

non numérisé



Institut de recherche  
pour le développement



# BIOTYPOLOGIE DES HYDROSYSTÈMES TROPICAUX

## EXEMPLES CHEZ LES TRICHOPTÈRES AFRICAINS ET MALGACHES

1-TEXTE

François-Marie GIBON



034  
Blainvoly  
GIB

22 MARS 2002

010026679

Documentation ORSTOM

010059157



Les opinions exprimées dans ce document  
n'engagent que la responsabilité de leurs auteurs



La rédaction de ce document a débuté au laboratoire d'Hydrologie de l'IRD à Montpellier, et s'est achevée au laboratoire de Biogéographie de l'université Paul Valéry. Il est fondé sur des travaux de terrain et de microscopie menés, en Afrique occidentale, au cours d'une longue coopération avec l'OMS dans le cadre du programme de lutte contre l'onchocercose, puis à Madagascar, dans le cadre du programme « Biodiversité et biotypologie des eaux continentales malgaches », en coopération avec le Centre national de recherches sur l'environnement (Antananarivo). Il a fait l'objet d'une thèse soutenue le 9 avril 2001 à l'École nationale supérieure agronomique de Montpellier (biologie de l'évolution et écologie).



Document IRD Montpellier, 2001

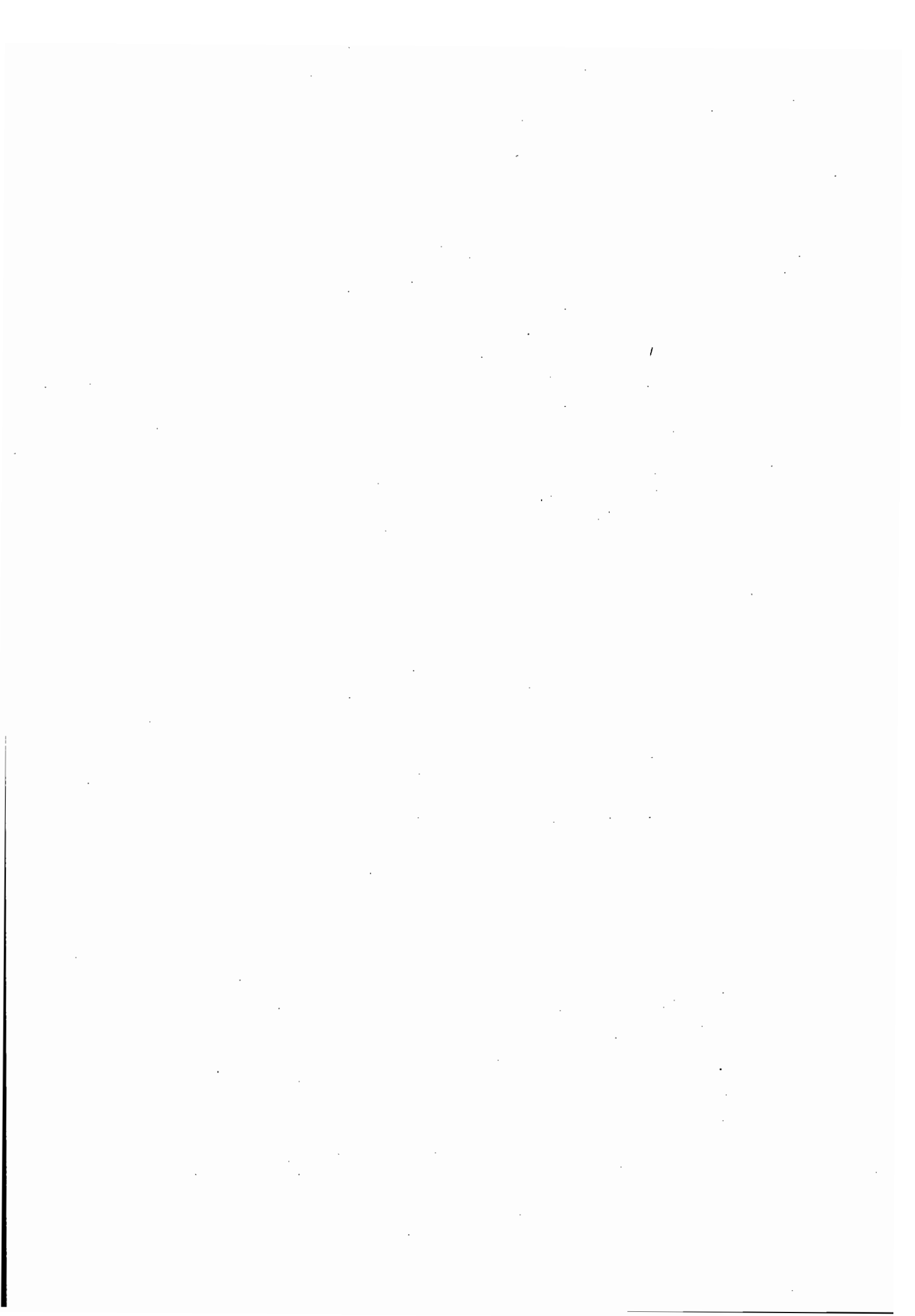
François-Marie GIBON

BIOTYPOLOGIE  
DES HYDROSYSTÈMES  
TROPICAUX

EXEMPLES CHEZ LES TRICHOPTÈRES  
AFRICAINS ET MALGACHES

**1-TEXTE**

Montpellier  
2001



{« -What's the use of their having names, » the Gnat said, « if they won't answer to them?

-No use to them, » said Alice ; « but it's useful to the people that name them, I suppose. If not, why do things have names at all? »

Lewis Carroll





# **Table des matières**



## Avant-propos

### Table des matières

#### Chapitre 1 INTRODUCTION

<b>1. Biodiversité et Biologie de la conservation</b> .....	<b>1</b>
1.1. L'inventaire des espèces .....	1
1.2. La conservation .....	2
<b>2. Les invertébrés benthiques des fleuves et rivières.</b> .....	<b>3</b>
2.1. La spécificité des écosystèmes lotiques. ....	3
2.2. Les approches conceptuelles globales. ....	4
2.2.1. La zonation longitudinale d'Illies et Botosaneanu. ....	5
2.2.2. Le River Continuum Concept (R.C.C.). ....	7
2.2.3. Les développements récents. ....	8
<b>3. Le cadre de nos recherches</b> .....	<b>9</b>
3.1. Afrique occidentale. ....	10
3.1.1. Le Programme de lutte contre l'Onchocercose dans la vallée des Voltas. ....	10
3.1.2. La surveillance de l'environnement .....	11
3.2. Madagascar .....	12
3.2.1. Aperçu historique des recherches naturalistes malgaches .....	12
3.2.2. La politique de conservation .....	13
3.2.3. Le Programme PEC 7. « Biodiversité et Biotypologie des eaux continentales malgaches » .....	15

#### Chapitre 2 LES TRICHOPTERES

<b>1. Introduction</b> .....	<b>17</b>
<b>2. La Phylogénie</b> .....	<b>17</b>
<b>3. Les faunes afrotropicale et malgache</b> .....	<b>19</b>
<b>4. Quelques remarques biologiques</b> .....	<b>20</b>
4.1. Les constructions. ....	21
4.2. La respiration. ....	21
4.3. L'alimentation. ....	22
4.4. Le cycle biologique. ....	23
4.4.1. Une saisonnalité hydrologique marquée, le Bakoye. ....	25
4.5. Activité de vol et période d'attractivité des imagos. ....	28

### Chapitre 3 MATERIEL ET METHODES

1. <i>Techniques de capture.</i>	33
2. <i>Techniques de laboratoire</i>	35
3. <i>Manipulation et représentation des données.</i>	36
4. <i>Représentation et analyse des données</i>	37
4.1. <i>Cartographie</i>	37
4.2. <i>Le profil écologique</i>	38
5. <i>Analyses des données</i>	39
5.1. <i>Les méthodes de classification.</i>	39
5.2. <i>L'analyse en coordonnées principales</i>	41
5.3. <i>Analyse factorielle des correspondances</i>	41
5.4. <i>L'analyse factorielle des correspondances sur variables instrumentales</i>	43

### Chapitre 4 L'AFRIQUE OCCIDENTALE

1. <i>Les premières recherches sur le bassin du Bandama.</i>	47
2. <i>Le passage à l'échelle régionale</i>	48
2.1. <i>La corrélation entre les répartitions et la végétation du bassin</i>	48
2.2. <i>La mise en évidence d'une zone faunistique originale dans les savanes du Burkina Faso</i>	50
3. <i>Etude synthétique des données disponibles.</i>	51
3.1. <i>Les groupes taxonomiques utilisés.</i>	51
3.2. <i>La zone géographique</i>	52
3.3. <i>Les résultats et leur expression graphique.</i>	53
3.4. <i>Analyse globale.</i>	54
3.5. <i>Interprétation des axes.</i>	56
3.5.1. <i>L'altitude.</i>	56
3.5.2. <i>La distance de la source.</i>	56
3.5.3. <i>La pluviométrie.</i>	56
3.5.4. <i>La végétation.</i>	57
3.5.5. <i>L'analyse sur variable instrumentale</i>	58
3.6. <i>La question des taxons supérieurs.</i>	58
3.6.1. <i>Analyse des Hydropsychinae.</i>	59
3.6.2. <i>Analyse des Oestropsinae</i>	60
3.6.3. <i>Analyse des Philopotamidae.</i>	61
3.6.4. <i>Etude des Hydroptilidae</i>	62
3.6.5. <i>Etude des Leptoceridae</i>	63
3.6.6. <i>Conclusion</i>	64
3.7. <i>Discussion.</i>	65
3.7.1. <i>La température</i>	65

3.7.2. La physico-chimie des eaux	66
3.7.3. La pluviométrie	67
3.7.4. La végétation du bassin versant	68
3.7.5. La position sur le réseau hydrographique	71
3.7.6. Les opérations de lutte contre l'onchocercose	72
3.7.7. Les zonations longitudinales.	73
<b>4. Conclusion</b>	<b>75</b>

## Chapitre 5 MADAGASCAR Présentation générale

<b>1. Madagascar, aperçu historique</b>	<b>79</b>
1.1. Histoire géologique.	79
1.2. L'histoire récente	80
1.3. Origine de la flore et de la faune malgaches	82
<b>2. Géologie.</b>	<b>83</b>
2.1. Le socle ancien.	83
2.2. Les formations sédimentaires.	84
2.3. Les formations volcaniques	84
2.4. Les formations dégradées	85
<b>3. Géomorphologie.</b>	<b>85</b>
3.1. Le versant oriental	86
3.2. Les Hautes-Terres centrales	86
3.3. La façade occidentale	87
<b>4. Climatologie.</b>	<b>87</b>
4.1. Généralités.	87
4.2. Températures.	88
4.3. Précipitations.	89
4.4. Les régions climatiques.	90
4.5. Les régimes hydrologiques	91
<b>5. La Végétation</b>	<b>93</b>
5.1. Les formations primaires	93
5.2. Les formations secondaires.	95

**Chapitre 6 RESULTATS DE L'INVENTAIRE ECOLOGIQUE  
MALGACHE**

<b>1. Les Rhyacophiloidea</b> .....	<b>98</b>
<b>1.1. Rhyacophilidae</b> .....	<b>98</b>
<b>1.2. Hydrobiosidae</b> .....	<b>98</b>
<b>2. Glossosomatoidea</b> .....	<b>99</b>
<b>3. Hydroptiloidea</b> .....	<b>99</b>
<b>4. Philopotamoidea</b> .....	<b>100</b>
<b>4.1. Une richesse spécifique exceptionnelle</b> .....	<b>101</b>
<b>4.2. La répartition de la famille à Madagascar</b> .....	<b>101</b>
<b>4.3. Le micro-endémisme</b> .....	<b>102</b>
<b>4.4. La sous-famille des Paulianodinae Ross, 1956.</b> .....	<b>103</b>
<b>4.5. La sous-famille des Philopotaminae Ulmer, 1903.</b> .....	<b>104</b>
<b>4.6. La sous-famille des Chimarrinae Wallengren, 1891.</b> .....	<b>105</b>
4.6.1. Le groupe archaïque .....	107
4.6.2. Le groupe des géants .....	108
4.6.3. Le groupe <i>digitata</i> , sous-groupe AA .....	109
4.6.4. Le groupe <i>digitata</i> , sous-groupe AF .....	110
4.6.5. Le groupe <i>digitata</i> , sous-groupe AN .....	111
4.6.6. Le groupe <i>digitata</i> , sous-groupe AP .....	111
4.6.7. Le groupe <i>digitata</i> , sous-groupe BI .....	112
4.6.8. Le groupe <i>digitata</i> , sous-groupe AU .....	112
4.6.9. Les espèces isolées .....	112
4.6.10. Le groupe <i>hoogstraali</i> .....	113
4.6.11. Le groupe <i>dybowskina</i> .....	113
4.6.12. Le groupe <i>cereris</i> .....	114
<b>5. Les Hydropsychoidea</b> .....	<b>116</b>
<b>5.1. Psychomyiidae</b> .....	<b>116</b>
<b>5.2. Polycentropodidae</b> .....	<b>117</b>
<b>5.3. Dipseudopsidae</b> .....	<b>118</b>
<b>5.4. Ecnomidae</b> .....	<b>119</b>
<b>5.5. Hydropsychidae Curtis, 1835</b> .....	<b>120</b>
5.5.1. Le genre <i>Hydropsyche</i> .....	121
5.5.2. Le genre <i>Potamyia</i> .....	122
5.5.3. Le genre <i>Cheumatopsyche</i> .....	123
5.5.4. Le genre <i>Aethaloptera</i> .....	127
5.5.5. Le genre <i>Polymorphanisus</i> .....	127
5.5.6. Le genre <i>Leptonema</i> .....	127
5.5.7. Le genre <i>Amphipsyche</i> .....	128
5.5.8. Le genre <i>Macrostemum</i> .....	128
<b>6. Les Limnephiloidea</b> .....	<b>131</b>
<b>6.1. Pisuliidae</b> .....	<b>131</b>
<b>6.2. Lepidostomatidae</b> .....	<b>132</b>

<b>6.3. Goeridae</b>	<b>133</b>
<b>7. Sericostomatoidea</b>	<b>133</b>
<b>7.1. Petrothrincidae</b>	<b>134</b>
<b>7.2. Helicopsychidae</b>	<b>134</b>
<b>7.3. Sericostomatidae</b>	<b>135</b>
<b>8. Les Leptoceroidea</b>	<b>135</b>
<b>8.1. Calamoceratidae</b>	<b>136</b>
<b>8.2. Leptoceridae</b>	<b>136</b>
8.2.1. Oecetini	137
8.2.2. Setodini	138
8.2.3. Leptocerini	140
8.2.4. Triaenodini	141
8.2.5. Nectopsychini	142
8.2.6. Athripsodini	142

## Chapitre 7 SYNTHÈSE ÉCOLOGIQUE DES HYDROSYSTEMES MALGACHES

<b>1. Les données et les méthodes</b>	<b>151</b>
1.1. Les taxons	151
1.2. Les sites étudiés	152
1.3. Les méthodes utilisées	Erreur! Signet non défini.
<b>2. Le Versant oriental</b>	<b>152</b>
2.1. Les résultats et leur expression graphique	152
2.2. Interprétation et discussion	154
<b>3. Le versant occidental</b>	<b>156</b>
3.1. Les résultats et leur expression graphique	156
3.2. Interprétation et discussion	157
<b>4. Conclusion</b>	<b>161</b>

## Chapitre 8 ANALYSE ZOOSOCIOLOGIQUE DES PHILOPOTAMIDAE MALGACHES

<i>1. Le Sud-ouest.</i>	164
1.1. Présentation générale des bassins hydrographiques	164
1.2. Les données et leur analyse	165
1.3. Interprétation	165
1.4. Discussion et conclusion	166
<i>2. Les bassins de la Betsiboka et de la Tsiribihina.</i>	168
2.1. Présentation générale des bassins hydrographiques	168
2.2. Les données et la représentation graphique de leur analyse	168
2.3. Interprétation et discussion	169
2.4. Conclusion	170
<i>3. La Montagne d'Ambre</i>	171
3.1. Présentation générale	171
3.2. Les données	171
3.3. Les résultats et leur expression graphique	172
3.4. Discussion et conclusion	172
<i>4. Le versant occidental, essai de synthèse</i>	173
4.1. Les données	173
4.2. Les résultats et leur expression graphique	173
4.3. Discussion et conclusion	174
<i>5. Le massif du Marojezy, bassin de la Lokoho</i>	179
5.1. Les données	179
5.2. Discussion et conclusion	179
<i>6. Le massif de l'Andringitra, bassins de la Manampatrana et de la Matitanana.</i>	181
6.1. Présentation générale	181
6.2. Les données	181
6.3. Discussion et conclusion	182
<i>7. La Namorona et la Mananjary</i>	183
7.1. Présentation générale	183
7.2. Les données	184
7.3. Discussion	185
7.4. Conclusion	187
<i>8. Le bassin du Mangoro</i>	188
<i>9. La région du Rianila</i>	190
<i>10. Les bassins du Sud Est.</i>	191



<b>10.1. Présentation générale</b> .....	<b>191</b>
<b>10.2. Les données et leur expression graphique</b> .....	<b>192</b>
<b>10.3. Interprétation et discussion</b> .....	<b>192</b>
<b>11. Conclusion</b> .....	<b>194</b>

