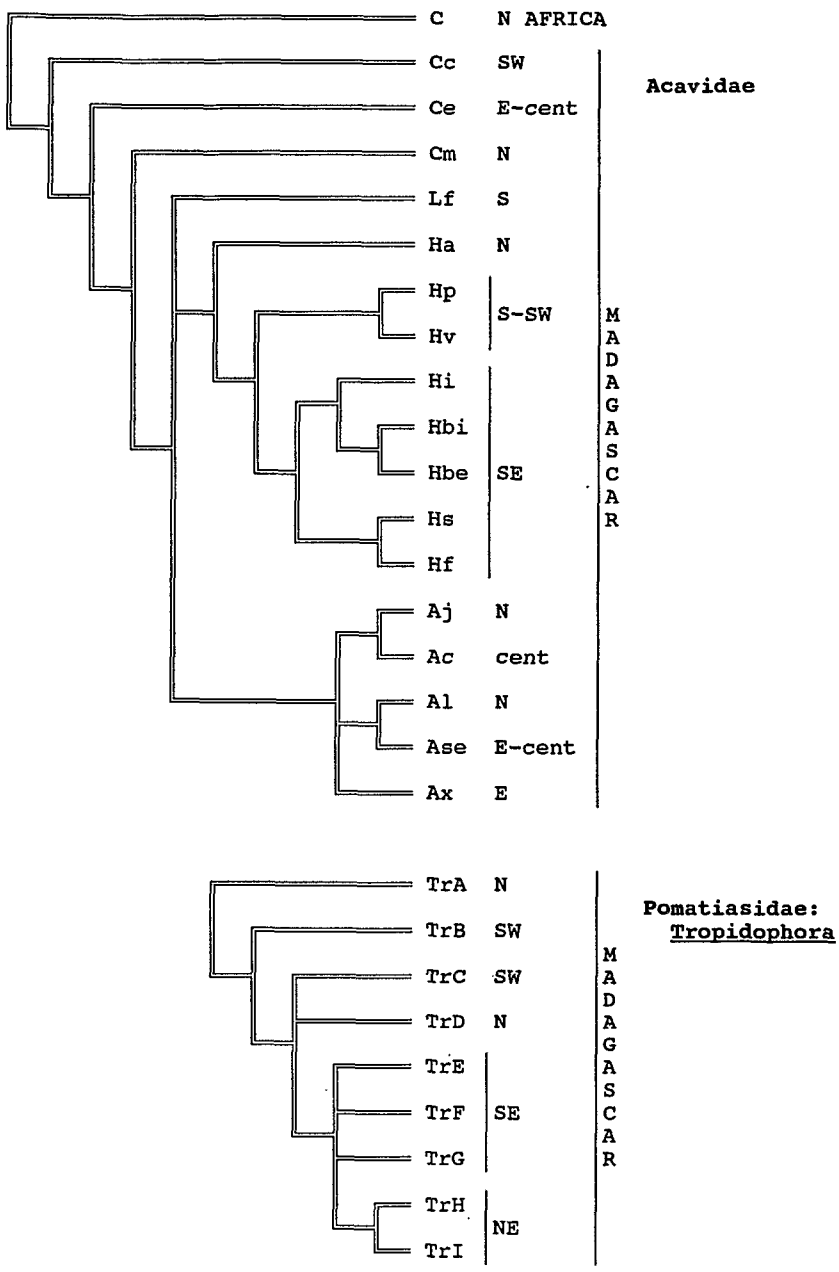


Fig. 1. Non-robust cladograms and approximate geographic distributions of 17 of Madagascar's approximately 100 species of acavids (top) and nine of Madagascar's estimated 60 taxa of *Tropidophora* (bottom). Ac = *Ampelita cedaryi*, Aj = *A. julii*, Al = *A. lamarei*, Ase = *A. sepulchralis*, Ax = *A. xystera* (+ *A. subfunebris*), Cc = *Clavator clavator*, Ce = *C. eximius* (+ *C. johnsoni*), Cm = *C. moreleti*, Ha = *Helicophanta amphibulima*, Hbe = *H. betsileoensis*, Hbi = *H. bicingulata*, Hf = *H. farafanga*, Hi = *H. ibaraoensis*, Hp = *H. petiti*, Hs = *H. souverbiana*, Hv = *H. vesicalis*, Lf = *Leucotaenius favanii*, TrA to TrI = *Tropidophora* taxon A to taxon I. Data from EMBERTON (1990, 1995b, 1995c) and FISCHER-PIETTE *et al.* (1994).

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

The recent, posthumous publication of FISCHER-PIETTE's two-volume monograph summarizing some 25 years of work on the Madagascan land-snail fauna (FISCHER-PIETTE *et al.*, 1993, 1994) provides a valuable base from which to begin taking advantage of this fauna's potential as biogeographic indicators. Although FISCHER-PIETTE was a self-acknowledged splitter, working primarily on limited shell material sent to him in Paris (EMBERTON, 1995a, 1995c), many of his judgements will surely stand the test of time, and he and his colleagues made it easy to build on their work by providing dot maps, dispositions of types, and complete synonymies of all their recognized taxa.

Preliminary analysis of existing cladograms and range maps indicates that land snails will prove valuable for biogeographic analysis within Madagascar. Among suggested areas of endemism, for example, « north » is consistent with RAXWORTHY and NUSSBAUM'S (in press) recent correction of Humbert's biogeographic domains. Recurrent patterns of geographic areas in the cladograms suggest historical vicariance events that are documented in the living snail fauna. More complete and robust cladistic and biogeographic analyses are needed to realize this potential.

Extensive survey work needs to be done to find the vast numbers of undiscovered species that remain and to provide sufficient material to delimit true species, define and refine distributional maps, and perform phylogenetic analyses. For the latter, shells are often inadequate or misleading, so collecting and archiving anatomical and biochemical material are essential (EMBERTON, 1995a). Because of the low densities and patchy distributions of living land snails in Madagascar, and because of the small geographic ranges of many species, surveying is best done in large teams of collectors that sample as many and as varied stations as possible, searching for minute-sized snails and slugs, and only picking up large specimens as they are encountered incidentally; collection, sieving, and sorting of leaf-litter/soil samples are also essential to ascertain the total fauna (EMBERTON *et al.*, in review). The authors' recent three expeditions, which sampled 1,026 stations throughout the island, averaging 13 person-hours and 1.3 liters of litter/soil per station, are a step in the right direction. These collections, when sorted and analyzed, may as much as double the current 540 species known from the island, and should provide an initial base for phylogenetic and biogeographic studies.

Based on previous, preliminary studies and on limited current knowledge and material, the Madagascan land-snail taxon predicted to yield the greatest degree of biogeographic information per unit of effort is the superfamily Acavoidea. The Madagascan representatives of this clade are also of interest to evolutionary theory because of their remarkable morphological and ecological radiations on the island (EMBERTON, 1990, 1994b, 1994c, 1995d). Because these snails are very large and conspicuous, they have been collected relatively extensively, so their geographic ranges can probably be fairly accurately defined.

Also large and frequently collected are the operculate, pomatiasid snails *Tropidophora*. This genus is one of Madagascar's most magnificent endemic land-snail radiations and is of great interest to evolutionary biology because of its cryptic, genetically extremely divergent, polytypic, and polymorphic taxa (EMBERTON, 1995c). Unfortunately, however, these same properties make them too complex systematically to be of expedient value to biogeography.

Three other taxa that are promising for biogeography -*Boucardicus*, Charopidae, and Streptaxidae- are all small to minute in size, but have sufficiently complex shell morphologies to be tractable for efficient phylogenetic analysis. The former two have also proven useful as indicators of forest-floor-invertebrate patterns of biodiversity and endemism (EMBERTON, in press; EMBERTON & PEARCE, 1995).

ACKNOWLEDGEMENTS

Funded by U.S. National Science Foundation grant DEB-9201060 to KCE. We thank Dr. David Robinson, Academy of Natural Sciences of Philadelphia, for assistance in researching world distributions of genera. Field commitments in Madagascar prevented us from attending the Symposium; we are grateful to the organizer for allowing us to contribute nevertheless to this volume.

