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.

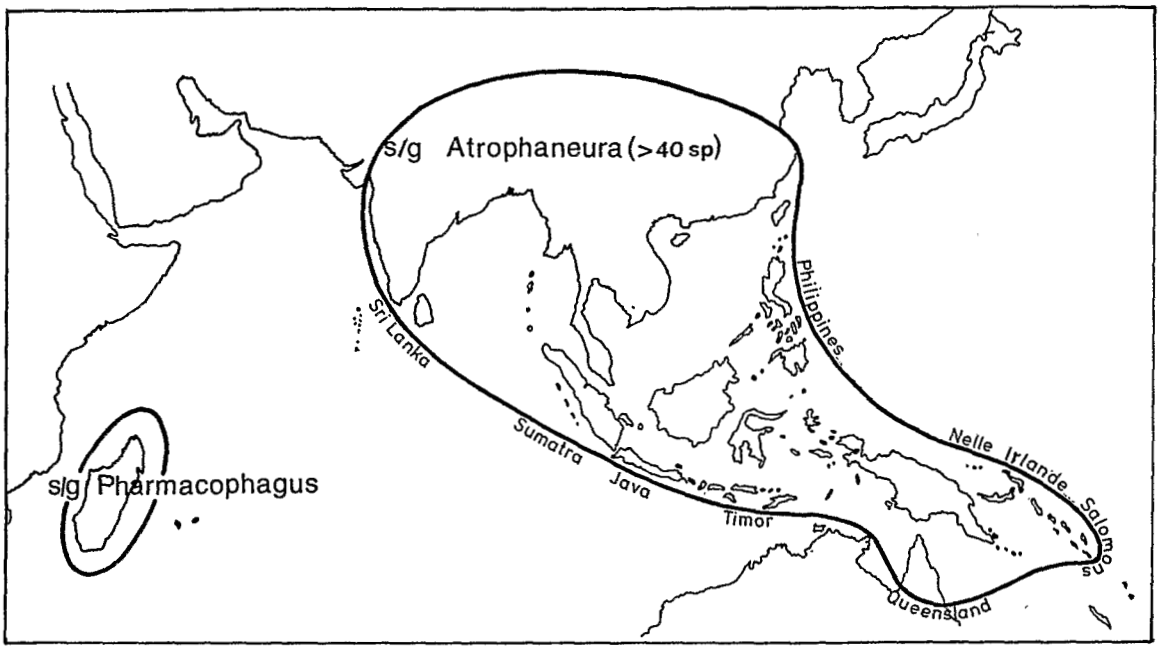

Fig. 1. Répartition du genre *Atrophaneura* avec le sous-genre *Atrophaneura* s. str. (>40 spp.) et le sous-genre *Pharmacophagus* (1 seule sp. *antenor*)

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.

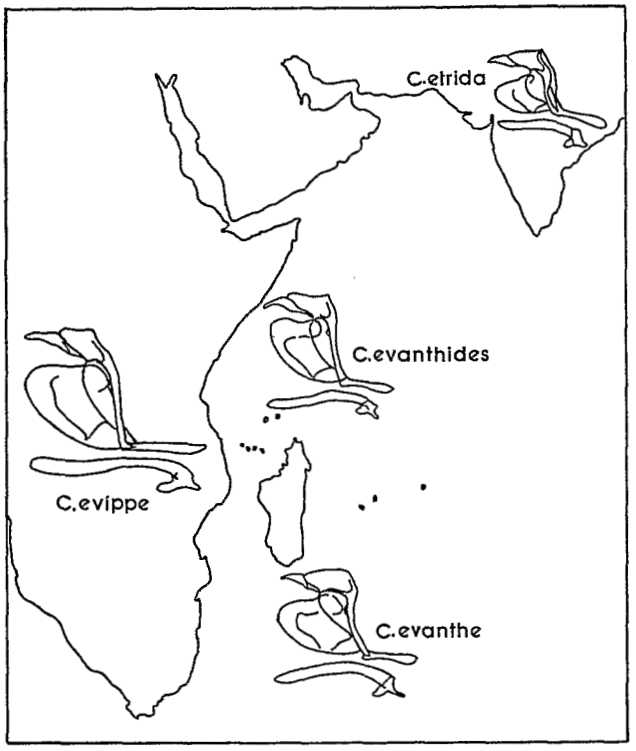

Fig. 2. Répartition de la superspecies *Colotis* (*evanthe*) avec les 3 prospecies : *C. etrida* (Indes), *C. evanthides* (Aldabra) et *C. evanthe* (Madagascar) : une espèce n'appartenant pas à cette superspecies est aussi représentée : *C. evippe* (Continent africain et Comores)

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)

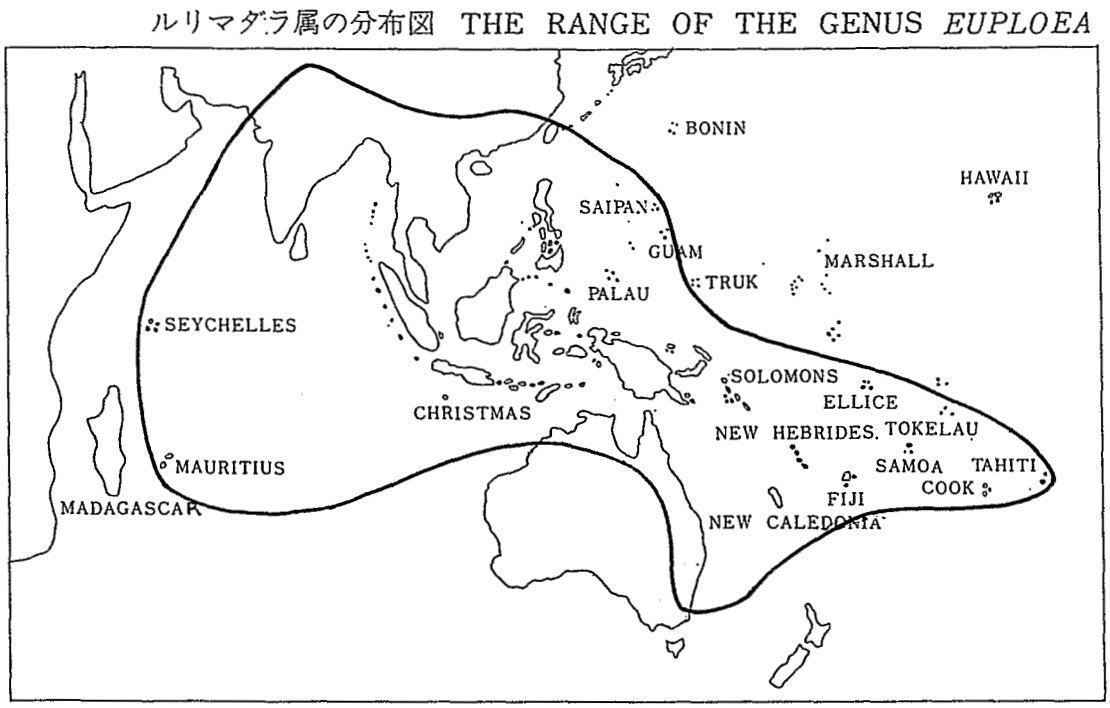

Fig. 3. Répartition du genre *Euploea*. (Copie de la carte de MORISHITA, 1977 - Map 1)

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 (1^{e} 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.