**CONCLUSION**

.....**197**

**BIBLIOGRAPHIE**

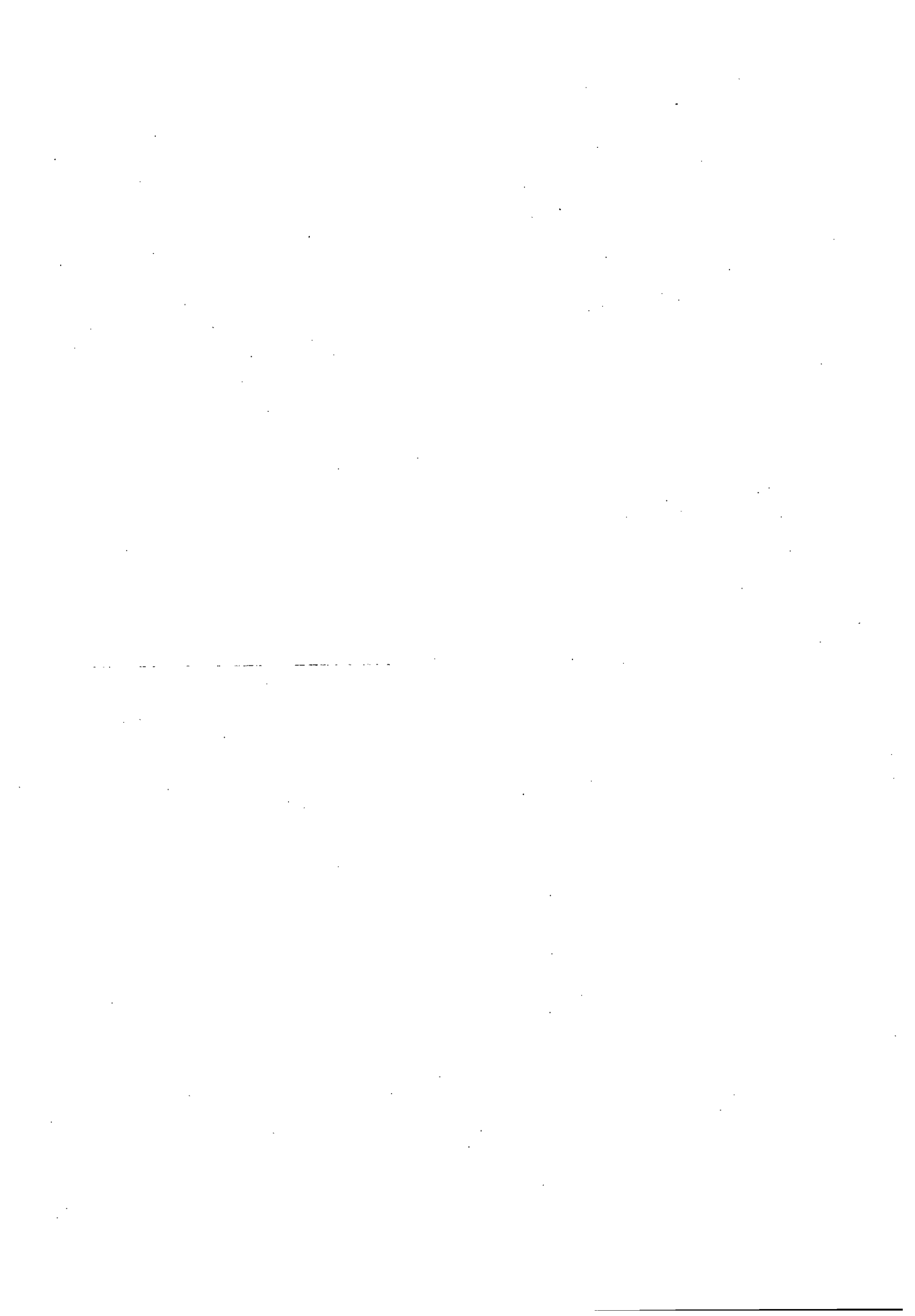
.....**201**

**RESUME**

.....**231**

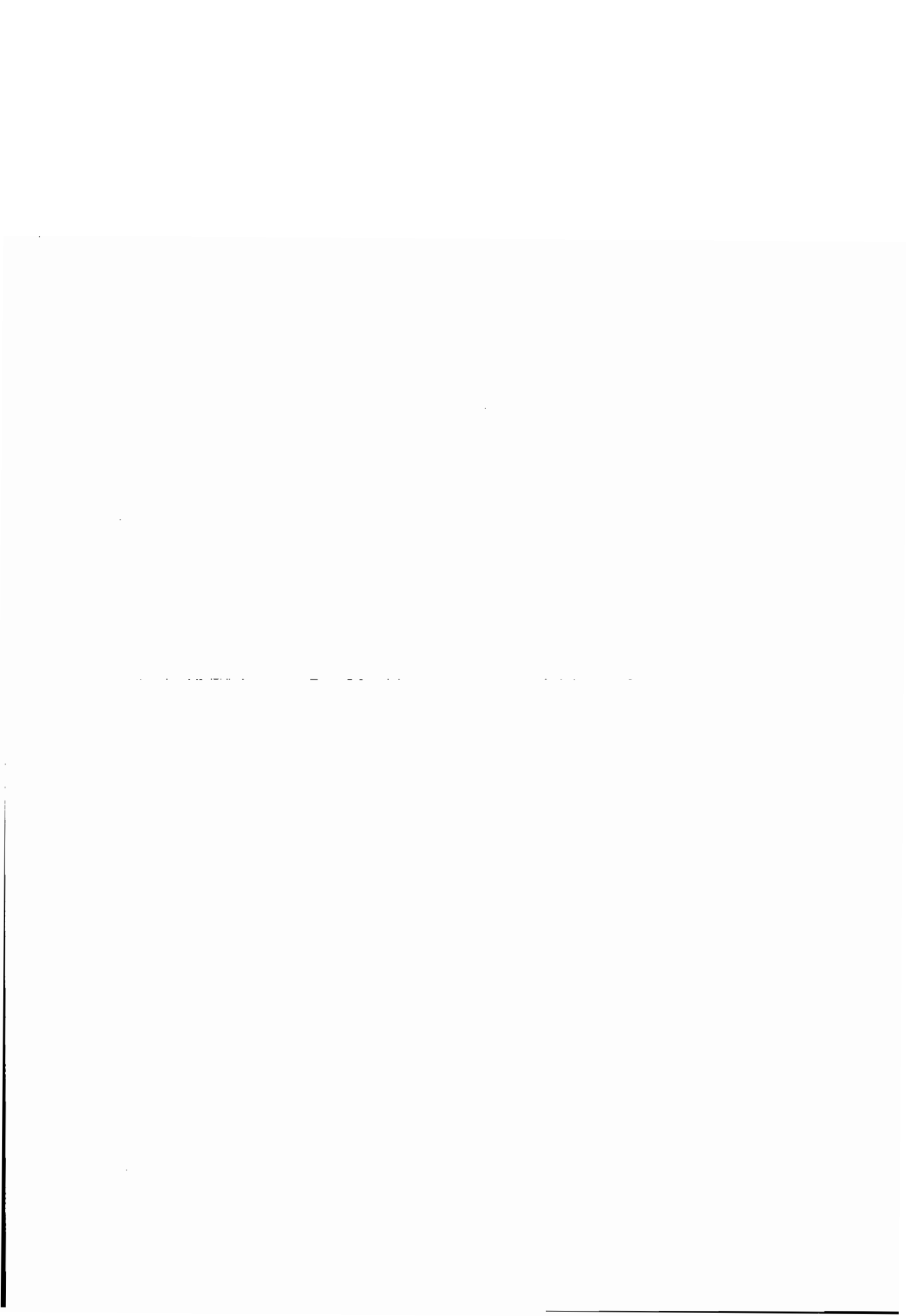
**SUMMARY**

.....



# **Chapitre 1**

## **Introduction générale**



## 1. Biodiversité et Biologie de la conservation

Le terme "biodiversité" a été popularisé par l'ouvrage de Wilson (1988), puis par le Sommet de la Terre de 1992 à Rio de Janeiro. Son succès est lié à l'émergence d'une inquiétude croissante sur l'avenir à court et moyen terme d'un grand nombre d'espèces animales et végétales. Nous assistons, en effet, à une des plus grandes crises d'extinction des formes vivantes et d'érosion de la biodiversité que la planète ait connue (Lévêque, 1994). Ce phénomène est d'autant plus grave que les principales zones d'extinction sont également les grandes zones d'endémisme (Pimm et al., 1995). Longtemps cantonnée aux milieux scientifiques et naturalistes (Dorst, 1970), cette inquiétude est maintenant partagée par les opinions publiques et s'exprime politiquement, dépassant de plus en plus largement le cadre des partis « verts » et des mouvements associatifs.

Longtemps considérée comme un luxe réservé aux pays riches ou une préoccupation éthique, voire esthétique, cette inquiétude est maintenant partagée par des économistes parce que la perte de Biodiversité affecte des activités directement productives ou compromet des possibilités de développement (Vivien, 2000). L'utilisation directe (chasse, cueillette), le tourisme, la recherche de molécules pour les industries chimiques ou de gènes pour l'amélioration des espèces cultivées sont les domaines les plus couramment évoqués. Mais, la grande majorité des espèces, en particulier invertébrées, ne sont ni directement exploitables, ni directement utiles aux activités humaines, elles sont souvent rares ou localisées et, bien qu'elles y participent, ne paraissent pas toutes indispensables au fonctionnement global des écosystèmes. L'une des questions majeures posées par Wilson est d'ailleurs : *Why so many species ?*

L'une de nos rares certitudes est le caractère irréversible, à l'échelle des générations qui nous suivent, de l'érosion biologique. Cette irréversibilité, ainsi que l'ampleur et l'accélération du phénomène rendent nécessaire une double démarche scientifique. La première concerne l'inventaire biologique, la seconde la mise en œuvre des politiques de conservation, ou, pour le moins, la prise en compte de la conservation dans les politiques de développement.

### 1.1. L'inventaire des espèces

L'inventaire des espèces vivantes demeure un chantier largement inachevé. Non seulement, l'ampleur de la tâche reste inconnue, les estimations du nombre d'espèces variant entre trois et cinquante millions, mais il est également difficile de dénombrer le nombre d'espèces déjà décrites. May (1992) le situe entre 1,5 et 1,8 millions et Bouchet

(2000) l'estime à 1,7. En ce qui concerne les insectes, le nombre d'espèces décrites varie, suivant les sources, entre 900.000 et un million. En revanche les estimations du nombre total se situent entre deux et quarante millions, le chiffre le plus fréquent est un peu au-dessous de dix millions (Samways, 1994). Certaines de ces estimations sont fondées sur de réelles approches méthodologiques, les travaux d'Erwin (1982 et 1983) sont devenus une référence obligatoire, ce sont eux qui fournissent l'un de chiffres les plus élevés.

Par ailleurs, la répartition des efforts de recherches est inverse de celle de la richesse des groupes. Gaston et May (1992) ont calculé que si N est le nombre de taxinomistes par espèce de Tétrapode, le nombre de taxinomistes par espèce de poisson est  $0,3 N$ , et le nombre de taxinomistes par espèce d'invertébré :  $0,04 N$ . Ce calcul ne tient pas compte du fait qu'au moins 80% des vertébrés ont déjà été décrits, alors que chez les insectes, ce pourcentage se situerait vers 10%.

Enfin, alors que la richesse biologique est surtout tropicale, en particulier celle qui reste inconnue, le nombre des taxinomistes travaillant en Amérique du Sud et en Afrique subsaharienne ne représente guère plus de quatre pour cent des mille cinq cents systématiciens professionnels (Wilson, 1988). Sachant que Wheeler (1990) estime le taux horaire d'extinction des insectes à dix-neuf espèces, on peut penser qu'une grande partie de la faune mondiale, en particulier celle des forêts tropicales, ne sera jamais connue.

Ces constats sont à mettre en relation avec la disparition de la Taxinomie du nombre des disciplines scientifiques reconnues dans notre pays (Ourisson, 1998). La formation de taxinomistes dans les pays tropicaux est l'une des actions prioritaires à envisager. Elle est matériellement et politiquement difficile, car les besoins dans les domaines médicaux et agronomiques sont, eux-mêmes, loin d'être couverts. Actuellement, le seul élément positif est l'utilisation de l'outil informatique pour la gestion et la diffusion des informations, qui devrait augmenter la productivité des laboratoires et des équipes en charge du travail d'exploration.

## **1.2. La conservation**

Si l'inventaire biologique est loin d'être une question résolue, la gestion et la conservation des espèces et des écosystèmes sont devenues un secteur d'activités en pleine expansion. La principale stratégie adoptée est la création d'aires protégées, régions où les activités humaines sont limitées, voire interdites, elle s'accompagne éventuellement d'actions de restauration ou de réhabilitation. Ces aires représentent, quel que soit le niveau de protection, un fort potentiel économique, notamment touristique. La politique environnementale de conservation *in situ* est un réel enjeu

économique et social. Son importance est amenée à s'accroître au fur et à mesure que les conflits pour l'espace, la terre ou l'eau deviendront de plus en plus aigus.

Ces limitations ou réorientations d'activités économiques imposent aux politiques de conservation de disposer d'une argumentation solide. Les bases scientifiques nécessaires font l'objet de la " Biologie de la conservation ", une discipline jeune et majoritairement anglo-saxonne, qui élabore, au fur et à mesure de son développement, des approches théoriques nouvelles (Soulé, 1986, Murphy, 1990). Elle a ainsi développé de nombreuses voies de recherches, concernant notamment les relations aires / espèces, la fragmentation des écosystèmes ou le rôle des corridors.

Mais la plupart de ces thèmes sont difficilement transposables aux réseaux hydrographiques, qui ont pu être considérés comme le « cauchemar du conservationniste » (Ladle, 1991).

## **2. Les invertébrés benthiques des fleuves et rivières.**

### **2.1. La spécificité des écosystèmes lotiques.**

Les fleuves et rivières, plus généralement l'ensemble des écosystèmes lotiques, présentent deux caractéristiques principales. Premièrement, ils sont fortement déterminés par les caractéristiques de leur bassin versant, ceci a été remarquablement exprimé par Hynes (1975) : « la vallée gouverne le cours d'eau ». Ces écosystèmes sont donc particulièrement sensibles. Ils subissent, non seulement des impacts directs (pollution, canalisation, barrages...), mais encore les effets induits des modifications du bassin versant et des rives (déforestation, intensification agricole...). Deuxièmement, ils sont structurés et déterminés longitudinalement, chaque bief dépend non seulement des caractéristiques du site et des apports locaux, mais, également des flux d'eau, de matières organiques ou minérales et d'êtres vivants en provenance de l'amont. Plus l'on sera proche des sources, plus les caractéristiques du bassin détermineront celles du cours d'eau, alors que les très grands fleuves seront plus influencés par les flux. Du fait de cette linéarité et de l'existence du flux longitudinal, les effets d'impacts ponctuels sont prolongés vers l'aval et éventuellement cumulés, ce qui aggrave la fragmentation due aux perturbations locales.

En Europe occidentale, le benthos de la plupart des fleuves et rivières s'est considérablement modifié et appauvri depuis un siècle. A un point tel que les essais de reconstruction s'avèrent difficiles (Fittkau et Reiss, 1983). Nous disposons de peu de données historiques et il n'existe, pour les grandes rivières, plus de zones refuges. Aucun bassin n'est resté à l'écart de toute action anthropique. Alors que nous savons, à peu de choses près, ce qu'était la chênaie-charmaie d'Europe occidentale, la hêtraie atlantique ou les pelouses calcicoles ; il est hypothétique d'imaginer le peuplement

benthique d'un grand fleuve de la région. Le cas particulier des Plécoptères a été étudié par Zwick (1992). Il a mis en évidence, à partir de documents historiques et de l'étude d'anciennes collections, la disparition ou la raréfaction de la plupart des espèces potamiques en Europe centrale et occidentale, un phénomène qui a commencé avant que les recherches hydrobiologiques ne prennent pour référence des situations dont on connaît mal l'histoire et la variabilité. Les Plécoptères, qui nous paraissent aujourd'hui majoritairement rhithriques (Zwick, 1969), étaient autrefois très abondants sur les grandes rivières. Des espèces, qui ont aujourd'hui disparu ou ne se rencontrent plus qu'en Scandinavie ou en d'Europe orientale, présentaient des émergences massives à Paris, Londres ou Cologne, il y a à peine plus d'un siècle. Par ailleurs, ces Plécoptères potamiques appartenaient à des lignées distinctes de celles des Plécoptères rhithriques; leurs affinités sont clairement holarctiques, ils représentaient des éléments d'une faune préglaciaire ou des colonisateurs postglaciaires d'origine sibérienne. Au contraire, les groupes rhithriques sont constitués d'espèces présentant de vastes distributions européennes ou européo-méditerranéennes et sont des colonisateurs postglaciaires à partir de zones refuges méditerranéennes (Zwick 1982). Ainsi, la faune potamique actuelle est-elle constituée d'un assemblage hétérogène d'espèces ubiquistes, d'espèces rhithriques tolérantes ayant plus ou moins étendu leur répartition écologique vers l'aval, et des quelques espèces potamiques les plus résistantes. Des phénomènes analogues ont probablement eu lieu dans les autres groupes majeurs, comme l'atteste, par exemple, la disparition d'*Hydropsyche tobiasi* sur le Rhin (Ladle, 1991). Le rôle des groupes potamiques originels dans le fonctionnement des écosystèmes benthiques, est une question à laquelle nous ne pouvons plus répondre directement. L'idée couramment admise de fleuves américains ou tropicaux plus proches d'un état naturel originel doit être sérieusement réexaminée (Benke 1990). Les fleuves tropicaux sont certes moins exposés aux pollutions industrielles et organiques, mais la déforestation suivie ou non de mise en culture a parfois des impacts considérables sur les milieux aquatiques, leur faune et leur flore.

## **2.2. Les approches conceptuelles globales.**

Toute étude biologique ou écologique dans les cours d'eau se heurte à un premier obstacle : la structuration longitudinale du bassin. Une observation réalisée en un point donné est-elle généralisable ? Si oui, jusqu'où ? Des sources aux estuaires, le milieu varie considérablement, s'agit-il d'un continuum avec variations progressives ou d'une succession de zones plus ou moins homogènes ? Ces questions ont très tôt fait l'objet de nombreuses recherches et non moins nombreuses discussions.



### 2.2.1. La zonation longitudinale d'Illies et Botosaneanu.

Le thème de la zonation longitudinale a été étudié en Europe depuis plus d'un siècle, la citation la plus ancienne est Borne, 1877 (in Hawkes, 1975). Ces recherches ont concerné les poissons (Steinmann, 1907; Huet, 1949; Müller, 1951 et surtout Illies, 1951, 1958 et 1961) autant que les invertébrés benthiques (Thienemann, 1936; Botosaneanu 1959).

La première formulation théorique globale a été celle d'Illies & Botosaneanu (1963). Le principe général en est le suivant : l'évolution des caractéristiques physico-chimiques depuis les sources jusqu'à l'estuaire induit des modifications floristiques et faunistiques. Cette évolution se réalise principalement par sauts au niveau de confluences principales (entre cours d'eau de débits équivalents). Il y a donc une zonation biologique longitudinale et ordonnée des réseaux hydrographiques. Schématiquement, ils distinguent trois zones successives :

- Le Crenon est la zone des sources.
- Le Rhithron est la zone qui s'étend depuis les sources jusqu'au point où la température moyenne mensuelle dépasse 20°C, la concentration en oxygène est élevée, le courant est rapide, le substrat est majoritairement composé de rochers ou de graviers, enfin il y a peu de plancton.

Le Potamon est en aval du Rhithron, il commence donc lorsque la température moyenne mensuelle dépasse 20°C, la concentration en oxygène peut parfois être déficitaire, le courant est lent, le substrat est sableux ou vaseux, la teneur en plancton est souvent forte.

La théorie est fondée sur l'opposition entre, d'une part ruisseaux et torrents, d'autre part fleuves et larges rivières. Ce modèle est le cadre dans lequel se sont inscrits la plupart des travaux ultérieurs (Verneaux, 1976). Il est toujours, aujourd'hui, une référence obligatoire en Europe, en particulier en Europe centrale où les trois grandes zones ont été elles-mêmes subdivisées puis caractérisées par des listes faunistiques précises.

Deux débats demeurent ouverts à son sujet. Le premier concerne la nature du facteur déterminant la zonation. Lorsque le débit augmente, de nombreux facteurs évoluent de manière concomitante et généralement interagissent (par exemple : oxygène dissous, température et vitesse du courant ou vitesse du courant et granulométrie du substrat). Pour Illies, la température est le facteur fondamental, une conception encore largement partagée en Europe centrale (Moog & Wimmer, 1994). Les travaux récents mettent l'accent sur les facteurs hydrauliques c'est à dire la vitesse du courant, l'opposition entre les zones d'érosion et les zones de sédimentation (Statzner & Higler

1986, Davis & Barmuta 1989). Il s'agit d'une approche différente, plus fine, des mécanismes à l'œuvre pour expliquer la structuration générale des bassins.

Le second débat concerne l'extension du modèle à d'autres régions que les zones tempérées pour lesquelles il a été élaboré (une revue critique des travaux a été publiée par Botosaneanu en 1979). Nous savons maintenant qu'il ne s'applique ni aux zones alpines, ni aux zones arctiques. En revanche, le cas des milieux tropicaux est toujours en discussion. Pourtant, très tôt, Illies (1961 et 1964) applique son système aux eaux tropicales. À partir de six stations situées sur le bassin péruvien de la Huallaga (tributaire de l'Amazone), il fixe une limite entre Rhithron et Potamon à 2.000 m. En dessous de cette altitude, il distingue un Epipotamon situé entre 2000 et 500 m, puis aux altitudes inférieures un vaste Hypopotamon qui couvrirait la majeure partie de l'Amazonie. En Afrique, les travaux sont rares et mettent d'abord en évidence les effets de l'altitude, dans l'Est du Congo (Marlier, 1954; Statzner, 1975) et en Afrique du Sud (Chutter, 1970). Dejoux (in Lévêque et al., 1983) considère l'ensemble du bassin du Bandama (Côte d'Ivoire) comme une unique zone à Hydropsychidae. Cette opinion sur l'uniformité des régions de faible altitude est partagée par Harrison et Hynes (1988). Ces derniers, à partir de recherches menées en Ethiopie et en généralisant les travaux antérieurs, définissent un Rhithron situé au-dessus de 2.000 m, une zone de transition située entre 1.650 et 2.000 m et considèrent qu'en dessous de 1.650 m, les cours d'eau africains sont indifférenciés.

Cette indifférenciation des cours d'eau de basse altitude en Amérique du Sud ou en Afrique est cohérente avec une définition du Potamon basée sur le critère de la moyenne des températures mensuelles supérieure à 20°C. Elle est très critiquable et provient souvent d'un biais méthodologique. Ce biais est l'absence d'échantillonnage des petits cours d'eau de basse altitude : la plupart des études longitudinales commencent par les ruisseaux aux altitudes supérieures puis continuent au fil de l'eau sur des rivières de plus en plus larges et à des altitudes de plus en plus basses. Lorsque ce biais est évité, les résultats sont plus intéressants. Ainsi, Harrison & Rankin (1976), travaillant sur de petits torrents des Antilles, mettent en évidence un Rhithron situé presque au niveau de la mer, pour lequel ils proposent la dénomination Rhithron chaud, parce que le critère des températures mensuelles est évidemment inutilisable. Cette question a été discutée en détail par Malicky & Chantaramongkol (1993) à la suite de l'étude des Trichoptères du Nord de la Thaïlande. Ils proposent, pour la transition Rhithron / Potamon, une approche empirique indépendante de tout critère lié à la température et fondée sur des critères géomorphologiques rejoignant en cela les conclusions de Statzner & Higler (1986). Une telle transition est, en effet, signalée dans la plupart des zones tropicales,

- en Asie : Malaisie (Bishop, 1973), Hong-Kong (Dudgeon, 1992), Sri-Lanka (Chantaramongkol, 1985)
- en Afrique : Afrique du Sud (Oliff, 1963, Oliff et King, 1965), Congo (Marlier, 1954), Tanzanie (Andersen & Johanson, 1993)
- en Amérique du Sud : Amazonie centrale (Fittkau, 1964), Antilles (Harrison & Rankin, 1976; Botosaneanu & Sakal, 1992).

Mais, la question de la zonation des hydrosystèmes tropicaux demeure relativement ouverte, surtout par manque d'information. La majorité des travaux publiés concernent des groupes taxinomiques limités, ou sont, selon les termes de Malicky & Chantaramongkol (1993) « *based on inadequate sampling and poor identification* » .