REFERENCES

ABBOTT, R.T. & K.J. BOSS (eds.), 1989. A Classification of the Living Mollusca. American Malacologists Inc., Melbourne, Florida, 189p.

BRUGGEN, A.C. VAN, 1981. The African element among the terrestrial molluscs of the island of Madagascar. Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series C, 84: 115-129.

BRUGGEN, A.C. VAN, 1982. Some reflections, mainly biogeographical, on the land operculates (Mollusca, Gastropoda, Prosobranchia) of the Afrotropical Region. Netherlands Journal of Zoology, 32: 284-299.

BURNEY, D.A., 1987. Late Holocene vegetational change in central Madagascar. Quaternary Research, 28: 130-143.

BURNEY, D.A., 1996. Climate change and fire ecology as factors in the quaternary biogeography of Madagascar. *In*: W.R. Lourenço (ed.), Biogéographie de Madagascar. pp. 49-58. Editions de l'ORSTOM, Paris.

EMBERTON, K.C., 1990. Acavid land snails of Madagascar: subgeneric revision based on published data (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora). Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 142: 15-31.

EMBERTON, K.C., 1994a. Polygyrid land-snail phylogeny: external sperm exchange, early North American biogeography, iterative shell evolution. Biological Journal of the Linnean Society, 52: 241-271.

EMBERTON, K.C., 1994b. Thirty new species of Madagascan land snails. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 145: 147-189.

EMBERTON, K.C., 1994c. Morphology and aestivation behaviour in some Madagascan acavid land snails. Biological Journal of the Linnean Society, 53: 175-187.

EMBERTON, K.C., 1995a. On the endangered biodiversity of Madagascan land snails. *In*: A.C.Van Bruggen, S.M. Wells & TH.C.M. Kemperman (eds.), Biodiversity and Conservation of the Mollusca. pp. 69-89. Backhuys Publishers, Oegstgeest-Leiden, the Netherlands.

EMBERTON, K.C., 1995b. Phylogenetic analysis of 18 species of Madagascan acavid land snails using allozyme characters. The Veliger, 38: 1-7.

EMBERTON, K.C., 1995c. Cryptic, genetically extremely divergent, polytypic, convergent, and polymorphic taxa in Madagascan *Tropidophora* (Gastropoda: Pomatiasidae). Biological Journal of the Linnean Society, 55: 183-208.

EMBERTON, K.C., 1995d. Distributional differences among acavid land snails around Antalaha, Madagascar: inferred causes and dangers of extinction. Malacologia, 36: 67-77.

EMBERTON, K.C. (In press). Conservation priorities for forest-floor invertebrates of the southeastern half of Madagascar: evidence from two land-snail clades. Biodiversity and Conservation.

EMBERTON, K.C. (In review). Southeastern-most Madagascan rainforests: lowlands richer than highlands in endemic and rare land-snail species. Submitted to Biodiversity and Conservation, August 1995.

EMBERTON, K.C. & R.ARIJAONA (In press). Land snails. *In*: P.Wright (ed.), Ranomafana National Park Project: A Case Study of Conservation in Madagascar. University of Chicago Press.

EMBERTON, K.C. & T.A. PEARCE, 1995. Land-snail diversity patterns differ from those of vertebrate and plant groups in the southeastern half of Madagascar. International Symposium, Biogeography of Madagascar, Program-Abstracts, Société de Biogéographie, Paris, 26-28 September 1995: 26.

EMBERTON, K.C., T.A. PEARCE & R. RANDALANA (In review). Quantitatively sampling land-snail species richness in Madagascan rainforests. Submitted to Malacologia, December 1995.

FISCHER-PIETTE, E., C.P. BLANC, F. BLANC & F. SALVAT, 1993. Gastéropodes terrestres prosobranches. Faune de Madagascar, 80: 1-281.

FISCHER-PIETTE, E., C.P. BLANC, F. BLANC & F. SALVAT, 1994. Gastéropodes terrestres pulmonés. Faune de Madagascar, 82: 1-552.

GRISWOLD, C.E., 1991. Cladistic biogeography of Afromontane spiders. Australian Systematic Botany, 4: 73-89.

KLUGE, A.G., 1988. Parsimony in vicariance biogeography: a quantitative method and a Greater Antillean example. Systematic Zoology, 37: 315-328.

KOECHLIN, J., J.-L. GUILLAUMET & P. MORAT, 1974. Flore et végétation de Madagascar. J. Cramer/A.R. Gantner Verlag, Vaduz, Germany.

NORDSIECK, H., 1986. The system of the Stylommatophora (Gastropoda), with special regard to the systematic position of the Clausiliidae, II. Importance of the shell and distribution. Archiv für Molluskenkunde, 117: 93-116.

RAXWORTHY, C.J. & R.A. NUSSBAUM, 1995. Systematics, speciation and biogeography of the dwarf chameleons (*Brookesia*; Reptilia, Squamata, Chamaeleotidae) of northern Madagascar. Journal of Zoology, London, 235: 525-558.

RAXWORTHY, C.J. & R.A. NUSSBAUM, 1996. Patterns of endemism for terrestrial vertebrates in eastern Madagascar. *In*: W.R. Lourenço (ed.), Biogéographie de Madagascar. pp. 369-383. Editions de l'ORSTOM, Paris.

RAXWORTHY, C.J. & R.A. NUSSBAUM (In press). Vicariant distributions of Amphibians and reptiles in Madagascar: Evidence of environmental change and a test of Humbert's biogeographic domains. Journal of Biogeography.

SCHATZ, G., 1996. Malagasy/Indo-Australo-Malesian phytogeographic connections. In: W.R. Lourenço (ed.), Biogéographie de Madagascar. pp. 73-83. Editions de l'ORSTOM, Paris.

SOLEM, A., 1979. A theory of land snail biogeographic patterns through time. *In:* S.Van Der Spoel, A.C.Van Bruggen, & J. Lever (eds.), Pathways in Malacology, 6th European Malacological Congress, Amsterdam, 1977. pp. 225-249. Dr. W. Junk B.V., The Hague.

SOLEM, A., 1981. Land snail biogeography: a true snail's pace of change. *In:* G. Nelson & D.E. Rosen (eds.), Vicariance Biogeography: a Critique. pp. 197-237. Columbia University Press, New York.

STOREY, B.C., 1995. The role of mantle plumes in continental breakup: case histories from Gondwanaland. Nature, 377: 301-308.

TILLIER, S., 1979. *Malagarion paenelimax* gen. nov., spec. nov., a new slug-like helicarionid from Madagascar (Pulmonata: Helicarionidae). The Veliger, 21: 361-368.

WENZ, W., 1938-1944. Gastropoda, Teil 1: Allgemeiner Teil und Prosobranchia. Band 6. *In:* O.H. Schindewolf (ed.), Handbuch der Paläozoologie. pp. 1-1639. Gebrüder Bornträger, Berlin.

ZILCH, A., 1959-1960. Gastropoda. Teil 2. Euthyneura. Band 6. *In*: O.H. Schindewolf (ed.), Handbuch der Paläozoologie. pp. 1-834. Gebrüder Bornträger, Berlin.

Table I. Genera of terrestrial molluscs known from Madagascar as of February 1996. All are in the phylum Mollusca and class Gastropoda. Higher classification follows ABBOTT and BOSS (1989) for subclasses Prosobranchia and Gymnomorpha and NORDSIECK (1986) for subclass Pulmonata: order Stylommatophora. Shell size refers to the maximum dimensions of the shell(s) of Madagascan species, and is classified as minute (< 2 mm), small (2-5 mm), medium (6-15 mm), large (16-30 mm), huge (31-40 mm), or giant (> 40 mm). Endemic genera are those known only from Madagascar and nearby volcanic islands; distributions elsewhere are approximate. # Spp = number of species described and unsynonymized from Madagascar as of February 1996; % Endm = percent of those species that are endemic. Species introduced since human colonization are not included. Also not included are the semiterrestrial Neritidae and Truncatellidae. The Veronicellidae are shell-less slugs for which some data are lacking. Data are from FISCHER-PIETTE *et al.* (1993, 1994), EMBERTON (1990, 1994b), BRUGGEN (1981), TILLIER (1979), WENZ (1938-1944), ZILCH (1959-1960), and specimens in the Paris Museum.