### 2.2.2. Le River Continuum Concept (R.C.C.).

En 1980, est publiée une seconde théorie globale des cours d'eau : le River Continuum Concept (Vannote et al.). Contrairement au modèle précédent, le R.C.C. est une approche fonctionnelle. Il ne propose pas une typologie, comme l'indique le choix du terme continuum, mais il structure les écosystèmes lotiques autour du flux de matières organiques (apports, transports et transformations). Les réseaux alimentaires des cours supérieurs sont dominés par les apports de matières végétales des écosystèmes terrestres riverains. Ces apports, dégradés ou consommés, donnent naissance à un flux de fines particules de matières organiques. Ce flux joue un rôle important dans la productivité des cours intermédiaires où, en outre, se développe progressivement une production primaire. Enfin pour les « grands fleuves », les plaines d'inondation et les deltas deviennent les principales source d'énergie (*flood pulse concept* de Junk et al., 1989). On assiste donc au passage d'écosystèmes globalement hétérotrophes directement dépendant des bassins versants à des écosystèmes plus autotrophes. Si nous reprenons la métaphore de Hynes, nous constatons une autonomie progressive du cours d'eau par rapport à sa vallée. Ce phénomène ne concerne pas seulement le fonctionnement trophique : du fait de l'augmentation des masses d'eau, le système est, par exemple, de plus en plus résistant à la variabilité des températures et de moins en moins influencé par les apports latéraux. La situation extrême est la plaine alluviale ou le delta qui constituent des écosystèmes créés par le fleuve.

La faune benthique est prise en considération par l'intermédiaire du concept de groupe fonctionnel (Cummins, 1974; Cummins et Klug, 1979), qui prend en compte non seulement la ressource alimentaire, mais surtout son mode d'acquisition. Les différents groupes trophiques sont répartis le long du cours d'eau en fonction des ressources disponibles, les brouteurs de matière végétale morte dans les petits ruisseaux

forestiers, les filtreurs de particules dans les biefs intermédiaires etc.... Le R.C.C. décrit le fonctionnement écologique des hydrosystèmes tempérés. Bien qu'il ait suscité de nombreux travaux complémentaires ou critiques (Statzner & Higler, 1985), il est le modèle de base dont nous disposons pour comprendre le fonctionnement trophique d'un réseau hydrographique et beaucoup de recherches se sont inscrites dans ce cadre conceptuel (Minshall et al., 1985). Les critiques les plus vives n'ont pas concerné le River Continuum Concept lui-même, mais sa généralisation à d'autres régions bioclimatiques que celles où il a été élaboré, en particulier les zones tropicales (Winterbourn et al., 1981; Dudgeon, 1984). Une partie des difficultés vient du manque de connaissances biologiques. Ainsi, il apparaît parfois une certaine confusion entre ces groupes fonctionnels et les taxons supérieurs (genres, familles, ordres...). Dans le cadre de travaux plus précis, l'extrapolation d'observations effectuées sur certaines espèces à l'ensemble d'un genre ou d'une famille est une source constante d'erreurs. Au cours de l'étude des prédateurs de *Simulium damnosum s.l.* en zone de savane ouest-africaine, Schorsher (1992) a démontré que les larves de *Macrostemum spp.* étaient microphages, comme les *Macrostemum* nord-américains (Wallace, 1975), alors qu'en Amérique du Sud, ils sont plutôt carnivores (Gorayeb & Pinger, 1978) comme l'est *M. capense* en Afrique méridionale (Chutter, 1968). Ainsi les deux principaux modèles d'étude globale des réseaux hydrographiques se sont révélés, et sont toujours, difficiles à appliquer aux fleuves tropicaux.

Le River Continuum Concept n'intègre pas les recherches de zonations qui l'ont, pour la plupart, précédé, pas plus qu'il ne les remplace. Ces dernières supposent généralement des secteurs plus ou moins homogènes séparés par des transitions nettes, ce qui semble en contradiction avec la notion de continuum. Mais, d'une part cela n'est pas toujours vrai, les recherches de zonations ont parfois mis en évidence des continuums faunistiques (Gibon & Statzner, 1985), d'autre part cette opposition est plus apparente que réelle, il s'agit souvent d'un problème d'échelle, comme le remarque Wasson (1989) : "il est facile de confondre un escalier avec un toboggan, lorsque l'on ne dispose que d'un seul point par marche". Les deux problématiques sont en réalité bien distinctes. Il n'y a aucune raison a priori que des frontières ou des transitions faunistiques coïncident avec des transitions fonctionnelles. D'autant que ces transitions faunistiques peuvent dépendre de facteurs historiques et géographiques indépendants du fonctionnement des écosystèmes.

### **2.2.3. Les développements récents.**

Les développements théoriques actuels sont plus axés sur le fonctionnement des systèmes que sur la structuration des bassins. Le River Templet Concept (Townsend et

Hildrew, 1994) met l'accent sur la variabilité de l'habitat, plutôt que sur les facteurs abiotiques eux-mêmes, ainsi que sur les traits biologiques, plutôt que sur les organismes (ou populations). Ce concept suppose que la variabilité spatio-temporelle de l'habitat détermine les traits d'histoire de vie ou des associations de traits. Dans le domaine des recherches finalisées ou appliquées, la mise évidence de relations directes entre l'environnement physico-chimique (y compris sa variabilité) et les traits biologiques permettrait d'éviter une étape zoologique trop exigeante en temps et en compétences spécialisées pour la plupart des études d'impact (Resh & Unzicker, 1975). Mais sa mise en œuvre pose quelques difficultés pratiques (Resh et al., 1994) et les observations sont parfois loin des prévisions du modèle (Dolédec & Statzner, 1994). Outre les problèmes liés aux différentes échelles, des interactions entre traits biologiques sont la cause probable de divergences entre modèles et observations (Statzner, 1997). Il faut également remarquer que ces modèles ne supposent que des déterminismes locaux, or les peuplements biologiques sont également le résultat de processus historiques et de déterminismes géographiques. Il est vrai que la validation de cette théorie permettrait de s'affranchir de ce type de contingences. Cette démarche présente un fort risque de réductionnisme.

### **3. Le cadre de nos recherches**

La biologie de la conservation des écosystèmes est soumise à deux orientations. La première tend à la conservation du fonctionnement, elle vise le maintien des capacités à incorporer les matières organiques dans les réseaux trophiques, elle vise le maintien des capacités d'épuration (dégradation totale des matières organiques) et le développement de la production piscicole. Elle induit des recherches quantitatives mais demande une faible précision zoologique, voire, dans le cas des modèles « Habitat temple » ne demande plus aucune identification, puisque leur objectif est d'établir une correspondance entre conditions de milieu et traits biologiques. La majeure partie des recherches hydrobiologiques actuelles appartiennent à cette tendance.

La deuxième orientation tend à la conservation de la biodiversité. Elle exige la précision maximale dans les identifications; elle nécessite des connaissances phylogéniques car plus un taxon sera original (c'est-à-dire isolé sur un arbre phylogénique ou un cladogramme), plus grande sera l'importance de sa conservation. Elle impose, enfin, une bonne connaissance des aires de répartition, base de l'estimation de la rareté et de l'endémisme. Cette seconde orientation est celle qui est couramment choisie pour les écosystèmes terrestres. Elle est devenue rare en hydrobiologie.

En réalité, si les stratégies induites sont divergentes, ces deux orientations ne sont ni opposées ni indépendantes. La question des relations entre la diversité et le

fonctionnement des écosystèmes, ainsi que la question récurrente des relations entre la diversité et la stabilité (ou la résilience) restent des objectifs fondamentaux de la recherche écologique

Au cours de ce travail, nous rechercherons la mise en évidence et le déterminisme de régions faunistiques distinctes sur un même bassin versant ou entre bassins voisins. Le choix du terme « typologie » de préférence à « zonation » résulte du fait que l'on ait mis en évidence des facteurs régionaux plutôt qu'une structuration due à la position sur le réseau hydrographique lui-même.

### **3.1. Afrique occidentale.**

#### **3.1.1. Le Programme de lutte contre l'Onchocercose dans la vallée des Voltas.**

En 1961, commencent, en Haute Volta (maintenant Burkina Faso), les premières campagnes de lutte insecticide antilarvaire contre les vecteurs de l'Onchocercose. En 1974, l'Organisation Mondiale de la Santé met en place le Programme de Lutte contre l'Onchocercose, programmé pour vingt ans il associe sept pays d'Afrique occidentale. A cette époque, plus de dix-huit millions de personnes étaient potentiellement exposées à la maladie en Afrique tropicale. L'agent pathogène est une filaire, *Onchocerca volvulus* Leuckart, 1893, transmise à l'homme par la piqûre de certaines Simulies. En Afrique occidentale, les vecteurs appartiennent à un groupe d'espèces jumelles appartenant au complexe de *Simulium damnosum* Théobald, 1903. Les essais de lutte contre les adultes n'ont jamais atteint de résultats satisfaisants du fait des grandes capacités de dispersion de ces derniers. Les larves se développent dans les eaux courantes; elles filtrent les petites particules en suspension (matières organiques, diatomées, micro-organismes) et exigent de fortes vitesses de courant; on les rencontre au dessus de 0,7 mètre par seconde, souvent vers 1 mètre par seconde (Elouard, 1987). Ceci permet de cartographier les gîtes larvaires le long des cours d'eau et facilite une lutte par épandage de larvicides. Mais, la lutte antilarvaire implique l'utilisation de quantités considérables d'insecticides. D'une part, la rapidité du développement larvaire impose un rythme hebdomadaire de traitement (Le Berre, 1966); d'autre part, la zone impliquée est rapidement devenue gigantesque. La longueur totale des rivières était aux environs de 50.000 km, avec un maximum de 78.000 km, celle des rivières traitées 13.000 km, ce qui correspond à la couverture géographique d'une région de 1,3 million de km<sup>2</sup>.

### 3.1.2. La surveillance de l'environnement

Une surveillance écologique a été mise en place pour évaluer les effets de ces traitements insecticides sur la faune aquatique non-cible (pour un bilan global de ces travaux voir : Yaméogo et al., 1988). Une équipe d'hydrobiologistes basée en Côte d'Ivoire (1974-1983) puis au Mali (1984-1988) a mis en place, d'une part le dispositif d'évaluation des effets des insecticides potentiels sur la faune non-cible, d'autre part le suivi de l'impact des campagnes de traitement sur les biocénoses aquatiques.

L'utilisation de niveaux taxinomiques élevés était imposée par le faible niveau des connaissances disponibles. La plupart des études furent réalisées au niveau de la famille ou de la sous-famille. Cela donna de bons résultats et permit des comparaisons entre les divers insecticides utilisés après l'apparition de la résistance au téméphos en 1980 (Yaméogo et al., 1991). Le niveau spécifique (parfois le stade larvaire) ne fût utilisé que sur certains sites et pour peu de groupes (Elouard, 1983; Schorscher, 1992). Mais, sans une approche spécifique, deux questions importantes restaient sans solution satisfaisante.

- L'extrapolation des résultats à d'autres régions est hypothétique, alors que l'aire du programme de lutte s'étend d'année en année, jusqu'à concerner onze pays d'Afrique occidentale (Burkina Faso, Côte d'Ivoire, Ghana, Guinée Bissau, Togo, Bénin, Niger, Guinée, Mali, Sénégal et Sierra-Leone).
- La plupart des petits affluents et des cours supérieurs ne sont pas colonisés par *S. damnosum s.l.* et ne sont donc pas traités. Ces petits cours d'eau pouvaient donc jouer le rôle de zones refuges pour la faune aquatique pendant des périodes de traitement à l'aide de larvicides à large spectre d'action (Gibon et al., 1983). Cette hypothèse supposait toutefois qu'il y ait une forte homogénéité faunistique sur les réseaux hydrographiques, c'est-à-dire qu'il n'y ait pas de zonation longitudinale, ou qu'elle ne coïncide pas avec la limite de la distribution de *S. damnosum s.l.*

Nous avons vu (paragraphe : Zonation longitudinale) que c'était, à cette époque, la conception générale, en tous cas la seule qui ait été publiée : en dessous de 1.600 m, les cours d'eau tropicaux appartiennent à un vaste Potamon peu différencié. Les nombreuses missions effectuées, pour le compte du Programme de Lutte contre l'Onchocercose, sur le bassin du Bandama et analysées au niveau taxinomique de la famille semblent le vérifier (Lévêque et al. 1983). Nous avons vu également que cette impression repose sur des travaux relativement légers en ce qui concerne, d'une part, l'échantillonnage, d'autre part, le niveau d'identification zoologique.

Ces deux interrogations ont entraîné, parallèlement aux activités de surveillance des milieux aquatiques et de test des larvicides, une opération de recherche sur la zonation biologique de quelques bassins ouest africains. La systématique a

constitué l'essentiel des travaux, qui ont été arrêtés quand, dans la lutte contre l'onchocercose, la chimiothérapie a pris le pas sur la lutte antivectorielle.

### **3.2. Madagascar**

#### **3.2.1. Aperçu historique des recherches naturalistes malgaches**

Des premiers voyageurs, qui, suivant la formule de Commerson, considéraient la Grande Île comme la terre promise des naturalistes, à Wilson (1988), qui l'inclut dans la dizaine de zones de mégadiversité de la planète, la valeur patrimoniale de la flore et la faune malgache a toujours été reconnue. Sa richesse est considérable, on considère souvent que le nombre d'espèces végétales et animales est supérieur à deux cent mille; mais de telles estimations sont toujours aléatoires, tant les inventaires biologiques des invertébrés tropicaux sont inachevés.

Cependant, en ce qui concerne l'inventaire naturaliste, Madagascar fut plutôt favorisée. On peut, schématiquement, distinguer plusieurs étapes. La première est celle de la découverte. Elle débute avec la parution en 1658 de l'Histoire de la grande Isle de Madagascar par Etienne de Flacourt, gouverneur des Etablissements français de Fort-Dauphin. Elle est marquée par les naturalistes voyageurs, par les missionnaires de la London Missionary Society et surtout par Alfred et Guillaume Grandidier et leur fameuse " Histoire Physique, Politique et Naturelle de Madagascar ", publiée de 1875 à 1900. La deuxième étape commence avec la création en 1902 de l'Académie nationale. Un effort considérable est alors déployé par des chercheurs français, malgaches et étrangers, dont témoignent aujourd'hui encore le Bulletin et les Mémoires de cette Académie. La troisième époque commence avec la création de l'Institut de Recherche Scientifique de Madagascar (I.R.S.M.). S'il n'est pas possible de citer ici l'ensemble des naturalistes qui contribuèrent à l'inventaire biologique malgache, il faut faire une place particulière à René Jeanne, qui est, à la fois, l'un des acteurs de la création de l'O.R.S.C. (Office de Recherche Scientifique Coloniale) et l'auteur de la monographie des Coléoptères Carabiques de Madagascar, ainsi qu'à Renaud Paulian qui fut le maître d'oeuvre d'un inventaire entomologique sans équivalent dans l'Empire colonial français. À tel point que l'on peut parler d'exception culturelle (Paulian, 1996).

Ces travaux ont mis en évidence non seulement la richesse, mais encore la profonde originalité du peuplement végétal et animal de l'île. Des taux d'endémicité compris entre soixante-quinze et cent pour cent sont couramment signalés. Cette richesse exceptionnelle est cependant menacée. Madagascar fait partie des quelques " hotspots " de la planète, un concept des conservationnistes américains (Myers, 1988 et 1990) qui intègre la richesse biologique, l'endémisme et les menaces à court terme.



### 3.2.2. La politique de conservation

Avec l'appui de la Banque Mondiale, la république malgache s'est dotée d'un Plan d'Action Environnemental, dont l'une des principales composantes est le volet " Protection et gestion de la biodiversité ". La politique mise en œuvre vise deux objectifs, l'exploitation rationnelle des ressources biologiques renouvelables d'une part, la conservation de la diversité biologique d'autre part. Dans la première phase du plan, la stratégie de conservation repose sur le développement et la réorganisation du réseau national des aires protégées. La rentabilisation de ce réseau se fera par le développement de l'écotourisme. L'objectif est une redéfinition du réseau actuel (déclassement ou création de nouvelles aires, modifications de statut, développement ou limitation de certaines activités etc.). Avant les implications éthiques, culturelles et scientifiques d'une telle démarche, les aspects économiques et sociaux sont prépondérants. Ce dispositif concerne, si l'on inclut les forêts classées : 3,7 millions d'hectares, soit 6,4 % du territoire national. Ces zones sont, par ailleurs, loin d'être composées de hautes montagnes ou de déserts, car leur création date parfois des années trente, une époque où la pression démographique était faible. Elles sont souvent composées de massifs forestiers qui pourraient être affectés à une agriculture vivrière ou de plantations. Localement, la pression des communautés riveraines ne se limite pas au braconnage ou à des coupes clandestines de bois précieux (palissandre), elle prend souvent la forme de défrichage et de mise en culture sur brûlis, suivant des méthodes traditionnelles qui, après quelques années, ne permettent plus la reconstitution des sols. La forêt a été remplacée par une savane inutilisable de graminées, de fougères et de *Ravenala*, et les opérations de mises en culture se déplacent. La dimension sociale et politique de la conservation est alors également à prendre en compte dans un pays où les voies de communication sont insuffisantes et les tentations régionalistes fortes.

La politique malgache en matière d'aires protégées est coordonnée par l'A.N.G.A.P. (Association Nationale pour la Gestion et l'Aménagement des Aires Protégées). Elle comprend deux volets.

- Le premier est une évaluation de la justification, de l'état actuel et des besoins des aires protégées. Ce constat est principalement fondé sur un inventaire biologique et écologique.
- Le second est la recherche et l'expérimentation de modes de gestion et de valorisation permettant d'assurer la protection à long terme par les communautés locales. Le second volet passe par le développement rural des zones périphériques pour limiter le besoin de nouvelles terres cultivables, la mise en place de structures permettant l'écotourisme, le tourisme scientifique et la gestion durable des activités de cueillette.

L'attribution des financements de la Banque Mondiale, dans le volet biodiversité, se fait essentiellement sur une base géographique : chaque aire protégée, voire chaque zone candidate à un statut d'aire protégée est contractuellement confiée à un opérateur choisi par une procédure d'appel d'offres. L'opérateur est alors responsable des opérations de développement aussi bien que de la recherche. Les acteurs sont nombreux et divers. On y trouve, par exemple, de grandes universités nord américaines (Stony Brook University, Duke University) et des bureaux d'étude, mais les principaux intervenants sont les grandes O.N.G. spécialisées dans la conservation (Worldwide Fund for Nature, Conservation International). Les stratégies de ces opérateurs vis-à-vis de la recherche malgache et des scientifiques étrangers sont très diverses. La plupart mènent une politique de collaboration avec les universités locales, des coopérations bilatérales ou des organismes internationaux. Cependant, si le nombre et la diversité de ces acteurs permettent, au niveau local, l'émergence de nombreuses expérimentations en matière de conservation et de valorisation de la biodiversité, elles ne facilitent pas les synthèses scientifiques au niveau national. C'est pourquoi, certaines institutions de recherche tentent des politiques transversales et s'efforcent de collaborer avec les différents opérateurs des zones protégées, tout en développant également des recherches en dehors de ces zones. C'est le cas du Missouri Botanical Garden qui poursuit depuis quelques années l'inventaire de la flore malgache.

Au début des années 90, le Ministère français de la Coopération, par le canal du Fond d'Aide et de Coopération, a souhaité participer au Plan d'Action Environnemental de la République malgache en mettant en place un ensemble de financements intitulé " Appui de la France au Plan d'Action Environnementale de la République Malgache ". Le projet " Biodiversité et Biotypologie des eaux continentales malgaches " a été présenté dans ce cadre par l'O.R.S.T.O.M., en coopération avec le C.N.R.E. (Centre National de Recherches sur l'Environnement, Antananarivo). Tout en s'inscrivant dans l'effort national et international de recherche sur la biodiversité malgache, il était le seul à prendre en charge les hydrosystèmes, ce qui limitait les risques de redondance ou de conflit avec d'autres opérations.

### **3.2.3. Le Programme PEC 7. « Biodiversité et Biotypologie des eaux continentales malgaches »**

Les objectifs fixés à ce programme, lors de sa mise en place sont les suivants :

- Inventaire biologique, y compris les travaux de systématique et de description des nouveaux taxons.
- Cartographie des localités de capture de chaque espèce. Ce travail nécessite la mise au point d'une base de données géoréférencées. L'ensemble des informations recueillies est destiné à mettre en évidence l'évolution faunistique à long terme des milieux étudiés et sera conservé dans une base de connaissances.
- Etude de l'endémisme : cette étude comporte deux niveaux, l'endémisme de la faune aquatique malgache, par rapport à celle du continent, mais surtout l'endémisme local entre les différentes régions de l'île (pour lequel nous utiliserons le terme microendémisme au cours de ce travail).
- Mise en évidence des principales régions et associations faunistiques. Cette approche permettra de décrire les zonations longitudinales sur plusieurs bassins répartis depuis les milieux arides du Sud-Ouest jusqu'à la forêt orientale sempervirente.

Il s'agit d'une démarche empirique, qui permettra de tester un certain nombre d'hypothèses et d'approches théoriques concernant la distribution des taxons dans les hydrosystèmes. Elle permettra également de fournir des informations sur deux questions posées actuellement à Madagascar :

- Comment prendre en considération la faune benthique des hydrosystèmes dans la redéfinition du réseau national des aires protégées ?
- Quels sont les effets de la déforestation sur la faune benthique des hydrosystèmes ?



## **Chapitre 2**

### **Les Trichoptères**

### **Présentation générale**



## 1. Introduction

Les Trichoptères sont un petit Ordre d'insectes très évolués. Plus de onze milles espèces sont actuellement connues, de nombreuses descriptions sont publiées annuellement. Le Sud-est asiatique est extraordinairement riche ; se basant sur cette région, Schmid (1984) a estimé la faune mondiale aux environs de quarante milles espèces. Cette richesse semble être un phénomène local limité à la chaîne Himalayenne et au Nord-ouest de l'Indochine (Malicky, 1992), mais de nombreuses régions sont encore insuffisamment explorées, notamment l'Afrique (Kjaerandsen & Andersen, 1997) et Madagascar.

Proches des Lépidoptères, les Trichoptères sont holométaboles et, à quelques rares exceptions près (Flint, 1958), la phase larvaire est aquatique. Les adultes, dont l'activité est essentiellement crépusculaire, sont souvent petits et de coloration grise ou beige, souvent discrète et élégante. En plus de cette discrétion, ils ont peu d'interférences directes avec les activités humaines, à peine peut-on citer des difficultés respiratoires et des accidents de la circulation dûs aux émergences massives (Fremling, 1968). Ils sont donc, si l'on excepte la pêche à la mouche, mal connus du public. Cependant, communs et abondants, ils constituent souvent la majeure partie des biomasses benthiques et un élément essentiel du fonctionnement des écosystèmes aquatiques continentaux. L'habitat d'origine des Trichoptères, celui où a eu lieu le passage à la vie aquatique, est le milieu lotique. Ross (1956) a montré que, lorsque des groupes colonisent à la fois les milieux lotiques et les milieux lenticules plus chauds, les formes archaïques étaient celles des milieux lotiques. Mais, l'ordre est remarquable par la diversité des adaptations morphologiques, physiologiques et comportementales qui lui ont permis, d'une part d'exploiter la plupart des sources trophiques, d'autre part, de coloniser la plupart des milieux aquatiques d'eau douce, depuis les sources jusqu'aux grandes plaines alluviales, en passant par les mares temporaires et les profondeurs des lacs (Wiggins & Mackay, 1978).

## 2. La Phylogénie

La variété des êtres vivants ne forme pas un continuum mais montre une tendance lourde à se grouper en unités discrètes. Des principes aristotéliens à la classification linnéenne, la référence créationniste a entraîné une pensée typologique qui a dominé pendant les années où la plupart des grandes formes de vie ont été décrites et nommées. Au cours de ces descriptions, un ou plusieurs spécimens sont désignés comme « type du taxon » et constituent, au sens propre, les spécimens typiques de leur espèce. Dans la

seconde moitié du dix-neuvième siècle, au fur et à mesure de la reconnaissance de la théorie de l'évolution, la variation au sein de l'espèce, dans le temps et dans l'espace, devient la règle. Le taxinomiste devient, *de facto*, un évolutionniste, même s'il faut attendre longtemps (Hennig, 1950 et 1966), pour que soit établie, de manière formelle, les règles d'une conception phylogénétique de la classification. Certaines techniques et habitudes de la nomenclature sont demeurées inchangées, ainsi des types sont toujours déposés lors de chaque description. Cependant, si le terme « type » n'a pas été modifié (et crée maintenant une confusion parfois entretenue), sa signification a radicalement changé. Il désigne le porte-nom de l'espèce (l'onomatopore), le matériel déposé n'est plus la référence à laquelle tout spécimen de l'espèce se doit d'être conforme, il n'est pas la norme, le mode, la moyenne ou quoi que soit rappelant une taxinomie aristotélicienne. La question du nom lui-même est secondaire, les attaques contre l'usage actuel relevant parfois d'une confusion entre taxinomie et nomenclature, comme le remarque justement Dubois (2000).

A partir des années 1920, la génétique des populations donne une grande importance, dans le processus de l'évolution, aux populations locales. Il en résultera une définition de l'espèce comme un « group of interbreeding natural populations, reproductively isolated from other such groups » (Mayr, 1969). Des critiques visent à dénier toute utilité à cette notion, elles émanent notamment des taxinomistes numériques (Sokal & Crovello, 1970). Une revue de ces discussions a été publiée par Hull (1970). La conception de Mayr est largement partagée, aujourd'hui, par les généticiens (Dobzhansky, 1972) et les taxinomistes. L'apport des concepts cladistes, une espèce est un lignage unique existant entre deux spéciations, est fondamental notamment en ce qui concerne la prise en considération du facteur temps ; on trouvera une discussion de cet aspect de la question dans Gould et Elredge (1977).

Il faut considérer la classification comme une traduction de l'histoire évolutive des lignées. Le terme « Histoire naturelle », aujourd'hui quasiment abandonné, exprimait bien ce sur quoi est fondée la systématique : une histoire (Mayr, 1997). Grâce aux travaux de Herbert Ross (1956 et 1967), l'étude des Trichoptères a beaucoup bénéficié de cette approche. Cette étude nous montre la concordance entre les catégories supérieures de la classification et l'histoire du groupe, c'est-à-dire le succès évolutif de certaines lignées dû à l'acquisition d'aptitudes nouvelles permettant l'exploitation d'autres ressources ou la colonisation d'autres milieux. En l'occurrence, la classification est fondée sur le comportement constructeur des larves, origine de l'évolution des grandes lignées.



Les Trichoptères sont parfois considérés comme dérivés des Mécoptères (Sukatsheva, 1991), mais la plupart des auteurs s'accordent pour en faire le groupe frère des Lepidoptères, suivant, en cela l'opinion de Tillyard (1935), confirmée par des travaux récents en biologie moléculaire (Pashley et al., 1993). Ensemble, ils constituent le super-ordre des Amphiesmenoptera. De nombreuses tentatives ont eu lieu visant à faire dériver, *in toto* ou *pro parte*, les Trichoptères des Lepidoptères ou réciproquement (voir une revue dans Morse, 1997). Mais actuellement les monophylies des Trichoptères, des Lepidoptères et des Amphiesmenoptères sont établies, principalement à partir des travaux cladistiques très complets de Kristensen (1984) et des recherches embryologiques de Koyabashi et Ando (1988).

### 3. Les faunes afrotropicale et malgache

Si l'on considère la richesse spécifique, l'Afrique est le continent le plus pauvre en Trichoptères. Le tableau 1 donne le nombre d'espèces décrites dans chacune des grandes régions biogéographiques. Comme il est de règle chez les insectes, les zones tropicales sont plus riches que les zones tempérées ou froides. Mais, cet effet est moins net que pour les groupes terrestres, cela tient, *pro parte*, au fait que les Trichoptères sont particulièrement abondants et divers dans les zones montagneuses humides.

Région faunistique	Richesse spécifique
afrotropicale	920
paléarctique occidentale	1724
paléarctique orientale	1228
néarctique	1524
néotropicale	2072
orientale	3522
australienne	1116

Tableau 1 : Richesse spécifique de l'ordre des Trichoptères dans les grandes régions faunistiques

L'Afrique est également le continent où la situation taxinomique est la moins avancée. Cette situation provient du fait que l'inventaire biologique a démarré plus tôt ; certains travaux anciens sont maintenant peu utilisables aux niveaux spécifique et

générique. Le fait qu'une partie du continent ait été sous l'influence culturelle française a relativement défavorisé les recherches naturalistes. Madagascar est le seul pays francophone qui ait été l'objet d'un réel inventaire biologique, ce que Paulian (1995) a pu qualifier d'exception culturelle. Plus récemment, les recherches nationales, à l'exception de la république sud-africaine, n'ont pas eu les moyens de développer de tels travaux. Enfin, certaines régions particulièrement intéressantes et peu connues, comme les sommets éthiopiens, le Soudan méridional ou les bordures orientale et méridionale de la cuvette congolaise, sont peu propices aux activités scientifiques autres que les prospections minières. Si des révisions taxinomiques sont indispensables, une synthèse, au niveau de la zone afrotropicale, ne serait actuellement que de peu d'intérêt et d'utilisation délicate. C'est pourquoi, nous avons, dans le cadre de ce travail, utilisé un certain nombre de groupes connus pour étudier la biodiversité ouest-africaine, sans prétendre établir une première faune régionale, ce qui reste un travail de grande ampleur. Pour l'Afrique occidentale, on pourra se reporter aux synthèses concernant le Ghana : Gibbs (1973) et surtout Kjaerandsen et Andersen (1997), pour l'Afrique méridionale : Moor (1993) et pour l'Afrique centrale : Marlier (1962).

En 1994, on recense pour Madagascar cinquante deux espèces décrites dont certaines, appartenant aux genres *Macrostemum*, *Hydropsyche* et *Anisocentropus*, sont impossibles à retrouver tant que le type ne sera pas redécrit (ce qui nécessite souvent de le retrouver). Banareescu (1991) discute assez longuement de cette pauvreté. Les principales causes en seraient : à l'Est, les crues cycloniques aggravées par le relief abrupt ; à l'Ouest, la sécheresse ; sur l'ensemble de l'île, les effets redoutables de l'insularité. Il explique le fait que plus du tiers de ces espèces connues appartiennent au genre *Dipseudopsis* par une forte spéciation, consécutive à la colonisation d'un milieu vide. En réalité, comme l'a montré le programme « Biotypologie et Biodiversité des eaux continentales », le seul facteur à prendre en considération est le manque d'entomologistes.

#### **4. Quelques remarques biologiques**

Nous n'évoquerons ici que quelques aspects indispensables à la compréhension des choix réalisés au cours de la mise en place, puis de la mise en œuvre de ce travail. Des précisions concernant les divers familles, genres ou espèces cités sont apportées au chapitre 6 (Résultat de l'inventaire écologique malgache), on pourra également se référer aux principales synthèses biologiques (Mackay et Wiggins, 1979 ; Malicky, 1973 ; Marlier, 1962 ; Schmid, 1980 ; Wiggins, 1977 et 1978).

#### **4.1. Les constructions.**

La construction de retraites, de filets et de fourreaux à l'aide d'une soie, émise à l'extrémité du labium, est un facteur déterminant de la biologie des larves de Trichoptères. Ce comportement permet la mise en évidence de cinq grands types biologiques, qui correspondent aux grandes lignées phylétiques.

1- Les larves sont libres. Le comportement de construction n'apparaît que peu avant la nymphose. Ce type biologique correspond aux Rhyacophiloidea (Rhyacophilidae et Hydrobiosidae).

2- Les larves fabriquent des structures portables en forme de selle ou en forme de carapace de tortue. Ces structures incluent de petits fragments rocheux. Ce type biologique correspond aux Glossosomatoidea (Glossosomatidae).

3- Les larves fabriquent des structures protectrices en forme de cocon. Ces structures n'apparaissent qu'au cinquième stade larvaire. Les stades un à quatre sont libres et morphologiquement différents du cinquième. Ce type biologique correspond aux Hydroptiloidea (Hydroptilidae).

4- Les larves bâtissent des abris ou des galeries fixés au substratum. Ces structures incluent éventuellement des fragments rocheux ou organiques et sont, dans certaines lignées, associées à des filets de captures qui filtrent les particules alimentaires apportées par le courant. Ce grand type biologique correspond aux Hydropsychoidea (principales familles : Hydropsychidae, Psychomyiidae, Polycentropodidae).

5- Les larves fabriquent des étuis protecteurs portables ou fourreaux. Ces derniers sont élaborés à base de soie et de fragments organiques ou minéraux. Ils ont une fonction de camouflage et de protection, parfois de ballast, mais surtout, permettent, associés à des mouvements abdominaux des larves, une considérable amélioration des capacités respiratoires. Ce type biologique correspond aux Limnephiloidea et aux Leptoceroidea.

#### **4.2. La respiration.**

Les larves sont hydropneustiques, la respiration est indépendante de la surface. La respiration est cutanée ; chez certains groupes on observe la présence de branchies abdominales filamenteuses. Les larves libres sont principalement rhéophiles et dépendent du courant pour leur alimentation en oxygène. En revanche, les cocons ou fourreaux, les constructions fixées, permettent, grâce à des mouvements ondulatoires abdominaux, une amélioration de l'efficacité respiratoire. Ce rôle est soupçonné depuis longtemps (Milne, 1938), il a été démontré expérimentalement par Fox et Sydney (1953). Les fourreaux ont

permis aux Limnephiloidea et aux Leptoceroidea de coloniser de nombreux habitats lenticques, ainsi que des eaux plus chaudes.

#### 4.3. L'alimentation.

Comparativement aux autres Ordres, l'opportunisme est une caractéristique importante du comportement alimentaire des Trichoptères. L'évolution du groupe s'est faite en développant de nouveaux modes d'acquisition de la nourriture, plutôt qu'en se spécialisant sur un type de nourriture. Ici encore, la présence et la nature d'un fourreau, celle d'une retraite ou d'un filet de capture sont des éléments déterminants des stratégies alimentaires.

1- Chez les Rhyacophilidea, les larves libres sont de grands prédateurs.

2- Chez les Glossosomatidea, les carapaces en forme de selle (ou de carapace de tortue) permettent, à l'abri de ce bouclier, l'exploration des surfaces hygropétriques en vue du broutage du périphyton, des diatomées ou de microparticules organiques.

3- La plupart des Hydroptiloidea sont spécialisés dans la consommation des algues filamenteuses, certains se nourrissent de périphyton ou de particules organiques. Ce comportement de brouteur est évidemment permis par le côté "portable" du cocon, qui peut être considéré comme une version légère de celui des Glossosomatidea.

4- Les Hydropsychoidea construisent des retraites ou abris, fixés au substratum, auxquels sont associés des filets de capture orientés perpendiculairement au courant. Ces animaux sont des filtreurs (Cummins, 1973), la ressource alimentaire sera déterminée par la structure du filet et par sa localisation. Chez les Hydropsychidae, le régime, omnivore, inclus de nombreux petits invertébrés. Celui des Philopotamidae est plutôt constitué de très fines particules.

5- La plupart des Limnophiloidea, principaux colonisateurs des zones lenticques, se nourrissent des matières végétales en décomposition qui donnent naissance à d'importantes populations de bactéries ou de champignons. Ces matières sont souvent d'origine terrestre et le niveau d'intervention des Limnophiloidea dans le cycle de la matière organique est déterminant pour la productivité des écosystèmes situés en aval.

6- Les Leptoceroidea ont développé un grande variété de comportements alimentaires. On peut citer le comportement prédateur des larves d'*Oecetis*, ou la consommation des éponges par les larves de *Ceraclea*.

Bien que les traits biologiques soient relativement homogènes à l'intérieur des taxons supérieurs, certains groupes ou espèces (genres, tribus ou espèces) ont pu développer des comportements particuliers, différents du mode dominant ou ancestral.

#### 4.4. Le cycle biologique.

Le cycle de la plupart des Trichoptères comprend cinq stades larvaires aquatiques, un stade nymphal aquatique et un stade adulte aérien et terrestre. L'accouplement et la ponte ont lieu pendant le stade aérien, au cours duquel la prise d'eau ou de nourriture sont des phénomènes marginaux.

La présence de diapauses a été mise en évidence à tous les stades de développement (Wiggins, 1977). Elles permettent de suspendre le développement jusqu'à ce que les conditions du milieu redeviennent favorables, ce qui est particulièrement avantageux pour les espèces colonisant des milieux temporaires (Wiggins, 1973; Harper & Hynes, 1970 décrivent un exemple chez les Plécoptères). Elles permettent surtout de synchroniser l'émergence des adultes afin de faciliter la rencontre des sexes, première étape de la reproduction. Le déterminisme de ces phénomènes est lié à la température ou à la durée du jour. C'est un domaine que l'on connaît mal, de même on ne sait que peu de choses sur l'héritabilité de ces phénomènes susceptibles de varier entre populations d'une même espèce (Tauber & Tauber, 1986).

L'alternance saison chaude / saison froide est donc un déterminant fondamental des cycles biologiques des Trichoptères des zones tempérées, même si c'est la photopériode qui en permet, le calage. L'émergence et l'accouplement ont généralement lieu à une période déterminée de l'année située entre le printemps et l'automne. Cette période et sa durée diffèrent en fonction des espèces, ce qui peut réduire la compétition interspécifique. On observe donc une génération par an, parfois deux, ou, dans les zones les plus froides, une génération tous les deux ou trois ans ; mais toujours un calage du cycle de développement sur le cycle annuel des saisons (Tachet & Bournaud, 1981; Resh, 1976b). Le voltinisme peut varier en fonction des différences thermiques régionales (Décamps, 1967; Gose, 1970). Il peut également être modifié localement par un réchauffement des eaux dans des lacs (Ulfstrand, 1968) ou des réservoirs artificiels (Mackay, 1979).

Mais, si dans les zones tempérées on observe une ou deux générations annuelles bien synchronisées, dans les milieux tropicaux la situation semble différente. La saisonnalité est présente, mais les variations annuelles de la température, de plus faibles amplitudes et situées à un niveau plus élevé, n'ont pas les mêmes effets biologiques et écologiques. En outre, les vitesses de développement sont plus élevées. Pour les Trichoptères, cela pourrait signifier l'indépendance du cycle biologique et du cycle saisonnier annuel. Cette indépendance est favorisée par l'accélération de la croissance et la multiplication du nombre de générations annuelles. Nous disposons de peu d'éléments de

réponse à ces questions, ils concernent surtout les Hydropsychidae (Afrique occidentale : Statzner, 1981 et 1982; Schorscher, 1992. Hong-Kong : Dudgeon, 1997) et les Calamoceratidae (Dudgeon, 1999), plus rarement les communautés entières (Yule & Pearson, 1993). Il existe des observations similaires chez d'autres groupes d'insectes benthiques et notamment chez les Plécoptères (-Australie : Hynes & Hynes, 1975; -Texas : Snellen & Stewart, 1979). Ces études mettent en évidence un voltinisme soit très variable, soit peu net et difficile à mettre en évidence. Mais les recherches écologiques dans les régions tropicales sont trop rares et, en 1970, Hynes pouvait écrire " *Animals with more than one generation a year are, as far as we know, relatively scarce in the running water habitat* ". Ce qui écartait le monde intertropical.

En l'absence de cycle saisonnier, la notion de génération devient théorique, car, à un instant donné, tous les stades de développement coexistent sur un même site. Il est également fort probable que cette désynchronisation des cycles augmente les abondances. En effet, cela permet à des individus de coloniser des microhabitats où les conditions trophiques sont moins favorables, la durée de développement est plus longue, mais ceci n'empêche pas ces individus de se reproduire puisque la reproduction n'est pas calée sur une période donnée mais a lieu en permanence. Un exemple intéressant de cet élargissement de niche écologique permis par des températures plus élevées est fourni par un travail de Gislason (1978). En Islande, *Limnephilus affinis* ne colonise que des milieux permanents, alors qu'en Angleterre, il habite également des milieux temporaires, parce que les températures plus élevées lui permettent d'y achever son développement. Ce qui est vrai entre régions géographiques peut l'être également entre microhabitats d'un même bief.

Les conséquences sont également importantes, pour la phase aérienne. Elle est, aux latitudes tempérées, fixe et souvent restreinte dans le temps. Mais, si la synchronisation disparaît, les adultes volent toute l'année. Cela a été remarqué très tôt par des hydrobiologistes américains. Dès 1938, en observant l'allongement des périodes d'émergence dans le Sud des Etats-Unis, Spieth note " *There seems to be no reason why in the tropics and subtropics, there should not be some species emerging during each month of the year* ". Les conséquences écologiques sont très importantes et la résilience des écosystèmes est accrue. Ainsi, la recolonisation après un accident (crue cyclonique, pollution occasionnelle) ne se pose plus dans les mêmes termes si des adultes aériens sont présents en permanence. De manière plus pragmatique et qui nous concerne particulièrement dans le cadre de ce travail, le piège lumineux devient une méthode d'échantillonnage plus aisée à utiliser que dans les zones tempérées et froides où les

captures doivent être réalisées à certaines dates ou échelonnées d'un printemps précoce à un automne tardif pour pouvoir obtenir toutes les espèces présentes sur un site. Dans la zone intertropicale, une seule date de capture permet un échantillonnage complet, à condition d'éviter les hautes altitudes d'une part, de ne pas rencontrer une saisonnalité non directement causée par la température, par exemple d'origine hydrologique. L'apparition d'une synchronisation des cycles de développement avec un cycle saisonnier lié à la température dans les hautes montagnes tropicales est une question ouverte, sur laquelle nous avons plus de projets que d'éléments de réponse. En revanche, les cycles hydrologiques sont de règle et sont rarement indépendants du cycle des températures, nous examinerons de façon plus détaillée le cas des rivières sahéliennes, qui sont incluses dans ce travail.

#### 4.4.1. Une saisonnalité hydrologique marquée, le Bakoye.

Dans les zones tropicales sub-humides ou sèches, en particulier au Sahel, l'impact de l'alternance saison des pluies / saison sèche sur les hydrosystèmes est fondamental. Au sud dans les savanes guinéennes et sur les grands fleuves de la zone forestière, les caractéristiques hydrologiques et physico-chimiques des eaux diffèrent nettement de la saison sèche à la saison humide et l'on peut supposer qu'il y a des modifications faunistiques induites. Au Nord dans les zones soudanaise et sahélienne, la plupart des cours d'eau, saisonniers ou temporaires, ne coulent que pendant la saison humide ; seuls les grands fleuves sont permanents. Cette saisonnalité hydrologique se répercute sur les cycles biologiques et la nature des espèces présentes (en particulier chez les Simulies du groupe *damnosum* Le Berre, 1966 ; Quillévééré et al., 1977). Mais si des Simulies, dont la durée de développement larvaire est inférieure à dix jours et les capacités de déplacement considérables, peuvent réagir rapidement aux modifications du milieu, il n'en va pas de même pour des Trichoptères dont le développement dure de deux à quatre mois et dont les capacités colonisatrices sont plus limitées. Les abondances des diverses espèces varient, mais la liste des espèces reste la même (voir l'exemple des *Cheumatopsyche* du Nzi en Côte d'Ivoire, Statzner, 1981).