Genus & Higher Classific	Shell Size	Distribution Elsewhere	# Spp	% Endm
Subclass PROSOBRANCHIA				
Order ARCHAEOGASTROPODA				
Superfamily HYDROCENOIDEA				
Hydrocenidae				
Georissa	minute	S&E Asia,Pac	6	100%
Order MESOGASTROPODA				
Superfamily CYCLOPHOROIDEA				
Cyclophoridae				
Acroptychia	large	endemic	10	100%
Anosycolus	medium	endemic	2	100%
Boucardicus	sm-med	endemic	33	100%
Chondrocyclus	medium	Afr	2	100%
Cyathopoma	minute	IndOc	10	90%
Cyclotus	small	S&E Asia,IndOc	4	100%
Hainesia	large	endemic	4	100%
Diplommatinidae				
Diplommatina	minute	S&E Asia,Pac	1	100%
Malarinia	minute	endemic	2	100%
Pupinidae				
Madecataulus	medium	endemic	6	100%
Superfamily LITTORINOIDEA				
Pomatiasidae				
Cyclotopsis	medium	IndOc	4	100%
Tropidophora	lg-giant	Afr	95	99%
Superfamily RISSOIDEA				
Assimineidae				
'Assiminea'	minute	World	5	100%
Omphalotropis	small	Pac	3	100%
Subclass GYMNOMORPHA				
Order SOLEOLIFERA				
Veronicellidae				
Desmocaulis	-	-	1	100%
Drepanocaulis	-	-	2	100%
Imerinia	-	-	11	100%
Laevicaulis	-	-	3	33%
Sarasinula	-	-	1	100%
Semperula	-	-	1	100%
Subclass PULMONATA: Order STYLOMMATOPHORA				
Suborder ORTHURETHRA				
Superfamily PUPILLOIDEA				
Valloniidae				
Pupisoma	minute	World	2	50%
Pupillidae				
Pupoides	small	World	1	0%
Superfamily CHONDRINOIDEA				
Chondrinidae				
Gastrocopta	minute	World	1	100%
Vertiginidae				
Nesopupa	minute	Afr,S&E Asia,Pac	4	100%
Truncatellina	minute	World	1	100%
Orculidae				
Fauxulus	medium	Afr	2	100%

Superfamily BULIMINOIDEA				
Buliminidae (Enidae)				
Cerastua	large	Afr	1	0%
Conulinus	medium	Afr,Ind	1	100%
Rachis	medium	Afr, Ind	4	75%
Suborder SIGMURETHRA				
Infraorder ACHATINIDA				
Superfamily ACHATINOIDEA				
Ferrussaciidae				
Cecilioides	small	World	1	100%
Subulinidae				
Curvella	medium	Afr,Ind,S Asia	2	100%
Homorus	large	Afr	1	0%
Lamellaxis	medium	World	1	0%
Opeas	sm-med	World	1	100%
Pseudoglessula	medium	Afr	1	100%
'Subulina'	med-lg	SAmer	2	50%
Achatinidae				
Achatina	giant	Afr	1	0%
Superfamily STREPTAXOIDEA				
Streptaxidae: Streptaxinae				
Edentulina	med-lg	Afr	14	100%
Gulella	sm-med	Afr	12	100%
Pseudelma	medium	endemic	1	100%
Streptaxidae: Enneinae				
Gonospira	medium	endemic	5	100%
Streptostele	med-lg	Afr	1	100%
Superfamily ACAVOIDEA				
Acavidae				
Ampelita	hg-giant	endemic	69	100%
Clavator	giant	endemic	11	100%
Helicophanta	giant	endemic	15	100%
Leucotaenius	hg-giant	endemic	7	100%
Superfamily RHYTIDOIDEA				
Rhytididae				
'Rhytida'	giant	AustNZ	1	100%
Superfamily PUNCTOIDEA				
Charopidae				
'Pilula'	medium	endemic	2	100%
'Trachycystis'	sm-med	endemic	16	100%
Infraorder ELASMOGNATHA				
Superfamily SUCCINEOIDEA				
Succineidae				
Succinea	medium	World	1	0%
Quickia	medium	Afr	1	0%
Infraorder HELICIDA				
Superfamily HELICARIONOIDEA				
Euconulidae				
Euconulus	minute	World	2	100%
Helicarionidae: Helicarioninae				
Caldwellia	medium	endemic	1	100%
Bathia	large	endemic	1	100%
Helicarionidae: Sesarinae				
Kaliella	min-sm	S&E Asia,Pac	2	50%
Helicarionidae: Ereptinae				
Ctenophila	medium	endemic	2	100%
Helicarionidae: incertae sedis				
Gaillardia	sm-med	endemic	2	100%
Helicarionidae: Microcystinae				
Microcystis	sm-med	Pac	15	100%
Helicarionidae: Ariophantinae				
Kalidos	lg-giant	endemic	72	100%
Malagarion	medium	endemic	5	100%
Helicarionidae: Macrochlamydinae				
Macrochlamys	large	S&E Asia	1	100%
Sitala	sm-med	Ind,IndOc, Afr	33	91%
Urocyclidae				
Chlamydarion	sm-med	Afr	5	100%
Elisolimax	medium	Afr	2	100%
Granularion	medium	Afr	4	100%
Trochonanina	sm-med	Afr	2	50%
Superfamily VITRINOIDEA				
Vitrinidae				
'Vitrina'	medium	World	2	100%

Table II. Eight taxa of Madagascan land snails most promising for biogeographic analysis. The next-to-last column summarizes probable world distribution; all other columns refer strictly to Madagascan species. * allozymes known to be informative phylogenetically. Biog. Rank = level of biogeographic information per unit of effort (high to low = 1 to 4), as calculated from data in the table (see text).

Taxon	Named Spp.	Total Spp.	Mono-phyly	Shell Chars.	Genital Chars.	Froz. Tiss.	Vagi-lity	Areas of Endemism	Biog. Rank
Boucardicus	33	120?	yes?	yes	?	no	low?	Madg., India+S.E.Asia (Alycaeus)	2
Tropidophora	95	60?	?	no	no	yes*	mod.	Madg., Africa	4
Streptaxidae	33	150?	?	yes	?	no	low?	Madg., Afr., India+S.E.Asia, S.Amer.	2
Acavoidea	102	90?	yes	few	yes	yes*	low	Madg., S.W.Afr., India (+S.E.Asia?), E.Austr., S.Amer.	1
Charopidae	18	80?	yes	yes	?	no	low	E.Madg., Afr., E.Austr., (S.Amer.?)	2
Microcystis	15	100?	?	no	?	no	?	Madg., Pac.Islands, (other?)	4
Kalidos	72	75?	?	no	?	yes	low?	Madg., (India+S.E.Asia?, other?)	3
Sitala	33	175?	no?	no	?	no	?	Madg., Afr., India+S.E.Asia	3

Biogéographie de Madagascar, 1996 : 575-588

LA BANQUE DE DONNEES DE L'ENVIRONNEMENT A MADAGASCAR : UN OUTIL DE BASE POUR LA RECHERCHE EN BIOGEOGRAPHIE

Jean-Marc. HOEBLICH [1] & RASOLOFOHARINORO [2]

[1] *Université de Picardie Jules Verne, Chemin du Thil, 80025 Amiens Cedex 1,* FRANCE

[2] *Centre National de Recherches sur l'Environnement, B.P. 1739, Antananarivo 101,* MADAGASCAR

ABSTRACT.- As part of Programme I of the Madagascar Environmental Action Plan (PAE), the National Environment Office (ONE), with support of the World Bank, considers it indispensible to carry out an appraisal of the results of scientific research conducted on the Malagasy environment. Under the responsibility of the National Center for Environmental Research (CNRE), this work started in 1993 and involved an inventory of publications and research activities in this vast field, both in Madagascar and in research centers throughout the world. A databank was created and will allow a global analysis of the Malagasy environment. Through an approach that is both systematic and geographic, references have been integrated into the databank according to five thematic areas: « natural environment », « aquatic environment » (excluding the marine environment), « air », « flora and vegetation », and « fauna ». Preliminary results make it possible to identify those areas and specialities which are insufficiently covered by research activities, and underscore the need to update much of the available data. In the area of environmental research in Madagascar, this tool, which is unique and corresponds to the needs of researchers and decision makers, requires constant updating and revision, particularly through the exchange of information.