Pendant la mise en place du protocole de surveillance O.M.S./Oncho sur le Bakoye (affluent important du Sénégal, situé dans l'ouest malien), des pièges lumineux ont été effectués, au rythme de deux prélèvements mensuels, près du village de Kokofata, sur un bief qui coule un peu plus de six mois par an. Le milieu et les méthodes utilisées sont décrits par Schorscher (1992), les données ne sont disponibles que sous forme de

littérature grise. Nous en exposerons, ci-après sous forme de graphiques, les principaux résultats.

La figure 2-1 présente :

- l'évolution au cours du cycle annuel, du débit du Bakoye à l'échelle de crue de Kokofata,
- la richesse spécifique totale du piège lumineux,
- l'effectif moyen par espèce appartenant à l'Ordre des Trichoptères.
- les richesses spécifiques des Philopotamidae, Ecnomidae, Hydroptilidae, Hydropsychidae et Leptoceridae.

La figure 2-2 présente :

- les effectifs capturés appartenant aux espèces *Cheumatopsyche falcifera*, *C. copiosa* et *C. digitata*,
- les effectifs capturés appartenant aux espèces *Macrostemum distinctum*, *Polymorphanisus angustipennis* et *Amphipsyche senegalensis*.
- les effectifs capturés appartenant aux espèces *Chimarra sassandrae*, *C. minima* et *C. callasae* (données superposées),
- le débit du Bakoye à l'échelle de crue de Kokofata.

La figure 2-3 présente :

- les effectifs capturés appartenant aux espèces *Oecetis akimi*, *Hemileptocerus gregarius* et *Leptocerus intricatus*,
- les effectifs capturés appartenant aux espèces *Oecetis akimi*, *Hemileptocerus gregarius* et *Leptocerus intricatus*,
- le débit du Bakoye à l'échelle de crue de Kokofata.

L'un des éléments les plus remarquables que l'on peut observer sur ces graphes est la présence constante d'imagos attirés par le piège lumineux, même au cœur de la période sèche, alors que le fleuve est réduit à quelques mares stagnantes en voie d'assèchement. Le retour des pluies, et en conséquence d'un faible écoulement, occasionne immédiatement un accroissement notable de la richesse spécifique, avec des espèces lotiques telles que *Cheumatopsyche copiosa*, *Macrostemum distinctum* ou *Amphipsyche senegalensis*. La richesse spécifique fluctue légèrement pendant toute la période de crue et la première moitié de la décrue; ces fluctuations peuvent être liées aux mauvaises conditions



d'échantillonnage. En revanche, la fin de la décrue est marquée par une seconde augmentation de la richesse spécifique qui atteint alors son maximum à peu près au moment où la rivière s'arrête, puis la richesse commence à baisser rapidement pour rejoindre le faible niveau observé pendant la saison sèche.

L'effectif moyen est très bas pendant la saison sèche, puis subit une augmentation considérable après le retour du flot, cette augmentation est plus accusée que celle de la richesse spécifique. La valeur maximale est atteinte juste avant la crue. Nous observons ensuite une forte variabilité pendant la crue et la décrue, puis un effondrement à l'arrêt de l'écoulement, qui coïncide avec celui de la richesse spécifique. Cette évolution est en grande partie celle des *Cheumatopsyche*, le genre le plus abondant à Kokofata.

L'activité de vol en saison sèche concerne toutes les familles; quantitativement, elle est surtout le fait des Leptoceridae, plus inféodés aux faciès lenticules et qui pourraient continuer leur développement dans les mares résiduelles. La première augmentation de la richesse spécifique, qui correspond aux premières pluies et à la reprise de l'écoulement, correspond probablement à l'arrêt d'une diapause au dernier stade larvaire, au stade nymphal ou adulte. Les captures de *Cheumatopsyche copiosa*, *Amphipsyche senegalensis*, *Macrostemum distinctum* ou *Leptocerus intricatus* sont trop abondantes pour correspondre à une migration et trop précoces pour correspondre à une première génération. En revanche, la seconde augmentation de la richesse spécifique, qui intervient en fin de décrue, pourrait correspondre à des migrations, elle concerne surtout des espèces peu abondantes (appartenant aux genres *Ecnomus* et *Orthotrichia*), qui recolonise à partir soit des cours inférieurs, qui sont permanents, soit des zones proches des sources, qui sont également permanentes.

Si l'on examine les variations des effectifs capturés, on remarquera l'importance des fluctuations, qui sont en l'état actuel de nos connaissances difficiles à interpréter. Au cours du cycle hydrologique, la largeur du cours d'eau passe de zéro à plus de deux cents mètres, donc en plus des variations de densité, en plus de la dynamique des populations, le stock d'adultes correspond à des habitats potentiels dont l'extension est très variable. C'est l'une des raisons qui empêchent l'utilisation quantitative du piège pour comparer des sites géographiquement éloignés. Par exemple, on notera comment en quelques jours le ratio des effectifs *Cheumatopsyche copiosa* / *C. digitata* ou *Hemileptocerus gregarius* / *Oecetis akimi* peut s'inverser.

En revanche, nous obtenons, au piège lumineux, une bonne image de la faune dès le début de la saison des pluies, toutes les espèces abondantes à un moment donné du

cycle annuel sont présentes. La richesse maximale est observée en fin de décrue. Les données provenant d'Afrique occidentale qui seront analysées au cours de ce travail ont été récoltées au cours de cette période particulière. Elle était choisie, pour les missions d'échantillonnage et de prospection, d'une part parce que les déplacements automobiles sont plus aisés que pendant la période des pluies, d'autre part parce que les densités larvaires sont très élevées du fait de la concentration progressive des individus dans les habitats disponibles au fur et à mesure de la diminution des surfaces en eau.

#### **4.5. Activité de vol et période d'attractivité des imagos.**

Nous évoquons ce point relativement mineur de la biologie des Trichoptères parce qu'il interfère avec le choix du piège lumineux comme mode d'échantillonnage.

Le vol des Trichoptères est majoritairement crépusculaire, mais il y a de fortes variations en fonction de la latitude et de l'altitude. Ce phénomène a été étudié dans les Pyrénées par Décamps (1967). A une altitude variant entre 800 et 1.000 mètres, cet auteur constate que, les Trichoptères volent rarement au delà de une à deux heures après le coucher du soleil. La période de vol nocturne diminue également avec l'altitude ; elle a presque disparu vers 2.000 m. En revanche, en dessous de 500 m, les Trichoptères peuvent être capturés toute la nuit.

Dans les zones tropicales, à basse altitude, le vol est nocturne et les premières captures ont lieu dès les premières minutes qui suivent le coucher du soleil. En Afrique occidentale, par suite du refroidissement de l'air en altitude, nous avons pu observer des cas de vol diurne sur quelques stations. Cependant, nous n'avons jamais travaillé assez en altitude pour capturer, de jour, des espèces qui n'étaient pas présentes dans les pièges. A Madagascar, le vol diurne, probablement favorisé par la pénombre de la forêt dense sempervirente, est parfois observé à partir de mille mètres. Une seule fois, des *Athripsodes* ont été capturés en plein jour, dans le massif de l'Andringitra vers 1.700 mètres et l'espèce n'a pas été retrouvée au piège lumineux. A ces altitudes, les captures au filet ou par pièges d'interception deviennent aussi efficaces que ces derniers.

L'influence des facteurs météorologiques est quantitativement déterminante (Usseglio-Polatera & Auda, 1987). Mais cette influence reste quantitative. Elle a été étudiée de manière très détaillée en Ouganda chez les Trichoptères (Corbet & Tjønneland, 1955) puis chez les Epheméroptères (Tjønneland, 1960). Les rythmes d'activité ne sont jamais déterminés par les facteurs météorologiques, qu'il s'agisse de l'intensité ou de la direction des vents, de la pluie ou du taux d'humidité relative, de la couverture nuageuse ou de la

phase lunaire. Certes, les effectifs capturés sont influencés, parfois fortement, par des événements tels que de fortes pluies ou des vents violents, mais ces derniers ne sont que des contraintes et ne créent jamais de nouveaux rythmes d'activité.

La période de vol n'est pas la période d'attractivité. Cette dernière est généralement bimodale avec un premier pic dans l'heure qui suit le coucher du soleil et un second plus faible avant l'aube (Corbet & Tjønneland, 1955).

Des études menées en Côte d'Ivoire sur les Epheméroptères (Elouard & Forge, 1978), mettent également en évidence cette attractivité bimodale, mais montrent que si cette bimodalité concerne l'ordre dans son ensemble, la situation varie quand on considère les taxons inférieurs. Certaines familles sont capturées uniquement en début de nuit, d'autres, principalement les Caenidae, uniquement avant l'aube. Des essais similaires ont été réalisés sur les Trichoptères (Gibon et Troubat, 1983). Nous en exposerons brièvement les résultats en raison, d'une part, de la confidentialité de leur première diffusion, d'autre part, de leur intérêt méthodologique.

Le protocole expérimental est celui décrit par Elouard et Forge (1978), nous avons adjoint à leur dispositif un tube néon de lumière noire alimenté par une batterie automobile. Le piège est allumé au coucher du soleil et relevé toutes les quinze minutes jusqu'au lever du soleil. Trois nuits de capture ont été étudiées, la première le 15-01-1982 sur le Bandama aux Chutes Gauthier, les deux autres les 11-05-1982 et 21-06-82, sur le Nzi, principal affluent de la rive gauche du Bandama, (à l'intersection avec la piste de Dabakala); cette deuxième station est l'un des sites de surveillance du Programme de lutte contre l'Onchocercose. Le matériel a été trié au niveau spécifique, à l'exception des Hydroptilidae, car les connaissances disponibles sur cette famille ne permettaient pas un tel travail dans des délais raisonnables. Dans les travaux faunistiques, cette famille était généralement écartée (voir, par exemple, Gibbs, 1973), comme le sont souvent les Microlépidoptères.

La figure 2-4 présente, pour les trois expérimentations :

- l'évolution, au cours de la nuit, du nombre d'individus capturés,
- l'évolution, au cours de la nuit, du nombre d'espèces capturées,
- le nombre d'espèces capturées en données cumulées.

La figure 2-5 présente, pour le Bandama aux chutes Gauthier, l'évolution des captures des mâles et des femelles de deux espèces *Ecnomus ulmeri* et *Dipseudopsis njala*.

Sur les trois essais, le pic initial, post crépusculaire, est très net, la majorité des captures a lieu dans les deux premières heures (55% sur le Bandama, 89% et 69% sur le

Nzi). En revanche, au cours de la nuit, les captures sont plus variables. Sur le Bandama, on observe un second pic, plus faible, un peu avant le milieu de la nuit ; le pic d'avant l'aube est alors le troisième, il est beaucoup moins significatif, les captures réalisées entre minuit et l'aube représentent 8,9% du total. Sur le Nzi, en mai, il n'y a qu'un seul pic, les captures réalisées entre minuit et l'aube représentent 1% du total, le pic matinal est insignifiant. Sur le Nzi, en juin, on observe, après le pic postcrépusculaire, une activité faible mais presque continue et qui s'accroît légèrement avant l'aube ; les captures réalisées entre minuit et l'aube représentent 15% du total.

Nous n'avons aucune information sur la quantité totale d'insectes présents dans la zone d'attraction du piège ou susceptibles d'y pénétrer lors des déplacements nocturnes. Nous pouvons supposer que les captures nocturnes ainsi que celles d'avant l'aube sont affaiblies par l'importance des captures effectuées après le crépuscule. Le premier pic épuiserait, en quelque sorte, la zone d'attraction et les captures suivantes correspondraient à une activité de vol nocturne le long du cours d'eau, qui s'intensifierait légèrement avant l'aube. On devrait alors constater sur une rivière moyenne, comme le Nzi à Dabakala, un épuisement plus net que sur un grand fleuve comme le Bandama aux chutes Gauthier, ce qui est effectivement le cas. De même, le 11 mai, nous sommes sur le Nzi à la limite de l'écoulement, alors que le 21 juin la saison des pluies a commencé et la rivière est beaucoup plus large. Les données dont nous disposons ne permettent pas de conclure, mais nous pouvons raisonnablement supposer que le pic précédant l'aube soit dû à des mouvements le long du cours d'eau et donc d'autant plus important que les populations d'imagos sont élevées. A l'appui de cette hypothèse, il faut noter que des réductions importantes de populations, après piégeages sont parfois constatées (Resh et al., 1975).

Ces questions quantitatives concernant les imagos sont peu étudiées et offrent un intérêt relatif. En revanche, ce qui est, d'une façon très pragmatique, important dans le cadre de nos recherches, c'est l'évolution de la richesse spécifique au cours de la nuit. Les trois résultats sont concordants. Une heure après la mise en place du piège, 85 à 90% des espèces sont déjà capturées et deux heures après la mise en place, elles le sont toutes. De plus, si l'on compare l'évolution de la richesse spécifique cumulée et celle des effectifs instantanés, il apparaît que les dernières espèces à être capturées sont les moins abondantes. Contrairement à ce que l'on observe chez certains Epheméroptères ou chez les Lépidoptères, il n'y a pas de spécialisation horaire des espèces, l'ensemble des Trichoptères se comportant de la même façon. Ce sont les espèces les moins abondantes sur le site qui sont parfois capturées avec un peu de retard. En ce qui concerne une

éventuelle différence de rythme des captures liée au sexe, nous n'observons rien de significatif. Sur les deux exemples de la figure 2-5, on observe que les mâles d'*Ecnomus* sont plus nombreux que les femelles, alors que les mâles de *Dipseudopsis* le sont moins, mais ces dominances sont tout à fait aléatoires, elles sont probablement liées à la disposition du piège par rapport à la localisation des zones de regroupement des individus. Le piège lumineux est mal adapté à ce type de recherche, qui nécessiterait plutôt des pièges à émergence ou des pièges d'interception. En revanche, le fait de pouvoir obtenir en un temps relativement court la plupart des espèces en fait un bel outil d'inventaire faunistique.



# **Chapitre 3**

## **Matériel et méthodes**





Les recherches exposées ici ont, pour la plupart, été réalisées au niveau de l'espèce. Ce choix est une décision importante qui engage la suite du processus. En effet, malgré des progrès continus, il n'est généralement pas possible d'identifier la majorité des larves aquatiques au niveau spécifique en dehors d'un nombre restreint de régions d'Europe occidentale et d'Amérique du Nord. Il est donc indispensable de réaliser, au préalable, un important travail taxinomique. Dans les régions tropicales, ce travail ne peut lui-même être effectué sérieusement sans l'étude préalable des adultes aériens. Cette tâche présente trois inconvénients majeurs. Elle est très lourde, peu valorisante et impossible à programmer, puisque l'ampleur et la difficulté des travaux dépendent de la richesse et de la complexité d'une faune étudiée, a priori inconnue. Les Trichoptères malgaches sont un bon exemple de cette imprévisibilité. Une analyse bibliographique préalable prévoyait une richesse spécifique plutôt faible (Banarescu, 1995), alors qu'ils se sont avérés exceptionnellement diversifiés. Dans les conditions actuelles de financement des recherches scientifiques, de tels travaux ne peuvent être réalisés que de manière exceptionnelle.

La décision de travailler au niveau spécifique s'accompagne également d'une sélection des groupes qui seront étudiés. Pour les eaux courantes africaines et malgaches, l'ensemble Trichoptères et Ephéméroptères est une bonne option stratégique. Ce choix date de la mise en place des activités de surveillance écologique de la lutte contre l'Onchocercose, au milieu des années soixante-dix. Une alternative possible serait la famille des Chironomidae, l'effort taxinomique nécessaire y est bien supérieur pour des résultats écologiques probablement équivalents.

## **1. Techniques de capture.**

Les premiers pièges lumineux utilisés en Côte d'Ivoire ainsi que leur mode d'utilisation ont été décrits par Elouard et Forge (1978). Ils sont constitués d'une lampe à gaz posée sur un plateau en métal ou en plastique de couleur claire, contenant de l'eau à laquelle on ajoute un détergent. Ce dispositif a été complété par un éclairage de lumière noire et une source électrique de 12 Volt (batterie automobile ou piles). Ce type de piège a ensuite été utilisé à Madagascar, souvent dans une version allégée, certaines stations n'étant accessibles qu'après plusieurs jours de marche. Des captures au filet, éventuellement avec battage de la végétation (Novak, 1981), ont souvent été réalisées.

Ces méthodes sont parfois l'objet de critiques parce qu'elles ne sont pas strictement quantitatives, c'est-à-dire que l'on peut difficilement rapporter la quantité capturée à une

surface ou à une longueur de cours d'eau (par ailleurs, la zone d'attraction varie considérablement d'une espèce à l'autre, d'un sexe à l'autre ou en fonction de l'âge). Cette critique, parfaitement justifiée, pourrait tout aussi bien s'appliquer aux études de la dérive des invertébrés benthiques; lesquelles n'ont jamais été avares de chiffres, voire de résultats, bien que l'on ignore généralement d'où provient ce que l'on capture dans les filets, pourquoi et sur quelle distance une larve dérive. On rapporte alors les données à l'unité d'effort, en se plaçant de manière répétitive dans des conditions identiques. Ces stratégies sont également applicables au piège lumineux et donnent des résultats parfaitement utilisables (Usseglio-Polatera & Bournaud, 1989). Ces résultats provenant des piégeages sont plus aisés à interpréter car les activités de vol des adultes sont mieux comprises (Lewiss & Taylor, 1964) que la dérive des larves où l'on observe parfois l'inverse de ce qui est généralement admis (Statzner & Bittner 1983, Statzner & Mogel 1984).

En revanche, dans les conditions de ce travail, les données peuvent difficilement être comparées quantitativement d'un site à l'autre. Les premières captures analysées au cours de ce travail datent de 1981, les dernières de 1997, elles ont été réalisées dans sept pays différents, parfois par d'autres équipes. A ces causes de variation, il faut ajouter la combinaison variable de piégeages lumineux et de captures manuelles. Au bord des rivières tropicales de basse altitude, l'abondance du matériel récolté crée des difficultés de tri et de sous-échantillonnage, des captures au filet n'apportent aucune information supplémentaire. En revanche, si l'on s'élève en altitude et que la température diminue de manière notable, ou si l'on pénètre dans des forêts denses sempervirentes, nous observons une chute des effectifs et les captures au filet deviennent utiles, voire indispensables. Nous avons recherché, le plus souvent, l'ensemble des espèces présentes sur un site, en associant différentes méthodes et en faisant varier les efforts de recherche. Tout ceci crée trop de biais pour que l'on envisage sérieusement une étude quantitative des captures.

D'autres méthodes telles que les pièges d'interception ou les pièges d'émergence permettraient des études quantitatives, mais leur mise en œuvre était difficilement compatible avec notre projet. Ainsi, Andersen et Johanson (1993) utilisent des tentes Malaise dans les Monts Usambara (Tanzanie), les captures durent, au minimum dix jours par site, un délai difficilement compatible avec les 400 sites de captures malgaches.

Nous analyserons des listes d'espèces, et ces listes seront codées en présence/absence, quelle qu'ait été la méthode de capture. C'est dans le choix des méthodes d'analyse et dans l'interprétation que nous tiendrons compte de la forte variabilité induite par les méthodes elles-mêmes, puis par leur mise en œuvre.

## 2. Techniques de laboratoire

Chez les Trichoptères, la distinction et l'identification des familles et des genres reposent sur un ensemble de caractères dont les principaux sont les palpes maxillaires et labiaux, la présence d'ocelles, les éperons des pattes, mais surtout la nervation alaire. Les formes archaïques présentent des nervations riches et complètes qui se simplifient au cours de l'évolution des lignées, ces simplifications affectent parfois des nervures différentes. Ceci fait de la nervation un bon indicateur de l'évolution. Au niveau générique et, surtout, spécifique, l'accent se porte sur la structure complexe et la morphologie fine des éléments constitutifs des genitalia mâles. Ce choix des pièces génitales présente un avantage majeur. En morphotaxonomie, le risque existe de prendre en considération des caractères morphologiques non liés à une spéciation ou à un isolement génétique mais à un facteur environnemental, à une phase de développement, voire à un état pathologique. C'est un reproche récurrent dans la littérature. Ce risque est réduit dans le cas des pièces génitales. Elles sont moins sensibles à des facteurs environnementaux et toute modification ponctuelle importante compromet l'accès à la reproduction ou son succès. Les pièces mâles, dont la structure et la forme sont étroitement corrélées à l'appareil génital femelle (Nielsen 1957, Statzner 1974), ne peuvent évoluer indépendamment de ce dernier. Inversement, dès qu'une dérive morphologique des genitalia est trop importante, après isolement d'une population ou consécutivement à un éloignement qui empêche les échanges génétiques, on peut conclure à un isolement reproductif avec beaucoup plus de certitude que si l'on utilisait d'autres caractères.

Les méthodes utilisées au laboratoire sont classiques. Le matériel capturé est conservé dans une solution d'alcool à 70%. Les spécimens sont identifiés à la suite d'une étude morphologique des genitalia mâles. Cet ensemble de pièce est d'abord éclairci dans une solution de potasse à chaud (bain-marie). La concentration est de 10%, souvent plus ; la durée est très variable en fonction de la taille, de l'âge, du niveau de sclérotisation et des conditions de conservation. Les genitalia sont ensuite déshydratés dans de l'acide acétique (99%) et observés ou dessinés en utilisant des montages temporaires. Il est, en effet nécessaire de disposer de vues latérale et dorsale des mêmes individus. Ils sont ensuite montés dans de l'Euparal.

### 3. Manipulation et représentation des données.

Développé par J.-M. Elouard et O. Hertu, le logiciel NOE<sup>1</sup> (Nomenclature Oeologique et Environnementale) est conçu pour intégrer dans la même base toutes les informations et données nécessaires à un travail écologique de terrain. Ce logiciel gère les données bibliographiques, la systématique, la muséologie, l'iconographie, la biogéographie et la distribution ainsi qu'un nombre illimité de paramètres biotiques, abiotiques ou de toute autre nature, mesurés lors des échantillonnages. Ces paramètres sont de types très variés : numérique, alphanumérique, texte, booléen, date, heure, référence bibliographique, image. NOE est agencé en 5 modules liés (systématique, bibliographie, terrain, paramètres, muséologie). Trois d'entre eux ont été utilisés au cours de travail.

- Le module de systématique

Il constitue le centre d'une base gérée par NOE. Il concerne les taxons et toutes les informations taxinomiques associées (synonymie, noms vernaculaires, iconographie, bibliographie, matériel type, écologie, géonémie) et tout paramètre morphologique, biologique ou de toute autre nature créé par l'utilisateur.

Chaque fiche correspond à un taxon. Ces taxons sont hiérarchisés, ce qui permet de travailler à différents niveaux.

- Le module de terrain

Ce module gère les informations concernant les secteurs géographiques, les localités où sont effectués les prélèvements, les dates, les méthodes et l'effort d'échantillonnage. A ces informations spatio-temporelles, sont associées les listes faunistiques, les abondances des stades, écophases ou toute autre partition en classes, catégorielle, et enfin les variables qualitatives ou quantitatives éventuellement créées pour chaque taxon. Il est organisé en sept niveaux hiérarchisés.

-Le niveau 1, le plus élevé, est le niveau de la région, créé pour une aire d'étude. Dans le cadre de ce travail, nous l'avons utilisé pour les bassins hydrographiques. Ce niveau permet de visualiser les fiches du niveau 2 (stations d'étude) ou de lister les taxons récoltés.

-Le niveau 2 est le niveau de la localité. Dans le cadre de ce travail, nous l'avons utilisé pour les stations d'échantillonnage. Ce niveau permet de lister les taxons récoltés, toutes dates et méthodes confondues. En ce qui concerne les paramètres, nous avons

---

<sup>1</sup> ex GODET : Gestion et Organisation des Données Ecologiques et Taxinomiques

principalement utilisé : la latitude, la longitude, l'altitude, la distance de la source, la géologie, la pluviométrie annuelle et le paysage végétal.

-Le niveau 3 est celui de la date. A ce niveau, on peut visualiser la carte de localisation du point grâce au lien avec le niveau 2 ainsi que la synthèse de tous les taxons récoltés sur cette station à cette date. En ce qui concerne les paramètres, nous avons utilisé les conditions météorologiques (température de l'air et de l'eau, turbidité etc.).

-Le niveau 4 est celui de la méthode ou de la technique utilisée. Dans le cadre de ce travail, piège lumineux, capture au filet, recherche manuelle des larves etc. Les paramètres sont techniques (type de lampe utilisé) ou concerne l'intensité et la durée de la méthode de capture.

-Le niveau 5 est celui des taxons récoltés (pour une méthode au niveau 4, une date au niveau 3, une station au niveau 2 et un bassin au niveau 1). C'est ici que se fait le lien avec le fichier systématique, quel que soit le rang du taxon.

-Le niveau 6 est celui des stades ou phases de développement. Nous ne l'avons pas utilisé au cours de ce travail. Il permet d'utiliser des paramètres tels que sexe, effectif, biomasse etc.

-Le niveau 7 permet d'enregistrer des informations sur chaque spécimen récolté (caractéristiques morphométriques, morphologiques, etc.). Nous ne l'avons utilisé que pour désigner les spécimens ayant fait l'objet de montages microscopiques et de recherches morphologiques, dont certains seront déposés en tant que matériel type de la diagnose spécifique.

#### **4. Représentation et analyse des données**

Nous avons utilisé trois types de représentation graphique pour analyser les données. Le premier est la cartographie classique. Le second est le profil écologique des espèces, qui est une représentation des sites de captures en fonction d'un ou de plusieurs indicateurs écologiques. Le troisième est la carte factorielle obtenue à la suite d'une analyse multivariée.

##### **4.1. Cartographie**

La généralisation des outils informatiques et de l'information numérique ont rendu obsolètes la plupart des techniques classiques de la cartographie naturaliste. L'objectif est maintenant l'élaboration de bases de données géoréférencées permettant des projections variées sur divers supports. Les principales données provenant d'Afrique occidentale ont

déjà été cartographiées et publiées. Les données malgaches sont intégrées à la base BiBiSoa, élaborée par l'équipe du Laboratoire de Recherches sur les Ecosystèmes Aquatiques et leur Environnement (Antananarivo). Cette base est gérée par le logiciel Noé. Toutes les distributions géographiques intégrées ou annexées à ce travail ont été réalisées à l'aide du logiciel CartoNoé. Tous les points de captures sont géoréférencés et peuvent être projetés sur tout support, à condition qu'il soit lui-même référencé. La figure n° 3-1 donne un aperçu des possibilités offertes par l'association de la base de données et du logiciel de cartographie. Pour une espèce (*Chimarra* sp. AH), nous avons représenté :

- les sites de capture sur une carte du réseau hydrographique du continent africain,
- les sites de capture sur une carte du réseau hydrographique malgache
- les sites de capture sur une carte du réseau hydrographique de la Montagne d'Ambre,
- les captures réalisées sur le bassin de la Betsiboka,
- les captures réalisées à une altitude supérieure à 1.000m,
- les captures réalisées à une pluviométrie annuelle inférieure à 700 mm,
- les sites communs avec l'espèce *C. sp. BI*.

Cet exemple démontre l'intérêt de l'association d'une base de données et d'un logiciel de cartographie, non seulement dans le domaine de la gestion de la biodiversité, mais encore pour des recherches écologiques de base.

#### **4.2. Le profil écologique**

Nous ne pouvons évoquer la distribution des insectes sans prendre en considération deux indicateurs fondamentaux. Le premier est l'altitude, le second la position sur le réseau hydrographique, le long du gradient source/estuaire. La nature des facteurs écologiques en cause est une discussion permanente (l'altitude intègre la majeure partie des variations de température, mais également une partie des facteurs hydrauliques ; quant à la position sur le réseau, elle évolue avec l'ensemble des facteurs écologiques), mais en tant que descripteurs des répartitions, ils sont inévitables. Nous pouvons ainsi établir le profil écologique d'une espèce en représentant les différents points de capture sur un graphe dont l'axe des ordonnées représente l'altitude et celui des abscisses un positionnement sur le réseau hydrographique. Le travail de Décamps (1968) sur les Trichoptères des Pyrénées centrales demeure un des meilleurs exemples d'utilisation de cette méthode.

Nous avons établi ce profil écologique, pour les Trichoptères malgaches. L'altitude est indiquée en ordonnée et la distance de la source en abscisse (échelle logarithmique de

base 10). Il y avait deux alternatives à cette mesure : la superficie du bassin versant en amont de la station, la technique choisie par Décamps (1968), et l'ordre fluvial (stream order des auteurs anglo-saxons) défini par Strahler (1957). La superficie du bassin versant est plus délicate à utiliser dans des régions où les cartes topographiques ne sont pas toujours disponibles, ou pas toujours exactes. Un autre obstacle à des mesures sophistiquées est la difficulté de définir clairement les petits affluents dans les régions arides où certains ne coulent qu'après de fortes pluies ou seulement certaines années. Il n'est pas plus facile de déterminer sur les cartes ce qui est ou n'est pas un cours d'eau dans les grandes forêts humides. La mise en œuvre de l'ordre fluvial pose les mêmes difficultés. Nous avons donc opté pour la mesure simple et relativement sûre de la distance de la source, d'autant que l'échelle utilisée et le passage aux logarithmes ne nécessitaient pas une forte précision. Ce choix est probablement mieux adapté aux grandes superficies comme le montre l'étude d'Ivol *et al.* (1997) sur le bassin de la Loire. L'amélioration continue des modèles numériques de terrain permettra certainement, au cours des années à venir, une comparaison avec la mesure de la superficie drainée ou celle du débit, mais ceci ne modifiera en rien les résultats exposés dans les chapitres suivants.

Sur ce profil, nous avons distingué le versant oriental du versant occidental de Madagascar. Cette opposition entre la Côte Ouest et la Côte Est est une donnée fondamentale de la biogéographie malgache. La principale ligne de partage des eaux est, *grosso modo*, la ligne de crête qui marque la frontière entre les Hautes Terres Centrales et l'escarpement oriental. Cette frontière sépare deux versants dont les caractéristiques géomorphologiques et climatiques sont nettement distincts (cf. présentation générale de Madagascar).

## **5. Analyses des données**

### **5.1. Les méthodes de classification.**

Les méthodes de classification groupent les objets étudiés en classes hiérarchisées de la manière la moins arbitraire possible. Ces méthodes effectuent des partitions de l'ensemble des objets étudiés en sous-ensembles tels que chaque objet appartienne à un sous-ensemble et un seul. La classification est obtenue par une hiérarchisation de plusieurs partitions.

Il y aura donc deux opérations simultanées mais distinctes, la partition ou groupement et la hiérarchisation. Le fait que l'appartenance à un sous-ensemble d'une partition soit exclusive explique que ces méthodes aient surtout été développées par des taxinomistes

numériciens (Sokal & Michener, 1958). Nous avons peu utilisé ce type d'approche, pour des données dont la structure était simple, voire évidente (Montagne d'Ambre).

Une matrice de relevés stations X taxons, codée en présence-absence, se prête bien à un calcul de similitude. Nous avons utilisé un indice classique, celui de Jaccard (Legendre et Legendre, 1984). La similitude entre deux espèces  $x$  et  $y$  est donnée par la formule :

$$S(x, y) = a / a+b+c$$

où  $a$  est le nombre de relevés où les espèces  $x$  et  $y$  sont présentes,  $b$  est le nombre de relevés où  $x$  est présente et  $y$  absente,  $c$  est le nombre de relevés où  $x$  est absente et  $y$  présente. Cet indice permet le calcul d'une distance euclidienne :

$$D = \text{sqrt } 1-S$$

Ce calcul présente l'avantage de donner un poids équivalent à toutes les espèces, qu'elles soient fréquentes ou rares, puisque le nombre total de relevés n'est pas pris en considération. Ceci est important dans le cadre d'un travail axé sur la biologie de la conservation, où une espèce rare et isolée peut avoir plus d'importance qu'une autre très commune dont l'avenir ne soulève aucune inquiétude. Dans d'autres problématiques, les formes rares devront être négligées.

Il faut ensuite choisir un algorithme de classification. Les classifications seront ascendantes ou descendantes. Dans le premier cas, l'on commence par les éléments unitaires et l'on associe, à chaque étape, les groupes les plus proches. Dans le second, on part de l'ensemble total, que l'on divise, à chaque étape, en choisissant les sous-ensembles les plus distincts. Il faut également choisir la distance entre groupes. A ce niveau nous disposons de plusieurs possibilités, qui vont du lien minimum, qui est la distance minimale entre deux éléments de chaque groupe, au lien maximum, moyen etc. Au cours de ce travail, nous avons généralement opté pour le lien moyen, qui est la moyenne des distances entre tous les éléments de deux groupes. Dans certains cas, lorsque nous avons un grand nombre d'espèces et que nous souhaitons dégager une ou deux tendances majoritaires plutôt qu'une interminable liste de microendémiques, nous avons utilisé la méthode de Ward (1963) qui consiste à remplacer, au cours du calcul de la hiérarchie, chaque groupe par son centre de gravité.

Les possibilités, en combinant différentes distances et différentes hiérarchisations, sont multiples. Le logiciel ADE-4 (Chessel et al., 1997), que nous avons utilisé propose dix indices et quatre hiérarchies. La question du meilleur choix est naïve, dans la mesure où ces classifications sont des constructions, à la différence des analyses multifactorielles qui sont des descriptions. C'est-à-dire que si l'on désire obtenir une classification hiérarchisée (un



dendrogramme) nous pouvons l'obtenir. Nous pouvons même disposer d'une certaine latitude dans la position des taxons rares, en faisant intervenir ou non les fréquences de capture. Nous avons donc utilisé ces méthodes avec parcimonie, en choisissant des indices et algorithmes simples.

### **5.2. L'analyse en coordonnées principales**

C'est une analyse multidimensionnelle d'une matrice de distance (Gower, 1966; Digby & Kempton, 1987). Elle permet d'obtenir des cartes factorielles à partir des matrices de distance. C'est donc une alternative au cladogramme, que nous utilisons lorsque le tableau des occurrences présente une série d'hétérogénéités fortes qui sont mises en évidence par une analyse des correspondances, mais ne peuvent être figurées sur une carte factorielle. Dans ces situations, si le nombre des taxons n'est pas trop élevé, la réorganisation du tableau de départ est souvent la présentation la plus lisible. S'il y a beaucoup de taxons, l'analyse en coordonnées principales met bien en évidence les grandes hétérogénéités du tableau. La réalisation d'un cladogramme présente l'inconvénient d'introduire une hiérarchie et une typologie dans une réalité qui n'est ni forcément hiérarchisée ni forcément constituée d'unités distinctes. Ces méthodes conviennent beaucoup mieux à la phylogénie, qu'à la biogéographie.

### **5.3. Analyse factorielle des correspondances**

Les analyses multidimensionnelles sont classiquement utilisées en écologie pour analyser des tableaux de grande taille. Elles consistent à exprimer la dispersion des objets dans un espace à plusieurs dimensions comportant autant d'axes qu'il y a de descripteurs. Le but de l'analyse est de réduire la dimension de cet espace, de façon à en permettre la représentation et l'interprétation. Ces espaces réduits sont obtenus par projection, en conservant le maximum des dispersions présentes dans le tableau original. Les outils disponibles sont de plus en plus nombreux et de plus en plus sophistiqués.

La méthode de base utilisée au cours de ce travail est l'analyse factorielle des correspondances. Elle a été popularisée en France par l'école de phytosociologie (Guinochet, 1973) et très tôt utilisée en Hydrobiologie (Lévêque & Gaborit, 1972). Elle est particulièrement bien adaptée aux relevés floristiques ou faunistiques, c'est-à-dire à des matrices stations X taxons. Elle peut s'appliquer aux tableaux de comptage, mais nous l'utiliserons dans le cas particulier des tableaux de présence/absence. L'un des avantages de

ce codage est de faire jouer un rôle symétrique aux objets et aux descripteurs et donc de faciliter la superposition des projections des objets (taxons) ou des descripteurs (stations).

L'analyse fournit une liste de valeurs propres et, pour chacune, les coordonnées (ou scores) des stations et des taxons. Ces coordonnées permettent des représentations graphiques qui rendent l'analyse particulièrement lisible. Deux séries de coefficients apportent une information supplémentaire par rapport aux coordonnées factorielles. (1) Les contributions absolues qui expriment la part prise par une variable dans l'inertie expliquée par un axe. (2) Les contributions relatives (parfois appelées cosinus carrés) qui expriment la part prise par un axe dans la dispersion d'une variable.

Dans le cadre de cette étude, les valeurs propres sont généralement faibles, mais les structures nettes. La faiblesse des valeurs propres provient de la forte variabilité de la technique d'échantillonnage. Nous n'étudions pas des relevés ni des prélèvements, mais bien des captures avec tous les aléas que cela implique. La plupart de nos stations ne sont connues que par un piège lumineux, ce qui n'est pas particulièrement intensif, mais une conséquence directe du choix d'une couverture géographique maximale. Nous ne pouvons pas exclure la possibilité d'erreurs au cours de l'étape zoologique. Ce processus consiste à répartir les spécimens récoltés en un certain nombre de taxons. Dans notre cas particulier, les taxons ont été décrits au cours de l'étude, ce qui suppose (1) une attention plus forte, difficile à maintenir dans une équipe pendant plusieurs années, (2) des retours fréquents sur du matériel déjà identifié (et donc un problème d'étiquetage permanent). Nous espérons ce second aléa faible, en particulier grâce à la gestion par la base de données informatisée gérant à la fois le terrain et les collections (y compris l'édition des étiquettes). Mais l'aléa dû à l'échantillonnage demeure et est responsable d'une grande partie de l'inertie des tableaux. En revanche les axes principaux se distinguent nettement des suivants, permettant la mise en évidence des grands traits de la répartition des taxons.

Ces analyses mettent souvent en évidence des sous-ensembles d'espèces, qui sont, statistiquement plus souvent capturés ensemble et caractérisent donc des sous-ensembles de station. Nous avons utilisé le terme « ensemble », préférant réserver le terme « groupe » aux ensembles définis sur des critères phylogéniques (*sensu* Schmid, 1987); le terme association évoque quant à lui beaucoup trop la méthode phytosociologique pour ne pas créer de confusion.

L'interprétation des principaux axes a été réalisée à l'aide de quelques descripteurs fondamentaux déjà évoqués : l'altitude, la distance de la source, le paysage végétal. Pour chaque descripteur, les stations ont été réparties en cinq à sept classes. Il n'a pas été

possible d'utiliser les mêmes partitions pour toutes les analyses du fait de la variété des conditions rencontrées. Dans chaque situation, nous avons calculé les inerties interclasses et intraclasses. Ceci nous permet, (1) de connaître le pourcentage de l'inertie du tableau correspondant à la répartition en classes, (2) de tester chaque descripteur examiné au moyen de simulations.

L'analyse factorielle des correspondances est une méthode descriptive. Elle extrait la structure d'un tableau de données. Il n'y a, au cours de cette opération, rien à tester. En revanche, dès que nous introduisons une partition en classes des taxons ou des stations pour interpréter un axe, nous pouvons nous poser la question de la validité de cette opération. Une des options du logiciel ADE-4 (Chessel et al., 1997), élaborée d'après Manly (1991), permet cette opération. Elle crée, au hasard, des partitions respectant le nombre de classes et les effectifs par classe de la partition à tester. Elle calcule ensuite l'inertie interclasse et la compare à l'inertie observée. Mille simulations ont été réalisées pour chaque descripteur examiné.

#### **5.4. L'analyse factorielle des correspondances sur variables instrumentales**

L'analyse factorielle des correspondances sur variables instrumentales (Lebreton et al., 1988a et b) est une analyse simultanée de deux tableaux concernant les mêmes relevés. Dans le cadre de ce travail, le tableau faunistique (stations X taxons) et un tableau de descripteurs écologiques (stations X descripteurs). Le but est d'expliquer la structure du premier tableau par le second. Le tableau faunistique est analysé à l'aide d'une analyse factorielle des correspondances et le tableau des descripteurs par une analyse des correspondances multiples (variante de l'analyse en composantes principales adaptée aux données qualitatives). L'analyse sur variables instrumentales contraint les axes d'ordination à être des combinaisons linéaires des variables du tableau des descripteurs. Elle projette les taxons dans l'espace engendré par l'analyse du tableau des descripteurs (Chessel et al., 1987). Nous pouvons ensuite comparer cette projection à celle observée lors de l'analyse du tableau faunistique et tester ainsi la valeur prédictive du tableau des descripteurs.

Une autre possibilité offerte par l'analyse sur variable instrumentale est le calcul de l'inertie du tableau des occurrences correspondant au tableau des descripteurs, ce qui permet ensuite de comparer ce tableau à des simulations aléatoires et d'obtenir une validation statistique de nos hypothèses de travail. La démarche est identique à celle qui est utilisée pour l'étude de chaque descripteur considéré individuellement, l'élément est que l'on teste

une combinaison de plusieurs descripteurs. Cette combinaison n'est en rien la somme des effets de chacun de ses éléments. Car, étant donné notre objet d'étude, aucun descripteur n'est indépendant des autres, il y aura toujours un lien entre les faibles distances des sources et des altitudes plus élevées. Il en est de même pour la végétation, en Afrique occidentale la forêt sempervirente est située près de la côte, là où la pluviométrie est maximale, sur le versant oriental malgache, elle est située en altitude, là où son défrichement offre le moins de possibilités agricoles.

Dans le cadre de cette étude, où nous utilisons peu de variables, dont l'effet est mis en évidence au préalable de manière analytique, nous recherchons surtout une image synthétique de la répartition de la diversité biologique à l'aide d'un nombre réduit d'indicateurs simples. L'existence d'un processus de validation est un élément précieux et c'est surtout dans ce but que la méthode est utilisée.