KEY-WORDS.- Databank, Environment, Research, Flora, Fauna, Madagascar

RESUME.- Dans le cadre du Programme 1 du Plan d'Action Environnementale à Madagascar, l'Office National de l'Environnement, appuyé par la Banque Mondiale, a jugé indispensable de faire un état des acquis des recherches scientifiques sur l'environnement malgache. Sous la responsabilité du Centre National de Recherches sur l'Environnement malgache, les travaux qui ont débuté en 1993, ont permis de faire l'inventaire des publications et recherches dans ce vaste domaine, aussi bien dans la Grande Ile que dans les centres de documentation importants à travers le monde. Une banque de données a pu être mise en place, elle est susceptible d'alimenter un tableau de bord de l'environnement malgache. Par une approche systémique et géographique, les références ont été intégrées dans la banque de données en fonction de 5 thèmes : « milieu naturel », « système aquatique »(excepté le domaine halieutique), « système aérien », « flore/végétation », « faune ».Les premiers résultats mettent en évidence les domaines et les spécialités insuffisamment couverts par les recherches et la nécessaire réactualisation des données acquises. Cet outil, unique et réclamé aussi bien par les chercheurs que par les opérateurs désirant intervenir dans le domaine environnemental à Madagascar nécessite une mise à jour régulière et un enrichissement progressif, en particulier par le biais d'échanges et d'informations.

MOTS-CLES.- banque de données - environnement - recherche - flore - faune - Madagascar

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

INTRODUCTION

Dans le cadre du Programme environnemental phase 1 (PE1) du Plan d'Action Environnementale (PAE) à Madagascar, l'Office National de l'Environnement (ONE), appuyé par la Banque Mondiale, a jugé indispensable de faire un état des acquis des recherches scientifiques sur l'environnement malgache. Un des objectifs est de proposer une orientation à la recherche environnementale, une des sept composantes du PAE (bénéficiant de 15% du budget du PE1). Des experts et consultants encadrés par le Centre National de Recherches sur l'Environnement (CNRE) ont dressé le Bilan des Recherches Environnementales Terrestres (BRET) et ont mis en place une Banque de Données sur l'Environnement Malgache (BDEM), susceptible d'alimenter un Tableau de Bord Environnemental (TBE). Les thèmes retenus ont été regroupés et constituent les volets de la BDEM : Milieux Naturels, Système Aquatique (en excluant pour le moment le domaine halieutique), Système Aérien, Flore/Végétation, Faune. Ces deux derniers intéressent en particulier la biogéographie de Madagascar. Mais l'approche systémique favorisée par la banque de données, permet d'intégrer l'environnement de la faune et de la flore malgache. Un rapport y afférent, outre les points forts constatés, a mis en évidence les domaines thématiques et géographiques insuffisamment couverts par les recherches,.et a proposé une orientation compatible à la mise en oeuvre de la politique environnementale malgache.

Cet outil, réclamé tant par les chercheurs que par les opérateurs voulant travailler ou intervenir dans le domaine environnemental à Madagascar, nécessite une mise à jour régulière et un enrichissement progressif, en particulier par le biais des échanges et des informations.

POURQUOI CE BILAN?

L'idée avait rapidement germé lors de concertations, aussi bien à l'échelle locale qu'au niveau international, car il n'est pas toujours aisé de savoir où se trouvent les informations susceptibles d'intéresser les chercheurs et les opérateurs qui travaillent dans ce domaine. Certains centres sont très connus, mais d'autres mériteraient d'attirer l'attention. Souvent les mêmes travaux sont effectués, à quelques années de distance, sans tenir compte de ce qui est déjà paru...Il y a donc un besoin évident de faire connaître et de coordonner les recherches dans un si vaste domaine où chacun peut y trouver son intérêt. Ainsi, trois objectifs principaux ont été proposés :

LES OBJECTIFS

L'inventaire analytique des études et recherches en vue d'une bonne connaissance du patrimoine naturel terrestre et de l'orientation de la recherche environnementale. La mise à disposition de ces données aux utilisateurs, quelle que soit leur sensibilité environnementale : enseignants, chercheurs, étudiants, agents d'exécution (associations gouvernementales, ONG, aménageurs et opérateurs économiques), les décideurs et les autorités administratives, les touristes et le public en général. La création d'une Banque de Données sur l'Environnement Malgache (BDEM) répond dans la mesure du possible à ce souci et contribue à la valorisation des résultats de recherche.

TABLEAU I :LISTE DES THEMES ET SOUS-THEMES PAR VOLET

VOLETS	THEMES	SOUS-THEMES
MILIEUX NATURELS (MN)	Pédologie	pédogenèse / mécanique du sol / agropédologie / dégradation / conservation / restauration
	Géologie	paléontologie / pétrographie / minéralogie / géophysique / géochimie / tectonique / stratigraphie
	Géomorphologie	morphologie / modelé / topographie / régions naturelles
	Biogéographie	Typologie des milieux / Ecosystèmes terrestres / Dynamique de biocénoses / Dégradation / Désertification / Protection, restauration des milieux / reconstitution environnementale
	Géographie générale	Topographie / Paléogéographie / Paléoclimatologie / Organisation de l'espace
SYSTEMES AERIENS (AE)	Masses d'air	Température / humidité / sécheresse / dépression / anticyclone /
	Précipitations	pluies / grêle / gelée / précipitations occultes / pluies provoquées
	Vent	mousson / alizé / foehn / brises
	Insolation	durée / évaporation
	Cyclone	cyclogenèse / pluies / vents / trajectoires / dégâts / mesures
SYSTEMES AQUATIQUES (AQ)	Lacs et étangs	Qualité des eaux / ressources biologiques / régime, hydrographie
	Fleuves et rivières	idem
	Eaux souterraines	idem
	Eaux côtières	idem
	Aménagement hydroélectrique	idem+ impact sur l'environnement
	Aménagement hydraulique	idem + impact sur l'environnement
FLORE/VEGETATION (FV)	Botanique systématique	Inventaire floristique / Etudes taxonomiques
	Ecologie	Auto-écologie / Synécologie
	Biologie végétale	Morphologie / Anatomie / Cytologie / Physiologie
	Productions végétales et ressources naturelles	Agriculture / Foresterie / Ethnobotanique / Phytochimie
FAUNE (FA)	Systématique, Faune nuisible Protection Biologie Paléontologie	Pour chaque thème : Primates / Insectivores / Rongeurs / Carnivores / Chiroptères / Potamochères / Insectes / Amphibiens / Reptiles / Arachnides / Vers (Helminthes) / Mollusques / Myriapodes / Crustacés / Protozoaires et autres parasites / Oiseaux / Poissons / autres Mammifères / Faune endogée / Nature

Une meilleure gestion des ressources naturelles au service du développement est le corollaire des points précédents.

MATERIEL ET METHODES

La BDEM est informatisée. Le logiciel pour la base de données est PARADOX 4.5 (sous Windows) qui procède du principe du tableur, mais qui pourrait enregistrer des informations scannérisées. Ce logiciel est prévu pour être couplé à un Système d'Informations Géographiques pour pouvoir visualiser et spatialiser les informations environnementales. Un manuel et un accès simplifié permettent d'accéder à différents niveaux d'informations, selon l'utilisateur. Pour le moment, elle est localisée au CNRE (Antananarivo), mais une mise en réseau a été envisagée, du moins au niveau du PAE.

La méthodologie appliquée comprend trois étapes:

- la conception et la mise en place de la BDEM compte tenu des résultats des enquêtes et consultations auprès de différents types de banques ou bases de données dans le pays et à l'étranger,

- collecte de données, relatives aux thèmes définis par chaque volet, à l'aide de fiches de prospection et de bordereaux de saisie, dans divers sites documentaires, préalablement contactés et listés, sis aussi bien dans l'île qu'à l'extérieur. Ces fiches respectent les normes reconnues par un grand nombre de centres de documentations,

- travaux informatiques nécessaires à la mise à disposition aux utilisateurs des données collectées (saisie, validation, mise au point des techniques d'interrogation).