# **Chapitre 4**

## **Afrique occidentale**

---



## 1. Les premières recherches sur le bassin du Bandama.

Dans le cadre du Programme de Lutte contre l'Onchocercose, des données permettant une étude générale à l'échelle du bassin du Bandama ont été disponibles vers le milieu des années quatre vingt. Ces travaux taxinomiques et biogéographiques concernent les Simulies du groupe vecteur (Vajime & Quillévé, 1978 ; Quillévé 1979), les Trichoptères Hydropsychidae (Statzner, 1984 ; Statzner et Gibon, 1984) et les Trichoptères Philopotamidae (Gibon, 1985). Ces différents résultats ont permis une première synthèse et la réalisation d'une zonation longitudinale de ces quelques groupes d'insectes lotiques (Gibon & Statzner, 1985).

Les résultats sont atypiques, car nous n'observons pas le schéma classique d'Illies et Botosaneanu. La figure 4-1 schématise la situation observée, son caractère exceptionnel a été souligné, notamment par Wasson (1989) dans sa revue critique des approches typologiques. Cette originalité est fondée sur plusieurs phénomènes distincts :

- un ensemble relativement homogène (certaines espèces sont réparties sur tout le bassin)
- l'absence de transition nette,
- un enrichissement graduel mais marqué, vers l'aval.

A cette époque, l'explication d'une telle situation était principalement de nature géomorphologique. L'ensemble du bassin étudié est situé à une altitude de moins de cinq cent mètres, le gradient d'altitude est faible et les pentes ne sont donc jamais très importantes. Par ailleurs les cours d'eau sont constitués d'une alternance de zones calmes et de rapides, chaque rapide créant des conditions de " torrent ", des conditions rhithriques, pourrait-on écrire, si l'on ne tenait pas compte du critère température. Ces facteurs expliquent le premier phénomène, ils permettent également de comprendre l'opinion souvent émise selon laquelle les fleuves et rivières tropicales ne seraient, en dessous d'une limite variant de 1.500 à 2.000 m, qu'un vaste potamon indifférencié.

Notre explication de l'augmentation du nombre d'espèces vers l'aval était plutôt de nature hydrologique. La pluviométrie présente un gradient Nord/Sud sur le bassin du Bandama, c'est à dire un gradient amont/aval; les cours supérieurs, en particulier ceux du Nzi et du Bandama Blanc, sont en dessous de 1.200 mm annuels avec une longue saison sèche et souvent un arrêt de l'écoulement. Le cours principal, au Sud de Tiassalé est à plus de 1.500 mm annuels sans réelle saison sèche. Il s'agit du schéma classique ouest-africain, auquel se superpose un gradient Est/Ouest, plus faible, mais très marqué au niveau du bassin du Bandama : le Nzi est situé dans les conditions

très sèches des savanes soudanaises alors que la Marahoué reste presque tout au long de son cours dans les conditions des savanes guinéennes (L'hôte & Mahé, 1996).

Il y a donc, depuis les cours supérieurs jusqu'à la zone des lagunes un gradient hydrologique. Les plus petits affluents septentrionaux sont intermittents, ils ne coulent que pendant quelques jours après de fortes précipitations. Plus on descend vers le sud et plus la taille de la rivière augmente, plus la période d'écoulement s'allonge et les cours deviennent permanents. C'est à ce facteur que nous avons imputé, dans un premier temps, l'augmentation de la richesse spécifique vers la partie méridionale du bassin.

## 2. Le passage à l'échelle régionale

### 2.1. La corrélation entre les répartitions et la végétation du bassin

Cette corrélation est le résultat fondamental des études sur la répartition des espèces du complexe *S. damnosum*. Elle est particulièrement bien illustrée par les cartes 4-2 et 4-3, qui sont extraites de Quillévéré (1979). Alors qu'en Europe, on parle d'espèces rhithriques ou potamiques avec, entre le Rhin et le Danube, où le modèle a été établi, un niveau de précision remarquable (espèces hyporhithriques ou épipotamiques), toute la littérature sur la transmission de l'onchocercose parle d'espèces forestières ou d'espèces de savane. Schématiquement, six espèces sont présentes en Côte d'Ivoire. *S. sirbanum* est l'espèce typique des savanes, elle peuple majoritairement les zones soudanaises et guinéennes, l'autre espèce de savane *S. damnosum sensu stricto* est moins abondante dans les secteurs secs, mais colonise de préférence les savanes humides, les zones de transition et les secteurs préforestiers. En forêt *S. sirbanum* marque une nette préférence pour les forêts mésophiles et les zones dégradées, *S. sanctipauli* pour les grandes forêts ombrophiles. *S. yahense* est caractéristique des rivières forestières d'altitude de l'Ouest ivoirien, *S. squamosum* est également cantonnée aux petites rivières, elle est moins forestière que *S. yahense*, et s'installe parfois en savane, en particulier pendant la saison des pluies. La répartition des espèces sur le bassin de la Comoé est remarquablement démonstrative. C'est le fleuve le plus long de la Côte d'Ivoire. Il prend sa source vers Banfora, au Burkina Faso, et sa direction est sud-est. Dans le Nord de la Côte d'Ivoire, la direction devient Nord Sud et il se jette dans le golfe de Guinée, après un cours de 1.160 km avec une pente moyenne généralement faible (0,25 m par km). Sur ce bassin, les isohyètes annuelles sont grossièrement parallèles à la côte. On y observe, du Nord au Sud, une succession très nette : *S. sirbanum* - *S. damnosum s.s.*, puis *S. damnosum*, puis



*S. damnosum* - *S. soubrense*, puis *S. soubrense* - *S. sanctipauli* et enfin *S. sanctipauli*. Cette succession correspond pas à pas à celle des grandes zones de végétation.

Situé à l'Ouest de la Comoé, le Bandama est le plus important bassin hydrographique de Côte d'Ivoire, il est constitué de trois affluents principaux le Nzi, le Bandama blanc et la Marahoué (ou Bandama rouge). Sa direction générale est Nord Sud mais, la situation des zones de végétation est différente. En effet, les isohyètes marquent, dans le sud du bassin un infléchissement net, créant la zone de savane appelée " V baoulé ". La zone forestière est donc réduite sur le bassin du Bandama. La majeure partie du bassin est peuplée par *S. sirbanum* et *S. damnosum* (avec, ici ou là, une présence épisodique de *S. soubrense* pendant la saison des pluies). Dans la zone forestière, au sud de Taabo, *S. sirbanum* disparaît, et l'on rencontre surtout *S. soubrense* et *S. sanctipauli*.

Le même schéma apparaît lorsque l'on établit les cartes de distribution des Hydropsychidae. La carte 4-4 est une synthèse de la distribution des Oestropsinae (Trichoptera, Hydropsychidae). Elle est établie à partir de 112 points d'échantillonnage des larves et concerne tous les Hydropsychidae; elle est extraite de Statzner et Gibon (1984) mais intègre les données concernant les Hydropsychinae publiés par Statzner (1984), et d'autres acquises entre-temps au Laboratoire d'Hydrobiologie de Bouaké. La synthèse a été réalisée en délimitant six grandes régions biogéographiques, savane sèche, forêt de plaine, zone de transition forêt-savane, savane humide, région montagneuse et zone de piémont. La plupart des espèces dont la répartition est établie sont cantonnées à une ou plusieurs de ces zones. *Cheumatopsyche sexfasciata* et *Cheumatopsyche pfundsteini* sont localisés aux grandes forêts ombrophiles. *C. sexfasciata* peuple la zone forestière mais aussi les zones de transition forêt-savane où il coexiste avec *Cheumatopsyche gibbsi* et *Cheumatopsyche akana* qui sont, eux caractéristiques de cette transition. La savane est peuplée de trois formes ubiquistes, *Cheumatopsyche copiosa*, *Cheumatopsyche digitata* et *Cheumatopsyche falcifera*, toutes trois sont présentes en zone de transition et les deux dernières pénètrent largement la zone forestière. Aucune de ces espèces n'offre de limite de distribution qui puisse être définie en terme de position sur le réseau hydrographique. Cela n'est plus vrai pour les espèces de la zone montagneuse, qui se rencontrent parfois sur les petites rivières forestières, c'est le cas de *Leptonema latipenne* et de *Macrostemum pulcherrimum*.

L'étude des Philopotamidae a commencé plus tardivement et les données sont moins nombreuses, mais la corrélation des limites de répartition avec la limite de la forêt est flagrante. La carte 4-5 figure les points de capture des *Chimarra* (Trichoptera,

Philopotamidae) par piégeages lumineux, elle est extraite de Gibon (1985). On y observe une nette opposition entre la zone de forêt et la zone des savanes. Comme dans le cas du genre *Cheumatopsyche*, aucune limite de répartition ne peut-être située sur le réseau hydrographique, sauf pour les espèces cantonnées à la région montagneuse et à propos desquelles l'information est relativement faible.

En conclusion de ces recherches menées en Côte d'Ivoire, il apparaît que, comme celle des Simulies du groupe vecteur de l'onchocercose, la distribution des Trichoptères appartenant aux Hydropsychidae et aux Philopotamidae est étroitement liée soit à l'altitude, soit au biome. En revanche, elle fait peu intervenir la position sur le réseau hydrographique, ce qui explique l'originalité de la zonation biologique longitudinale du Bandama, par rapport aux résultats classiquement observés dans les zones tempérées.

## **2.2. La mise en évidence d'une zone faunistique originale dans les savanes du Burkina Faso**

Alors que les recherches menées en Côte d'Ivoire indiquaient une remarquable homogénéité des cours d'eau situés dans la zone des savanes, des études menées dans le Sud-ouest du Burkina Faso, sur les hauts cours du Mouhoun, du Kou (bassin de la Volta) et de la Léraba (bassin de la Comoé) ont mis en évidence une région faunistique originale et bien plus riche que les secteurs environnants (Gibon et al., 1994). Cette région est caractérisée, d'une part, par quelques espèces que l'on supposait endémiques, d'autre part, par des espèces forestières ou préforestières, voire montagnardes. Ceci a pu être interprété, par la suite, comme la mise en évidence d'une zonation classique liée à la taille des cours d'eau (Guenda, 1996 et 1997). Mais cela est peu probable. L'endémicité est une hypothèse douteuse car elle ne concerne que des Hydroptilides (*Oxyethira burkina* ou *Ugandatrichia lerabae*), qui sont des espèces de petite taille, mal connues et difficiles à identifier. Des travaux en cours indiquent que la plupart de ces espèces ont des aires beaucoup plus vastes, comme par exemple *U. lerabae*, qui est maintenant signalée au Ghana (Kjaerandsen & Andersen, 1997). Les seuls genres d'Hydroptilidae, dont on puisse discuter l'écologie ou la biogéographie sont *Catoxyethira* et *Hydroptila*.

En revanche, les répartitions des Philopotamidae et des Hydropsychidae sont mieux connues. Les espèces qui caractérisent cette zone colonisent également, dans les secteurs préforestiers, de grandes rivières et souvent les cours principaux. Les cartes de distribution de *Chimarra prodhoni* (figure 4-6) ou de *Cheumatopsyche sexfasciata* (figure 4-7) illustrent parfaitement cette situation. Ces deux espèces font partie de celles qui apparaissent sur le cours inférieur du Bandama vers Lamto et Tiassalé. Une étude

longitudinale du Bandama les fera apparaître comme potamiques. Un peu plus au Nord, sur les cours supérieurs de la Volta et de la Comoé (Léraba), on ne les rencontrera que sur les têtes de bassin, jamais à plus de quelques kilomètres des sources. Il est d'ailleurs extrêmement probable que sur la Comoé ou la Volta, ces espèces présentent une distribution longitudinale discontinue. Elles se rencontrent, d'une part, sur certains cours supérieurs situés en savane et en altitude, d'autre part, sur le cours principal, dans la zone forestière qui borde le Golfe de Guinée.

Plusieurs explications peuvent être retenues. L'altitude est relativement élevée (les sites étudiés sont situés entre 340 et 520 m, soit une centaine de mètres au dessus des cours supérieurs du Nzi et du Bandama blanc). L'écoulement est continu au cours du cycle hydrologique annuel, ce qui est rare à cette latitude (voir, par exemple, Statzner, 1984). Enfin la végétation est souvent protégée et l'impact agricole réduit, soit par l'escarpement du relief (vers Tourni et Karfiguéla, par exemple), soit par l'existence de forêts classées (forêt classée du Kou, forêt classée de Dinderesso). Ces trois facteurs créent un ensemble de conditions (températures plus faibles, variabilité hydrologique et transports sédimentaires réduits, transparence plus élevée) qui atténue le caractère « savane » de ces cours d'eau. Enfin, il faut signaler que ce phénomène a été mis en évidence chez les *Simulies* du groupe vecteur. Alors que les deux espèces caractéristiques des savanes sont *Simulium damnosum* S. S. et surtout *S. sirbanum*, Quillévére (1979) note qu'une espèce forestière, *S. squamosum*, est observée dans des « zones de savane ombragée relativement humide », dont la zone de Bobo-Dioulasso au Burkina.

### **3. Etude synthétique des données disponibles.**

Depuis, des monographies ont été publiées ou sont en cours d'achèvement, principalement à propos des Leptoceridae (cf. infra). Par ailleurs, les extensions successives du Programme de lutte contre l'onchocercose ont permis l'acquisition de données sur une vaste échelle, non seulement au Burkina Faso, mais aussi au Togo, en Guinée et au Mali. Ces données élargissent l'aire de l'étude initiale, sans introduire une trop forte diversité taxonomique. Les recherches en systématique restent toutefois le facteur limitant de cette approche biologique et typologique des rivières ouest-africaines de la zone de l'onchocercose.

#### **3.1. Les groupes taxonomiques utilisés.**

Seuls les taxons qui peuvent être identifiés, avec certitude, au niveau spécifique ont été utilisés. Ils ont généralement donné lieu à la publication de mises au point ou de révisions systématiques. La plupart d'entre elles ont été publiées, certaines sont en voie

de parution et les résultats sont disponibles. Outre les Hydropsychidae et les Philopotamidae, dont l'étude a commencé très tôt en Côte d'Ivoire, nous avons pu utiliser la plupart des Leptoceridae, ainsi qu'une partie des Hydroptilidae : les tribus des *Stactobiini* et *Hydroptilini*. Le tableau 4-1 indique la liste des espèces ainsi que les codes utilisés pour les cartes factorielles.

L'information sur les *Stactobiini* a été publiée par Gibon (1985b, 1991b et 1993); sur les *Hydroptilini* par Gibon (1987b); sur le genre *Leptocerus* par Gibon (1984, 1986b et 1992); sur le genre *Trichosetodes*, par Gibon (1986a et 1991a). Pour le genre *Triaenodes*, on trouvera quelques renseignements dans Gibon (1982), mais l'essentiel du travail de systématique est en cours de parution (Andersen & Holzenthal, sous-presse), quelques données complémentaires sur les répartitions géographiques sont en préparation. Pour le genre *Setodes*, on trouvera quelques renseignements dans Gibon (1986b), mais l'essentiel du travail de systématique est en cours de préparation. Pour les genres *Athripsodes* et *Homilia*, on trouvera une révision complète des espèces et de leurs distributions dans (Gibon 1991c). Pour le genre *Ceraclea*, une révision des espèces afrotropicales du sous-genre *Pseudoleptocerus* est en voie d'achèvement (Morse et al., in prep). Enfin, pour les Hydropsychidae, des données complémentaires concernant la Côte d'Ivoire ont été publiés (Gibon et al., 1994), pour les Philopotamidae une synthèse est en cours de parution (Gibon, sous-presse).

### 3.2. La zone géographique

Nous avons sélectionnés, parmi l'ensemble des sites étudiés pour le Programme de lutte contre l'onchocercose, 124 stations dont la faune a été échantillonnée au piège lumineux et où au moins une vingtaine d'espèces ont été identifiées.

Ces stations sont réparties sur les bassins suivants :

- Sénégal : 13 sites répartis sur les secteurs guinéen et malien du bassin.
- Niger : 23 sites répartis sur les secteurs guinéen et malien du bassin.
- Bandama : 16 sites répartis sur tout le bassin.
- Sassandra : 8 sites répartis principalement sur les affluents de la rive droite : FéréDougouba, Nzo et Ko.
- Comoé : 4 sites répartis dans le Nord du bassin, secteur burkinabe et région de Bouna dans le Nord-est ivoirien.
- Volta : 12 sites répartis sur le secteur burkinabe du bassin et 2 dans la région occidentale du Togo.
- Mono : 8 sites répartis sur tout le bassin.
- Cavally : 10 sites répartis sur tout le bassin.
- Agneby (petit bassin côtier à l'ouest d'Abidjan) : 1 site.

- Niouniourou (petit bassin côtier, situé entre le Bandama et le Sassandra) : 1 site.
- Sio (petit bassin côtier, situé à l'Ouest du Mono) : 1 site.
- Rio Corubal (bassin côtier guinéen) : 2 sites.
- Konkouré (bassin côtier guinéen) : 6 sites répartis principalement sur le massif du Fouta-Djalou.
- Kolente (bassin côtier guinéo-sierra léonais) : 2 sites.
- Kaba (bassin côtier guinéo-sierra léonais) : 2 sites.
- Seli (bassin côtier sierra léonais) : 2 sites.
- Kaba (bassin côtier guinéo-libérien) : 4 sites.
- Saint-Paul (bassin côtier guinéo-libérien) : 2 sites.
- Moa (bassin côtier guinéo-libérien) : 2 sites.

La figure 4-8 indique la localisation de ces stations ainsi que les grandes zones de végétation de l'Afrique occidentale.

### **3.3. Les résultats et leur expression graphique.**

Une première analyse factorielle des correspondances a été réalisée sur l'ensemble du tableau. La figure 4-9 indique la projection des espèces dans le plan défini par les axes 1 et 2, ainsi que le graphe des valeurs propres.

L'interprétation des deux premiers axes a été réalisée en effectuant quatre partitions des stations selon les descripteurs suivants : l'altitude, la distance à la source, la pluviométrie et la végétation. Les différentes classes et leurs limites sont indiquées par le tableau 4-2.

La figure 4-10 indique les projections des stations dans le plan défini par les axes 1 et 2, elles sont groupées en classe selon les quatre descripteurs, chaque station étant connectée au centre de gravité de la classe à laquelle elle appartient.

La validité des corrélations observées a été testée en effectuant, pour chacun des quatre descripteurs, mille permutations aléatoires des stations et en comparant les inerties interclasses à celle observée à partir des données du terrain. La figure 4-11 indique les résultats du test pour l'altitude et la distance de la source. La figure 4-12 indique les résultats du test pour la pluviométrie et la végétation.

En n'utilisant que trois des descripteurs (altitude, distance de la source et végétation), nous avons réalisé une analyse sur variables instrumentales, qui nous fournit une validation supplémentaire, non plus de la corrélation avec chaque descripteur isolé, mais avec le groupe des trois qui ont été sélectionnés. Cette analyse peut également être testée au moyen de permutations aléatoires. La figure 4-13 indique les résultats du test. La figure 4-14 superpose, dans le plan formé par les deux premiers axes, les projections des espèces obtenues par l'analyse sur variables instrumentales et

les projections observées par l'étude du tableau des occurrences; ces superpositions sont classées en cinq graphes : *Chimarra*, *Cheumatopsyche*, *Macrostemum*, autres Oestropsinae, *Hydroptila* et *Catoxyethira*. La figure 4-15 présente la même opération pour les *Athripsodes*, *Trianodes*, *Leptocerus*, *Ceraclea* et *Setodini*.

Pour vérifier que la structure observée est bien une structure écologique globale et non un effet de la sélection des taxons, nous avons réalisé trois sous-analyses.

1. Hydropsychinae. La figure 4-16 indique les projections des espèces dans le plan défini par les axes 1 et 2, ainsi que le graphe des valeurs propres.
2. Oestropsinae. La figure 4-17 indique les projections des espèces dans le plan défini par les axes 1 et 2, ainsi que le graphe des valeurs propres.
3. Philopotamidae. La figure 4-18 indique les projections des espèces dans le plan défini par les axes 1 et 2, ainsi que le graphe des valeurs propres.

Il y a trop d'espèces rares chez les Leptoceridae pour en permettre l'analyse. Par ailleurs, la famille est, sur un plan fonctionnel, très hétérogène ; il faudrait faire l'analyse au niveau des tribus. Pour constater que la structure observée permet une bonne discrimination des espèces à l'intérieur de chaque genre, nous avons projeté, dans le plan 1X2 de l'analyse globale, les occurrences de chaque espèce (pour des raisons de lisibilité, seule la première moitié du lien a été figurée). La figure 4-20 indique, dans le plan défini par les axes 1 et 2, les projections des occurrences pour les *Leptocerus*, *Hemileptocerus*, *Adicella*, *Ceraclea*, *Homilia* et *Athripsodes*. La figure 4-21 présente la même opération pour les *Leptocerina*, *Trianodes*, *Parasetodes* et *Setodes*.

Enfin, la figure 4-22 schématise l'évolution longitudinale des principaux bassins, depuis les hauts cours jusqu'aux stations les plus proches de l'estuaire.