Les données se présentent sous forme de références bibliographiques avec 70 champs d'indexation, relatifs aux types et niveaux de données (documents, titres, auteurs, dates, état...), leurs sites détenteurs, les régions concernées, les sujets traités, les résumés, les remarques faites par les consultants (points forts et lacunes).

LES RESULTATS

APPRECIATION DE L'INFORMATION

Les informations sont nombreuses et ici, il n'est pas question d'extraire toutes les informations, mais il est déjà possible de faire les constatations suivantes :

D'une manière générale, la **recherche environnementale** *sensu stricto* est très limitée, comme on peut s'en douter, puisque ce terme n'a fait son entrée dans les sciences que récemment. Mais la recherche sur l'environnement a existé depuis longtemps, associée à d'autres recherches. Souvent sous le terme «cadre général, milieu, géographie», etc.. se profilent des notions environnementales. Cet etat de fait a entraîné une relecture de certains vieux documents, comme par exemple les anciennes notices géologiques. et la nécessité de prospecter un peu partout.

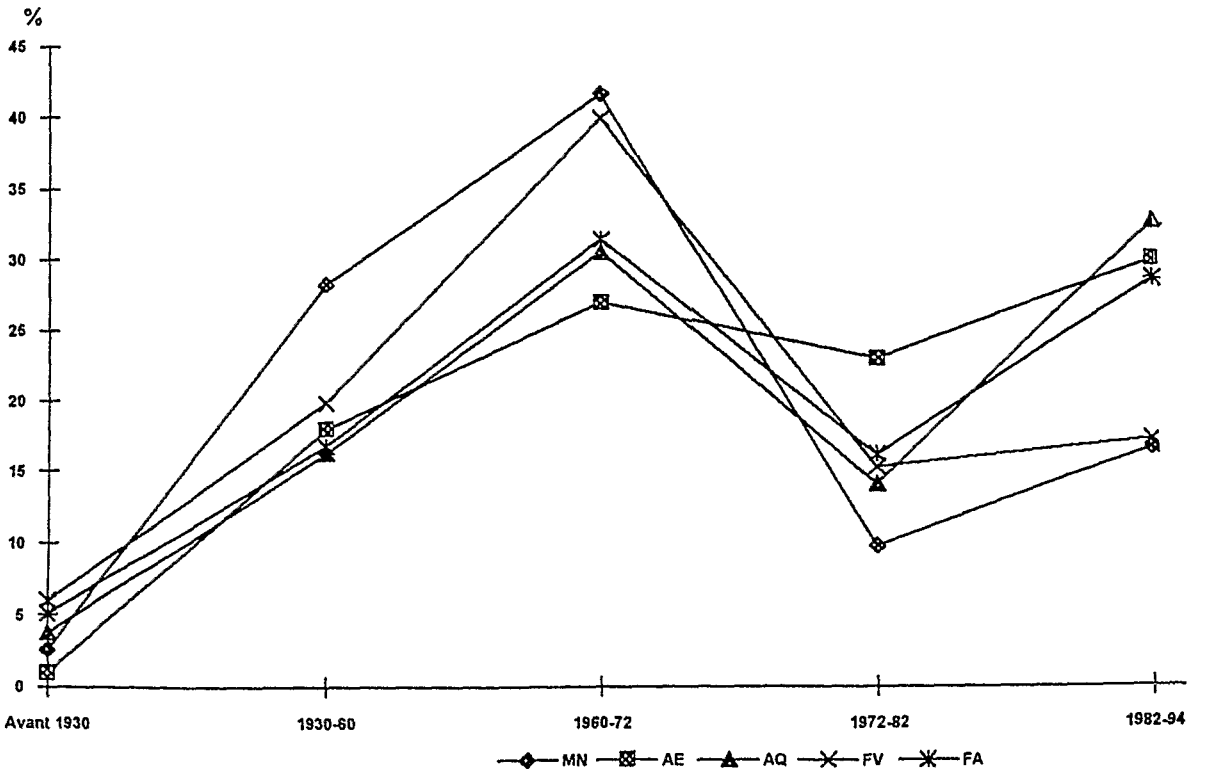
Les **références identifiées** en octobre 1994 s'élevaient à 29774 inventoriées et 11 121 indexées (HOEBLICH & RASOLOFOHARINORO, 1994). Cela représente un travail considérable, sachant que pour chaque référence, plus de 70 informations doivent être saisies... Il faut supprimer les doublons relativement nombreux, surtout entre les informations récupérées de l'étranger et les plus facilement accessibles dans le pays.

Les résultats sont très variables d'un volet à l'autre. La faune et la flore représentent plus de la moitié des références, ceci, en raison de la grande part de la systématique propre à ces deux volets, d'où l'intérêt de cette BDEM pour la recherche biogéographique à Madagascar.

Les **sites détenteurs d'informations** sur l'environnement sont nombreux, aussi bien à Madagascar que dans les autres pays prospectés. Ainsi à Madagascar les références sur la flore sont concentrées dans un nombre moins important de sites (37 sites) que pour celles sur la faune (51). Pour le nombre de références, c'est la flore qui en possède le plus , pratiquement le tiers du total, alors que la faune, ne représente qu'un cinquième.

Les **documents identifiés** sont essentiellement sur support papier (livres, thèses, mémoires, articles de périodiques...). Les autres supports sont par ordre décroissant : les disquettes provenant généralement de centres documentaires importants (Muséum d'Histoire Naturelle, ORSTOM, BDPA, bibliothèques universitaires,...) les microfiches (à Madagascar), films et microfilms(WWF, Bibliothèque universitaire de Tananarive) les cassettes et les diapositives(WWF, UNESCO,...) Ces derniers documents intéressants, certes font partie d'un système qui mériterait une attention particulière, mais ils restent difficiles à exploiter d'une manière scientifique, car ils sont le plus souvent utilisés à des fins médiatiques. Pour les documents sur papier, il faut noter que leur accessibilité est souvent bien limitée, car dans l'ensemble, plus de 90% des documents sont exclus du prêt, même s'il ne sont que rarement confidentiels : bon nombre d'ouvrages n'existent qu'en très peu d'exemplaires, ce qui ne permet que la consultation dans les bibliothèques elles-mêmes. De plus sur Madagascar, les CD-ROM sont encore très rares et ne se limitent qu'à des références et non à des textes. Une particularité de la banque de données a été de référencer une bonne partie de la «littérature grise» (mémoires, études, travaux non identifiés habituellement) qui servent de base à des articles plus synthétiques ou des ouvrages généraux (38,4% du total des références). Les articles et tirés-à-part de périodiques représentent 29,4% de la production, contre 16,8% pour les ouvrages ou monographies et seulement 13,2% pour les thèses, mémoires et autres manifestations scientifiques (colloques, séminaires), c'est à dire la littérature la mieux connue en principe. On peut déjà en déduire que la littérature scientifique sur Madagascar n'est réellement connue qu'à travers certains ouvrages incontournable, mais pas toujours représentatifs de la recherche fondamentale. Cette faible accessibilité des résultats de recherches est une des contraintes à leur diffusion nationale et internationale.

Les **périodes de recherches** peuvent se limiter à cinq tranches que l'on peut faire correspondre à l'histoire politique de la Grande Ile. Les années 1930 marquent une charnière pour l'époque coloniale ; suit la période 1960-1972, correspondant à la Première République. La Seconde République peut être divisée en deux : de 1972 à 1982 et de 1982 à nos jours (pour le moment, la Troisième République est trop récente pour être significative dans les chiffres). Entre 1972 et 1982, il y eut une forte baisse de la production d'ouvrages en relation avec la fermeture de centres de recherche (ORSTOM, IRAM, CTFT,...) et le départ de chercheurs étrangers. Après 1982, une reprise certaine s'est amorcée.



(MN) MILIEUX NATURELS - (AE) SYSTEMES AERIENS – (AQ) SYSTEMES AQUATIQUES - (FV) FLORE/VEGETATION - (FA) FAUNE

Fig. 1. Evolution des références par volet.

Si d'une manière générale, les **auteurs** français dominent dans la recherche effectuée sur la nature malgache, de tout temps, et quels que soient les domaines d'études, ils interviennent davantage pour la faune (75,5%) que pour la végétation(73,3%). Mais la part des auteurs français tend à diminuer constamment, car de 96% au début de la colonisation, elle arrive actuellement à 51% tous volets confondus. Parallèlement, on assiste à une participation croissante des autres étrangers (Anglais, Allemands, Suisses,...) de 3,5% pendant la période coloniale à 20,1% actuellement. Ce fait atteste un intérêt grandissant pour la nature malgache chez les chercheurs. Le plus spectaculaire est la contribution des nationaux qui, de 0% avant 1930, passe à 28,7% de nos jours; et ceci dans tous les domaines, même si le volet «systèmes aériens» et «flore-végétation» sont les plus concernés. Il est à noter cependant que la langue de recherche la plus utilisée demeure le français pour environ 85% des références.

ETAT DES CONNAISSANCES SUR L'ENVIRONNEMENT A MADAGASCAR

Les connaissances sur l'environnement malgache sont regroupées par thème et par région.

Le bilan thématique

Ce bilan permet de dégager précisément certains points :

- la grande diversité des thèmes : on peut retenir en gros 25 thèmes (sur 115 proposés souvent disparates). Dans l'ensemble, ces thèmes portent sur l'inventaire, l'écologie, la répartition, la dynamique et ses problèmes, les formations (végétales en particulier);

- l'aspect plus fondamental qu'appliqué des recherches : la grande majorité de celles-ci porte soit sur la biodiversité dans sa globalité (richesse floristique, faunistique, ressources en eau,...), soit sur une ou quelques espèces (anatomie, physiologie,...) ; pour les sciences de la terre, les éléments sont parfois pris séparément (roches granitiques, sols ferrallitiques,...). En effet, les recherches sont dans l'ensemble d'obédience universitaire;

- des travaux plus descriptifs qu'analytiques : ils privilégient l'inventaire et la systématique, parfois l'écologie des espèces ou éléments étudiés. Ces travaux sont nécessairement ponctuels, localisés;

- la discontinuité des thèmes dans le temps (voir figure) : Chaque volet n'entraîne pas un même intérêt suivant les périodes : par exemple dans les années 1960 les recherches sur la flore étaient de loin plus nombreuses que pour la faune, phénomène qui s'est nettement inversé après 1982. Avant l'indépendance, la systématique faunistique, alors qu'après 1960 c'est surtout la protection qui prévaut. Dans l'ensemble les travaux récents paraissent plus sensibles aux problèmes environnementaux et intègrent davantage les relations entre les milieux, les êtres vivants et leurs activités.

Le bilan géographique

Certes les études générales sur Madagascar ne manquent pas, avec 45,4% des références tous volets confondus et il s'agit surtout de références anciennes qui permettent des études diachroniques révélatrices. Mais dans le pays, certaines zones d'études sont privilégiées.

- L'Est intéresse les chercheurs à plus d'un titre : son étirement longitudinal face aux alizés présente un climat tropical humide, favorable à un équilibre physico-biologique remarquable (exubérance végétale, richesse faunistique) mais c'est également une région malgache à problèmes majeurs avec risques d'ordre écologique (cyclones, érosion, déforestation) et biologique (menace d'extinction d'espèces). Les localités les plus cernées par les études sont les grandes zones agricoles (Lac Alaotra, Moramanga, Ivoloina), les domaines forestiers, aussi bien les forêts littorales que celles de transition (Périnet/Andasibe) et également les milieux aquatiques comme les lacs, les stations piscicoles ou certaines rivières.

- Le Centre présente une situation assez contradictoire : s'il est bien étudié pour les milieux naturels et la climatologie, il l'est moins pour la flore/végétation et surtout pour la faune. En effet, la pauvreté relative en faune terrestre liée à la déforestation, aux aménagements hydro-agricoles et urbains, à l'installation dense de la population explique le peu d'intérêt porté par les spécialistes en faune. Il est cependant prouvé que des espèces ne sont pas encore inventoriées.

- Le Sud attire les chercheurs par son originalité. Sa diversité écologique et biologique, liée à l'existence d'un domaine semi-aride enclavé dans un domaine tropical humide (Côte-Est) et un domaine tropical sec (Ouest), alliée à un environnement socio-économique assez différent du reste de Madagascar, constitue autant d'attraits que de contraintes. Les formations et productions végétales y sont particulièrement étudiées ainsi que les surfaces forestières (bush et fourré à épineux) avec une cristallisation autour des aires protégées de Berenty, Bezaha-Mahafaly ou Andohahela, sans oublier les vallées fluviales.

- Par contre, l'Ouest et le Nord sont des régions les moins étudiées de l'île, aussi bien globalement que spécifiquement. Les raisons qui peuvent être avancées peuvent se résumer aux difficultés d'accès en raison de l'éloignement et au mauvais état des infrastructures de communication. Pourtant, ce ne sont pas les régions les moins riches en biodiversité. Pour l'ouest, on peut exclure les aires forestières de l'Ankarafantsika, d'Ampijoroa et du Bemaraha mieux étudiées, alors que le Nord est la région la plus marginalisée en matière de recherche, un peu moins pour la faune (8,8% du total) que pour la flore/végétation (7,4% du total). Bien des aspects demeurent peu ou pas étudiés, comme les productions animales et végétales, la protection, la conservation des espèces et même l'inventaire systématique.

QUELQUES DONNEES SPECIFIQUES AUX VOLETS SPECIALEMENT LIES A LA BIOGEOGRAPHIE

Flore - Végétation

La compilation des résultats a mis en évidence une évolution dans le temps en fonction des dates de publication, des thèmes traités d'une part et de leur fréquence d'autre part.

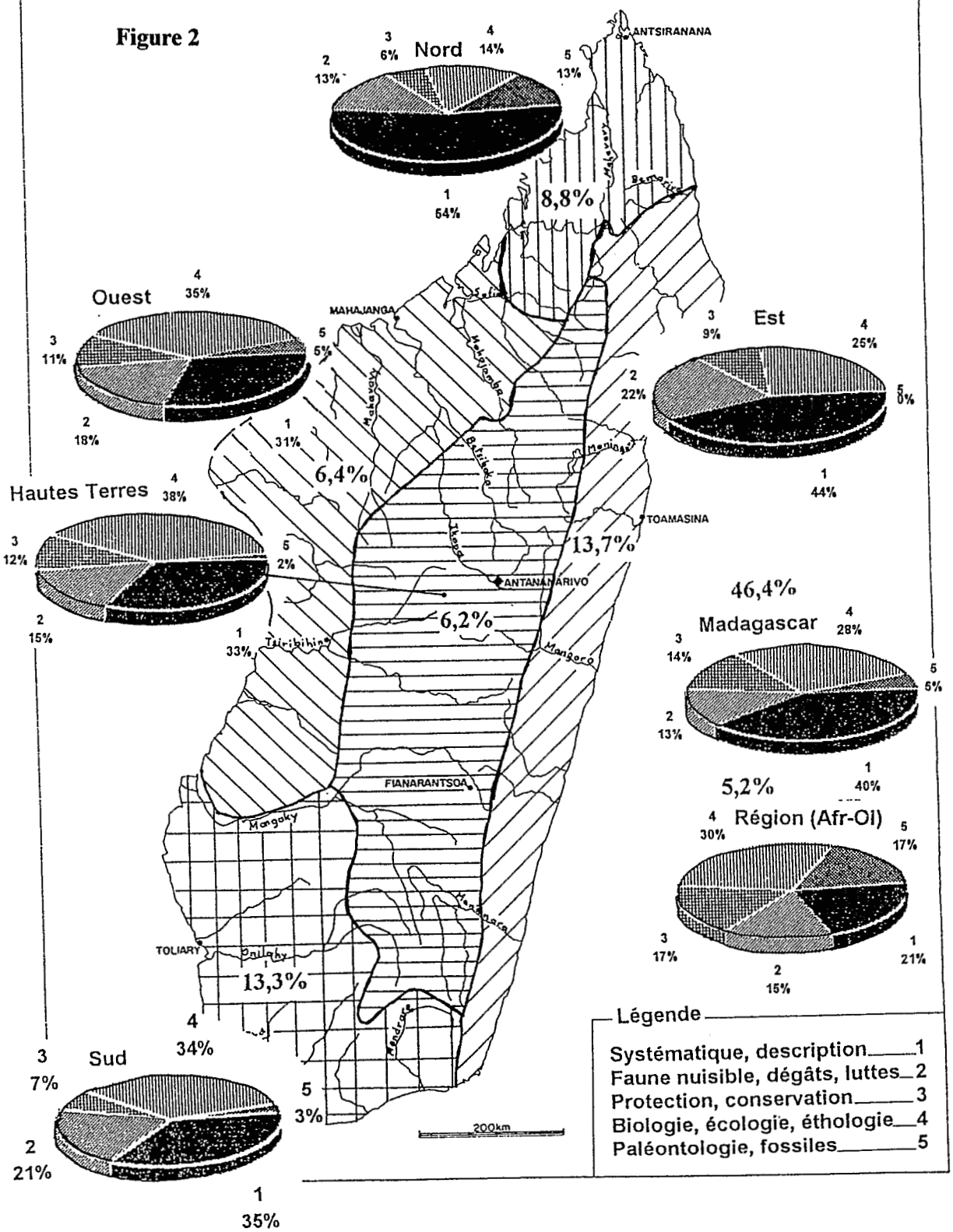
L'époque précoloniale et la première moitié de la colonisation peuvent être considérées comme phase d'exploitation. Les thèmes majeurs étudiés étaient alors les inventaires floristiques, la biogéographie, l'exploitation des ressources naturelles (caoutchouc, latex), l'introduction d'espèces pour des cultures de rente (cacao, vanille, girofle, café) ainsi que des guides culturaux sur les plantes alimentaires autres que le riz. Les ouvrages datant de cette période présentent une valeur inestimable. Ces archives uniques donnent des informations sur l'environnement malgache de l'époque et la comparaison avec les écosystèmes actuels montrent un net recul du couvert forestier originel ainsi que son évolution en formations végétales secondaires de plus en plus dégradées.

De la fin de la colonisation jusqu'en 1970, les études sont moins exhaustives et les thèmes majeurs poursuivent la voie de la première période. Vers 1950, les activités de recherches implantées dans le pays ont commencé à fournir des résultats pour cinq thèmes principaux :

- le maintien de l'équilibre du milieu naturel : conservation des eaux, du sol, agroforesterie

REPARTITION DES REFERENCES PAR THEME ET PAR REGION "FAUNE"

Figure 2



- les forêts naturelles et plantées, principalement la connaissance de ces milieux et les techniques d'aménagement ;

- les recherches pour l'amélioration génétique des essences forestières

- les produits forestiers et leur technologie

- l'exploitation des ressources piscicoles.

Les dernières décennies (de 1970 à nos jours) sont une période de mise en place de nouvelles structures après le départ des chercheurs français ayant travaillé dans les instituts de recherche. Dans les nouveaux centres de recherche nationaux (CNRE, FOFIFA-CENRADERU, DRFP) les thèmes de recherche s'orientent vers la recherche appliquée : la sylviculture et foresterie, l'agroforesterie, l'ethnobotanique avec une prospection régionale et identification de nouvelles plantes. Dans les départements universitaires, la recherche aborde davantage les études écologiques et phytosociologiques des écosystèmes malgaches, tout en se penchant sur les exigences écologiques des espèces. Les études phytochimiques connaissent également un certain intérêt, en vue de la valorisation des ressources naturelles. A travers ces travaux, souvent d'une manière indirecte, il y a eu une remise à jour de la connaissance systématique de la flore malgache et une meilleure appréciation des écosystèmes naturels ainsi que des menaces sur ces derniers. Mais les lacunes sont nombreuses : l'inventaire systématique est loin d'être achevé et n'intéresse plus pour lui seul ; il y a peu de références ayant trait directement à l'environnement, notion, faut-il le rappeler, récente en ces termes. Malgré une sensibilisation assez forte, peu d'études ont porté sur les espèces menacées de disparition, tout comme les applications pour les études d'impact liées aux grands travaux d'aménagement, à l'utilisation de produits chimiques, à l'exploitation irrationnelle des ressources naturelles.

La Faune

L'analyse des références relatives aux groupes d'animaux étudiés révèle que certains le sont plus que d'autres. La majorité des documents concernant la faune malgache porte depuis longtemps sur la description, la systématique, l'inventaire et la répartition géographique. Viennent ensuite la biologie, l'écologie et l'étude des comportements. Un thème particulier a attiré certains chercheurs, à savoir la faune nuisible, les dégâts et la lutte contre cette faune. Les préoccupations sur la sensibilisation à la protection et la conservation de la nature n'apparaissent que tardivement mais prennent une place de plus en plus importante. Par contre pour la paléontologie, les subfossiles et fossiles, les références sont peu nombreuses.

Les documents anciens portent surtout sur les descriptions et la systématique, alors que les plus récents privilégient la biologie et la conservation des espèces. Les groupes animaux les plus étudiés sont les Insectes (44,7% des documents) en particulier pour la faune nuisible avec les ravageurs de cultures et les vecteurs de maladies. Viennent ensuite les Mammifères où les Lémuriens occupent une place prépondérante (12,6% des documents) et sont mieux connus (biologie, écologie, éthologie et protection). Les Oiseaux et les Reptiles ne représentent chacun que 7% du total avec toujours une prédominance de la systématique et de la biologie. Les lacunes pour la faune malgache sont nombreuses: les Amphibiens, les Mollusques, les Crustacés, les Batraciens sont très peu étudiés, bien que certaines espèces sont réputées utiles et/ou menacées. Les

recherches *in situ* sur l'écologie et l'éthologie des espèces animales sont insuffisantes; la quasi-absence de données sur les stocks ou les capacités de régénération des espèces, notamment celles qui sont actuellement commercialisées, a été maintes fois déplorée.

Le volet « milieux naturels » et les autres volets

Ce volet comporte un grand nombre d'informations susceptibles d'intéresser la biogéographie et un sous-thème développe plus particulièrement certains de ces aspects : la typologie des milieux, les écosystèmes terrestres, la dynamique des biocénoses, la dégradation, la désertification, la protection et la restauration des milieux, ainsi que la reconstitution environnementale. Les autres sous-thèmes, pédologie, géologie, géomorphologie, géographie générale peuvent être utiles dans le cadre d'une étude du milieu pour une espèce ou un écosystème. L'analyse des références permet de dégager des descriptions détaillées et souvent illustrées par des cartes et graphiques et une grande diversité des domaines embrassés, donnant une vision globale et évolutive des milieux naturels et une approche environnementaliste plus confirmée. La biogéographie reste malgré tout un parent pauvre, par rapport à la géologie, la géomorphologie et surtout la pédologie qui représente à elle seule 30% des documents. Bon nombre d'ouvrages sont relativement anciens et il faut noter l'insuffisance de données diachroniques qui permettraient de mieux suivre l'évolution et la dégradation des milieux.

Pour le volet «systèmes aquatiques», la faune et la flore sont enregistrées dans le sous-thème « ressources biologiques » qui regroupe les travaux sur la biologie, la biotypologie et la biogéographie propres à ces milieux. L'hydrobiologie est presque exclusivement consacrée à l'étude des poissons et il y a un recoupement avec la faune ainsi que la flore/végétation dans une moindre mesure.

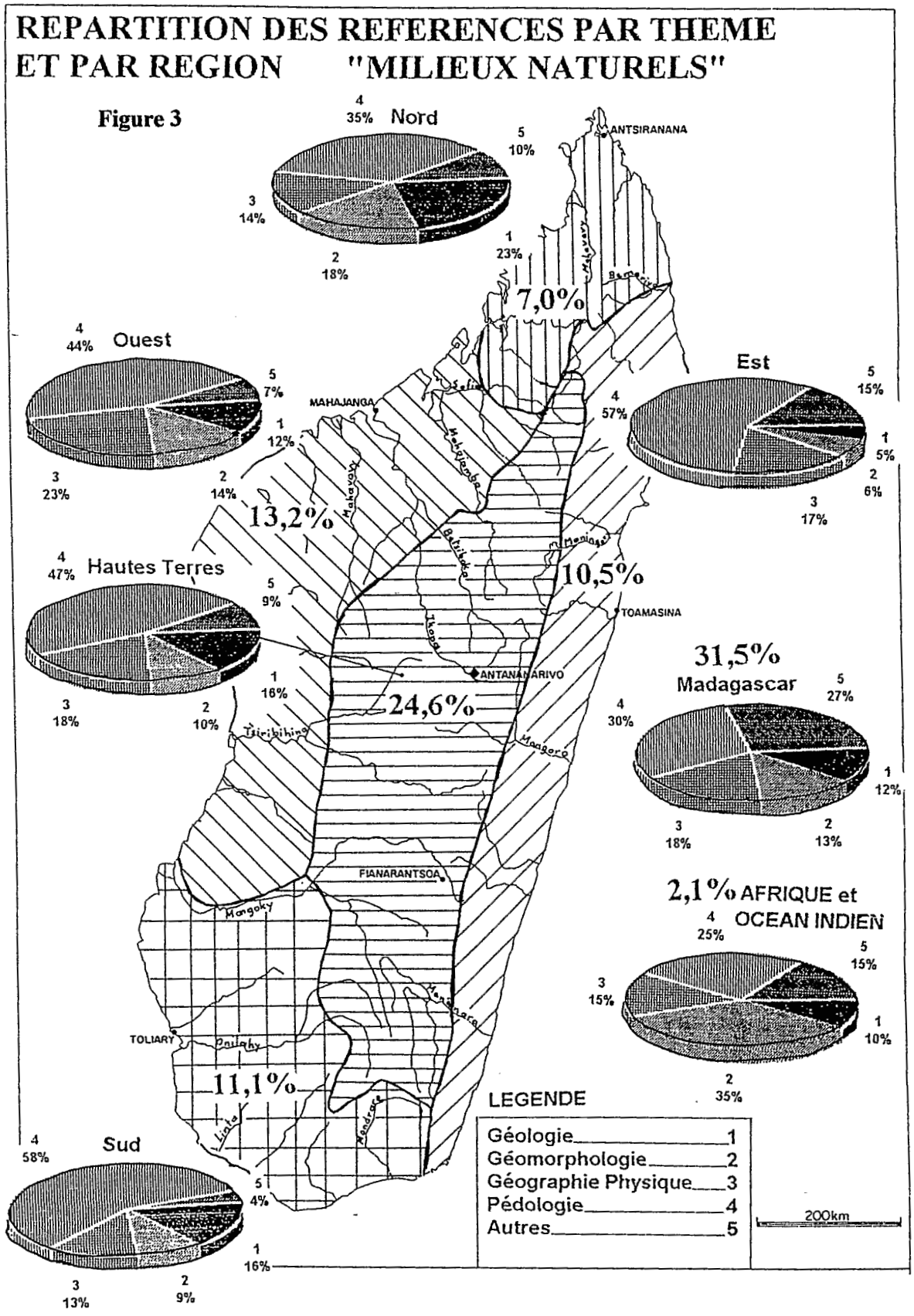
DISCUSSION

Il faut reconnaître des limites à la BDEM, en particulier pour les thèmes de recherche eux-mêmes.

- L'orientation de cette BDEM ne répond pas tout à fait au terme «biogéographie» mais à celui «d'environnement» qui est plus vaste et devrait cependant englober le premier, tout en laissant de côté certains travaux trop spécialisés. Les résumés et études critiques sont rédigés dans cet esprit

- Où arrêter les investigations? Il a fallu se poser la question pour faire fonctionner cette BDEM, dont l'optique est plus environnementaliste. La présence et les comportements d'un lémurien est intéressante à connaître, si l'on veut définir et préserver la biodiversité. Mais est-il indispensable pour la BDEM de prendre en compte un article parlant de la longueur de ses phalanges?

- La fiabilité de la BDEM n'est pas à mettre en cause, étant donné que la collecte et l'analyse ont été faites par des spécialistes. Cependant, il s'agit essentiellement de références bibliographiques assorties de résumés et de commentaires orientés vers l'environnement et non des données exhaustives sur les résultats de recherches sur telle ou telle autre espèce.


REPARTITION DES REFERENCES PAR THEME
ET PAR REGION "MILIEUX NATURELS"
Figure 3
Nord
4 35%
5 10%
3 14%
1 23%
2 18%
7,0%
ANTSIRANANA
Ouest
4 44%
5 7%
1 12%
3 23%
2 14%
13,2%
MAHAJANGA
Est
5 15%
4 57%
1 5%
2 6%
3 17%
10,5%
TOAMASINA
Hautes Terres
4 47%
5 9%
1 16%
3 18%
2 10%
24,6%
ANTANANARIVO
31,5%
Madagascar
5 27%
4 30%
1 12%
3 18%
2 13%
FIANARANTSOA
2,1% AFRIQUE et OCEAN INDIEN
4 25%
5 15%
3 15%
1 10%
2 35%
TOLIARY
11,1%
Sud
4 58%
5 4%
1 16%
3 13%
2 9%
LEGENDE
Géologie 1
Géomorphologie 2
Géographie Physique 3
Pédologie 4
Autres 5
200km

- Les thèmes et sous thèmes sont définis à partir des documents consultés, ils peuvent donc évoluer en fonction des consultations ultérieures nécessaires pour la mise à jour et l'enrichissement. C'est un système ouvert.

Cette BDEM n'est pas achevée et les résultats restent provisoires. Comme dans toute banque de données, les travaux se poursuivent au fil des jours et des recherches. Certains centres devraient être encore étudiés et les omissions les plus flagrantes ne peuvent être révélées que par des utilisateurs avertis.

A l'étranger, il n'a pas été possible de recueillir les informations sur Madagascar dans tous les pays. Par exemple au Japon, il existe des centres qui s'intéressent , au moins récemment, à Madagascar et qui doivent posséder des information en biogéographie. Par ordre décroissant, ont été prospectés la France, le Royaume-Uni, les Etats-Unis, et plus ponctuellement d'autres pays (Suisse, Allemagne,...).

Si les ouvrages sont repérés dans leur lieu, leur accessibilité n'en demeure pas moins limitée - comme cela a été dit auparavant - sans oublier la rétention d'information par certains centres de documentation.

Cependant, cette BDEM présente un certain nombre d'avantages comme la centralisation des références d'informations sur l'environnement, la localisation des données (accessibilité et facilités) les sujets et les régions étudiés.

Ce bilan des recherches environnementales terrestres à Madagascar (BRET) est une source bibliographique et documentaire bienvenue, tant pour les chercheurs que les opérateurs qui veulent travailler dans le domaine environnemental en général et en biogéographie en particulier. Cet inventaire permettra aussi de réactualiser certaines références parfois méconnues sans nécessairement reprendre l'étude ou le protocole à zéro. Il assure, avec un minimum d'exhaustivité, les éléments de base pour orienter les recherches environnementales à venir. Une mise en réseau est à envisager dans un avenir proche, tant dans le pays qu'avec certains centres de recherche à travers le monde.

CONCLUSION

Si en apparence, l'environnement malgache paraît assez bien connu, lorsqu'on se base sur le nombre de références et leur répartition par thème et par région, et si le domaine biogéographique a été traité depuis des décennies, voire quelques siècles d'après les premiers ouvrages des naturalistes, les recherches sont surtout fondamentales, plus descriptives qu'analytiques et les aspects généraux de l'île prédominent dans les travaux, tous volets confondus. Il y a eu jusqu'à présent un certain déséquilibre dans le choix des zones de recherche, et sur les espèces ou les milieux, nécessitant une véritable politique et relance des recherches biogéographiques en tenant compte de ce qui est désormais acquis.

REMERCIEMENTS

Nos remerciements vont à l'Office National de l'Environnement et à la Banque Mondiale qui ont soutenu et financé cette recherche, aux responsables des centres de

documentation qui ont fourni les informations nécessaires à la création de cette banque de données.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

HOEBLICH, J.M. & RASOLOFOHARINORO, 1994. Bilan des recherches environnementales terrestres, CNRE/ONE, Antananarivo, 79p. et annexes; avec la contribution des responsables des volets «systèmes aériens» : Mme Randrianarison Josette, «système aquatique» : Mme Ranaivosoa Joséphine, «flore/végétation» : Mme Rajeriarison Charlotte, «faune» : M. Rakotondravony Daniel

ORSTOM éditions
Dépôt légal : mai 1996