### 3.4. Analyse globale.

Les valeurs propres des deux premiers axes sont nettement supérieures aux suivantes, mais, en valeur absolue, elles sont plutôt faibles, puisque ces deux axes correspondent à 12 % de l'inertie du tableau. Cette faiblesse est due au côté aléatoire de la méthode utilisée, qui est une capture et non un relevé. Le piège lumineux est un piège attractif, mais une partie des espèces présentes sur chaque site ne sont pas capturées, en particulier sur les petites rivières ou en altitude. Une autre source de variabilité, difficile à éviter, est d'origine géographique. Certaines espèces présentent des limites de distributions qui sont d'origine historique et ne correspondent pas à des critères écologiques, c'est le cas de *Chimarra callasae* qui est une espèce sahélienne occidentale, alors que les distributions de *C. sassandrae* et de *C. minima*, qui lui sont généralement associées, s'étendent au moins jusqu'au Cameroun (Gibon, sous presse). Dans certains cas, nous observons des formes vicariantes, c'est le cas d'*Athripsodes bakoyei*, qui est

une vicariante occidentale d'*A. fissus* (Gibon, 1991c). Les zones montagneuses cumulent les handicaps, non seulement les cours d'eau y sont en moyenne plus petits et les températures plus faibles, mais ils offrent souvent un microendémisme.

Il est alors intéressant d'examiner les axes suivants. L'axe 3 (4% de l'inertie) concerne un petit groupe d'espèces rares (*Leptonema latipenne*, *Hydroptila isabellae*, *Cheumatopsyche pfundsteini*, *Triaenodes imakus* et sp. B), qui, toutes, ont une forte projection positive sur l'axe 1; l'axe 3 est une redondance partielle de l'axe 1. Les axes 4 à 7, ainsi que les 9 et 10, concernent presque exclusivement un petit ensemble d'espèces présentant de fortes valeurs positives pour les axes 1 et 2 et qui, en conséquence, sont nettement groupées dans le plan formé par ces deux axes, mais s'opposent successivement sur les axes 4 à 8. Ce phénomène représente un peu plus de 18% de l'inertie. L'axe 8 (mais également les 9 et 10, *pro parte*) concerne deux espèces rares et relativement isolées dans le plan 1 X 2 : *Catoxyethira badyi* et *Ceraclea schmidi* qui sont des endémiques probables du versant sud-ouest du Fouta-Djalon. Les axes suivants isolent généralement une ou deux espèces, ils correspondent à l'aléas du piégeage. Nous reviendrons sur ces axes lors de l'interprétation, dans un premier temps nous ne considérerons que les deux premiers qui se distinguent nettement de l'ensemble.

Dans le plan défini par les axes 1 et 2, les espèces sont schématiquement disposées dans un triangle rectangle, qui recouvre assez exactement celui des stations. Les côtés de ce triangle sont grossièrement parallèles aux bissectrices des axes, nous nommerons le grand côté : première bissectrice, le petit : deuxième bissectrice. Par ailleurs, nous n'observons pas la formation de groupes d'espèces caractéristiques, mais un continuum nettement orienté selon les bissectrices des axes. Cette disposition n'est pas sans évoquer un effet Guttman, tout en s'en distinguant nettement. Cet effet apparaît lorsqu'un seul facteur domine l'analyse, (l'axe 1 oppose les extrêmes et l'axe 2 oppose les relevés médians aux deux extrêmes, les espèces ou les stations se disposent alors selon une parabole). Il a été bien mis en évidence lors des études de zonation longitudinale sur les réseaux hydrographiques, lorsque la position sur le réseau hydrographique explique à elle seule la quasi-totalité de la variabilité du tableau. Nous observons ici un phénomène différent avec un second axe distinct du premier, même s'ils ne sont pas indépendants.

### **3.5. Interprétation des axes.**

#### **3.5.1. L'altitude.**

Sur la figure 4-10, les centres de gravité des 6 classes d'altitude sont parfaitement alignés le long de l'axe 2. En fait les trois classes supérieures (au dessus de 500 m) correspondent exactement à la première bissectrice, sur laquelle elles sont distinctes. En revanche, les trois classes inférieures (altitudes en dessous de 500 m) sont pratiquement confondues ; on note toutefois que les stations les plus basses (moins de 100 m) se distinguent sur la deuxième bissectrice. Le test est significatif (figure 4-11), l'inertie interclasse correspond à 15% de l'inertie totale. La première bissectrice correspond donc à un étagement des stations en fonction de l'altitude. La figure nous indique également qu'en dessous de 500 m, il n'y a pas d'effet altitude, ce qui avait déjà été mis en évidence lors de l'étude longitudinale du bassin du Bandama. Enfin, ceci permet d'interpréter les axes 4 à 7 et 9 à 10, qui ne concernent que les espèces situées à l'extrémité de cette bissectrice. Ces axes traduisent l'hétérogénéité des différentes zones sommitales échantillonnées

#### **3.5.2. La distance de la source.**

Sur la figure 4-10, le schéma est beaucoup moins clair que le précédent. On remarque que les centres des trois premières catégories (moins de 40 km des sources) sont étagés le long de la première bissectrice (comme l'étaient les hautes altitudes), mais qu'il y a un certain recouvrement des nuages de points avec ceux des catégories supérieures. On note également que les deux catégories supérieures sont très proches. Le test de permutations aléatoires est significatif mais l'inertie interclasse est beaucoup plus faible que pour l'altitude (elle est légèrement inférieure à 8% de l'inertie totale), ce qui traduit le fait que les différentes classes soient presque réparties sur l'ensemble du nuage. En réalité, ce graphique traduit la corrélation qui existe entre l'élévation en altitude et la diminution induite des distances des sources. La première bissectrice correspond donc à un étagement des stations en fonction de l'altitude.

#### **3.5.3. La pluviométrie.**

Sur la figure 4-10, les centres des nuages sont alignés selon la deuxième bissectrice (à l'exception d'un déplacement de la catégorie supérieure). Le test est significatif, l'inertie interclasse atteint les 10% de l'inertie totale. La deuxième bissectrice est donc corrélée à la pluviométrie.

Le décalage de la catégorie supérieure (3f : plus de 2.000 mm de pluviométrie annuelle) vers les basses altitudes est un artefact dû à la zone étudiée. La plupart de nos



stations d'altitude sont situées sur la dorsale guinéenne qui s'étend du Mont Loma en Sierra-Leone au Mont Nimba sur la frontière guinéo-ivoirienne. Cette chaîne constitue la frontière entre la Guinée au Nord, la Sierra-Leone et le Libéria au Sud. Les échantillonnages ont eu lieu avant que le Programme de lutte contre l'onchocercose n'envisage, dans ces deux derniers pays, des opérations qui ont souvent été politiquement problématiques. Nos données proviennent donc du versant nord de la dorsale (en Guinée), qui est moins arrosé. Nos maxima de pluviométrie sont observés dans les plaines côtières de l'Ouest ivoirien (en particulier sur le bassin du Cavally).

Nous pouvons également expliquer le décalage de la catégorie 1a (altitudes inférieures à 100 m) sur le premier graphe vers les fortes pluviométries, par la structure de la zone d'étude. Sur la majeure partie de notre zone, par exemple au niveau de la Côte d'Ivoire, l'altitude augmente lentement et régulièrement de la côte vers une première ligne de partage des eaux située au nord du pays. Cette ligne sépare les bassins côtiers (Sassandra, Bandama, Comoé, Volta...) du bassin du Niger. Les altitudes diminuent ensuite vers le delta central du Niger mais restent supérieures à 100 m. Les stations situées à faible altitude sont, pour la plupart, situées près de la côte, c'est à dire dans la zone des plus fortes pluviométries. Ce que traduit fidèlement l'analyse en superposant la catégorie 1a du graphe altitude aux catégories 3d et 3e (pluviométrie annuelle supérieure à 1.500 mm) du graphe pluviométrie.

#### **3.5.4. La végétation.**

Les classes constituées en fonction de la végétation suivent assez fidèlement la deuxième bissectrice. C'est à dire que le gradient pluviométrique coïncide avec le passage des grandes forêts ombrophiles aux steppes pré-désertiques, ce qui est un résultat attendu. La catégorie savane d'altitude (4d) a été créée pour des prairies denses dont la végétation graminéenne couvre le sol, ce qui n'est pas le cas des savanes de basse altitude.

A ce niveau d'analyse, il n'est pas toujours aisé de déterminer si nous observons des corrélations ou si nous mettons en évidence les facteurs déterminants des distributions. En d'autres termes, la répartition des Trichoptères dépend-elle de la végétation, de la pluviométrie, de l'association des deux, voire d'un hypothétique troisième facteur qui leur soit lié ?

Un premier élément de réponse est fourni par l'inertie interclasse, qui atteint, pour les zones de végétation, 14% de l'inertie totale, ce qui est nettement supérieur à ce qui est observé pour la pluviométrie. D'autres éléments sont fournis par les études

antérieures menées en Côte d'Ivoire qui ont montré que la transition forestière coïncidait toujours avec une frontière faunistique.

### 3.5.5. L'analyse sur variable instrumentale

Cette analyse permet une bonne confirmation de l'analyse des axes. Nous n'avons utilisé que trois descripteurs (l'altitude, la distance de la source et la végétation). Ils correspondent à 24% de l'inertie du tableau des occurrences et le test (figure 4-13) est significatif. Les comparaisons des cartes factorielles montrent, pour les deux premiers axes, une remarquable similitude (figure 4-14). C'est le cas des Hydropsychinae pour lesquels nous observons quelques divergences en altitude. La situation est analogue dans le genre *Chimarra*, où les divergences concernent les espèces d'altitude ou des formes rares (*C. sylvestris*).

### 3.6. La question des taxons supérieurs.

Il s'agit d'une double interrogation. La première est de nature méthodologique, elle est celle de la sélection des taxons étudiés et de l'effet possible de la sélection elle-même sur la structure observée. Nous avons analysé la répartition d'espèces appartenant à quatre familles, deux d'entre elles sont complètement étudiées, les deux autres ne le sont que partiellement. Il nous faut vérifier que la structure observée ne soit pas imposée par une ou deux familles aux autres. Il est en effet possible que la répartition des espèces appartenant à une famille présente une structure très forte qui masque celle d'une autre dont la répartition des espèces obéirait à une logique complètement indépendante mais peu apparente dans l'analyse globale, en raison, par exemple, d'une moindre fréquence de capture. Il nous faut également vérifier que la structure observée ne soit pas créée par une opposition forte entre deux des taxons choisis. Dans le type d'analyse que nous utilisons, le choix d'une famille caractéristique des savanes et d'une famille caractéristique des forêts crée une opposition forte mais liée à la sélection des taxons étudiés. Ces deux biais méthodologiques possibles sont dus au fait que nous travaillons sur une sélection de captures et non sur des relevés. Il faut cependant remarquer que de nombreux travaux fondés sur des relevés (à l'échantillonneur de Surber ou à la benne) subissent ensuite un traitement taxinomique différentiel (Ephéméroptères et Trichoptères identifiés au niveau spécifique, Chironomidae et Oligochètes indifférenciés) qui réintroduit la possibilité de biais et de généralisations douteuses.

La deuxième interrogation est de nature plus théorique, mais elle est très liée à la précédente. Notre objectif est une analyse de biodiversité *sensu stricto*. Nous recherchons comment des espèces se répartissent dans un espace écologique et

géographique. Il n'est pas certain qu'il y ait un avantage à inclure dans la même analyse des taxons biologiquement distincts et probablement indépendants, c'est à dire ne présentant aucune interaction (compétition, prédation ou autre). Ceci est le cas des *Chimarra* et des *Setodes*, les premiers sont rhéophiles et se nourrissent par filtration de fines particules en suspension, les seconds colonisent les fonds meubles où ils ramassent les dépôts organiques. Cet avantage n'existe que si les structures des répartitions spécifiques sont voisines.

Pour répondre à ces interrogations, nous avons réalisé cinq études restreintes, en créant à partir du tableau faunistique original cinq sous-tableaux, sur une base taxinomique :

- Hydropsychinae (*Cheumatopsyche* et *Hydropsyche*),
- Oestropsinae (*Amphipsyche*, *Polymorphanisus*, *Macrostemum*, *Protomacronema* et *Leptonema*),
- Philopotamidae (*Chimarra*),
- *Hydroptila* et *Catoxyethira* (Hydroptilidae),
- *Leptocerus*, *Hemileptocerus*, *Setodes*, *Trichosetodes*, *Parasetodes*, *Adicella*, *Triaenodes*, *Leptocerina*, *Athripsodes*, *Homilia* et *Ceraclea* (les Leptoceridae, à l'exception des *Oecetini*).

Les trois premiers tableaux ont été étudiés à l'aide d'une analyse factorielle des correspondances. Les quatrième et cinquième, qui concernent les Hydroptilidae et les Leptoceridae, sont plus complexes. D'une part sur un plan pratique, ils comportent beaucoup d'espèces rares, d'autre part sur un plan théorique, ils incluent des diversités biologique et fonctionnelle fortes. Nous avons donc, pour chaque genre, représenté, dans le plan formé par les deux premiers axes de l'analyse globale, la totalité des occurrences des espèces. Dans la mesure où les axes sont bien caractérisés, il s'agit d'une cartographie écologique des espèces.

### 3.6.1. Analyse des Hydropsychinae.

L'analyse du tableau réduit offre un résultat assez remarquable, à savoir, qu'à une rotation de l'ensemble près, nous observons exactement la même disposition des espèces que dans l'analyse globale. La figure 4-16 indique la projection des espèces dans le plan formé par les axes 1 et 2, ainsi que le graphe des valeurs propres. L'axe 1 correspond bien au gradient altitudinal (et non plus la première bissectrice) et l'axe 2 au gradient forêt-savane (et non plus la deuxième bissectrice). Les inerties des axes sont plus élevées ; ainsi l'axe 1 représente 15% de l'inertie totale et l'axe 2 : 13%, ce qui est un résultat attendu dans la mesure où nous avons éliminé toute l'inertie due à la

juxtaposition de familles différentes. L'interprétation est aisément réalisée car l'écologie et la répartition de toutes ces espèces sont déjà publiées (Statzner, 1984 ; Gibon et al., 1994). L'axe 1 met en évidence le groupe des espèces d'altitude, à l'intérieur duquel l'axe 2 permet de distinguer *Cheumatopsyche lestoni*, *C. aterrима* et *C. afra*, caractéristiques du versant nord de la dorsale guinéenne et du Fouta Djallon dont la végétation est plus ouverte. *C. tournii* est caractéristique du versant sud plus humide et plus forestier, quant à *C. sexfasciata*, il est très fréquent et son amplitude de distribution est très large bien que nettement centrée sur la zone forestière. Le long de l'axe 2, nous observons la succession suivante :

- *C. lesnei*, l'espèce sahélienne,
- le groupe caractéristique des savanes soudaniennes et guinéennes, trois espèces capturées la plupart du temps ensemble : *C. copiosa*, *C. falcifera* et *C. digitata*,
- une espèce caractéristique de la zone de transition forêt-savane : *C. sexfasciata* et *C. gibbsi*,
- deux espèces colonisant à la fois la zone de transition et les cours d'eau forestiers : *C. akana*,
- deux espèces forestières *C. albomaculata* et *C. pfundsteini*.

Cette succession décrit bien l'évolution des milieux naturels de l'Afrique occidentale depuis le Nord-du-Sahel jusqu'aux forêts ombrophiles du Golfe de Guinée. Elle est incontestablement climatique et concerne des espèces très proches sur un plan phylogénétique. Ainsi au Ghana, sur la base de critères morphologiques concernant les adultes, Gibbs (1973) a hésité puis renoncé à décrire *C. gibbsi* et *C. akana* en tant qu'espèces. Ce travail a été réalisé, en Côte d'Ivoire par Statzner (1984) qui travaillait également sur des caractères larvaires. Les résultats écologiques présentés ici confirment bien le statut spécifique de ces formes.

En conclusion, une analyse restreinte des Hydropsychinae nous fournit une structure identique à celle observée, pour cette sous-famille, dans l'analyse globale.

### 3.6.2. Analyse des Oestropsinae

L'analyse restreinte des Oestropsinae nous fournit à peu de chose près la même conclusion. La figure 4-17 indique la projection des espèces dans le plan formé par les axes 1 et 2, ainsi que le graphe des valeurs propres. La première bissectrice correspond à l'altitude, la deuxième au gradient forêt-savane. Les inerties des axes sont, ici encore, plus élevées, ainsi l'axe 1 représente 14% de l'inertie totale et l'axe 2 : 12%. La position des espèces est identique à celle observée sur la carte factorielle 1X2 de l'analyse globale à deux différences près. La première concerne *Leptonema latipenne*

qui est rarement capturée sur de petits cours d'eau forestiers de plaine (Statzner & Gibon, 1984). Cette écologie est parfaitement décrite par la position de l'espèce sur la carte factorielle de l'analyse globale, alors que dans l'analyse restreinte où sa contribution relative aux axes 1 et 2 est très faible, elle constituera pratiquement à elle seule l'axe 3. La deuxième concerne *Macrostemum pulcherrimum* et *M. capense*, ces espèces sont écologiquement assez voisines ce que traduit l'analyse restreinte en les faisant coïncider sur la carte factorielle 1X2 ; elles se distinguent néanmoins (Statzner & Gibon, 1984) : d'une part, *M. capense* ne se rencontre qu'en altitude alors que *M. pulcherrimum* présente une distribution altitudinale plus large incluant les plaines, d'autre part, *M. capense* a une préférence pour les zones plus sèches (Fouta Djallon) ; ces deux éléments sont parfaitement observables sur la carte factorielle de l'analyse globale.

Comme chez les Hydropsychinae, ces analyses écologiques confirment des choix taxonomiques récents. *M. pulcherrimum* et *M. inscriptum* ont été décrits en 1852 par Walker comme des sous-espèces de *M. capense*, à cause de modifications de la coloration des ailes, ils n'ont été considérés comme des espèces qu'en 1984 (Statzner & Gibon), à partir de caractères larvaires, d'une étude de la structure interne de l'appareil phallique, mais également de préférences écologiques et de répartitions géographiques distinctes bien que largement recouvrantes.

En conclusion, une analyse restreinte des Oestropsinae nous fournit une structure quasiment identique, un peu moins détaillée que celle observée, pour cette sous-famille, dans l'analyse globale.

### 3.6.3. Analyse des Philopotamidae.

Un groupe de trois espèces (*Chimarra togoana*, *C. nimba* et *C. lola*) est complètement séparé des autres. Ce groupe est caractéristique des savanes d'altitude qui occupent le versant nord du Mont Nimba, il a été exclu de l'analyse restreinte.

La figure 4-18 indique la projection des espèces dans le plan des axes 1 et 2, ainsi que le graphe des valeurs propres.

L'analyse réduite nous offre, à quelques remarques près, la même structure que celle de l'analyse globale. Les inerties des axes sont plus élevées, l'axe 1 représente 14% de l'inertie totale et l'axe 2 : 12%, mais on remarquera que ces deux axes se distinguent moins des suivants que dans l'analyse globale. Nous observons également une rotation du nuage, l'axe 1 traduit l'altitude et l'axe 2 le gradient forêt-savane. L'interprétation est aisément réalisée car l'écologie et la répartition de toutes ces espèces sont déjà étudiées analytiquement et publiées (Gibon 1985a, 1986b et sous-presse). L'axe 1 isole de manière nette les espèces d'altitude, ces dernières forment sur l'axe 2,

deux sous-groupes. Le premier, lié aux savanes, est constitué des espèces du Fouta Djalon et du versant nord (sec) de la dorsale guinéenne (*Chimarra philipponi*, *C. beylaensis*, *C. obala*, *C. dioni*), le second est lié au versant sud (humide) de la dorsale guinéenne (*C. bispinosa*, *C. noctigali*). L'axe 2 isole bien le groupe des six espèces de savane, en revanche, il n'est pas facile de séparer ici les trois espèces à large distribution (*C. callasae*, *C. sassandrae* et *C. minima*) des trois espèces caractéristiques des reliefs (*C. dybowskina*, *C. mandingorum* et *C. remyi*). Il y a, dans les données, une séparation totale entre la faune d'altitude des zones forestières et la faune d'altitude des savanes. En conséquence, l'analyse nous isole complètement les montagnes humides (axe 1) des montagnes sèches qui ne sont mises en évidence que par les axes 4 et 5. Dans ce cas précis nous voyons que la carte factorielle (1 X 2) de l'analyse globale est curieusement plus informative et plus précise que celle de l'analyse restreinte.

Une même remarque peut être faite à propos du groupe caractéristique de la transition forêt-savane (*C. prodhoni*, *C. toubiensis* et *C. djaloni*). L'analyse globale nous indique pour *C. djaloni* un décalage altitudinal qui apparaît peu dans l'analyse restreinte (en réalité il apparaît à l'axe 6). Enfin on observe le groupe des quatre espèces forestières (*C. occidentalis*, *C. waensis*, *C. intexta* et *C. djaloni*).

En conclusion, cette analyse restreinte des Philopotamidae ne nous apporte aucun élément supplémentaire ; de plus, si l'on se limite à la carte factorielle des deux premiers axes, l'analyse est moins fine.

#### 3.6.4. Etude des Hydroptilidae

La figure 4-19 représente les occurrences des principales espèces dans le plan formé par les axes 1 et 2 de l'analyse globale. Chaque occurrence est reliée par un trait à la projection de l'espèce (qui est le centre du nuage des occurrences), pour des raisons de lisibilité, seule la première moitié du trait a été figurée. Les deux genres présentent des situations contrastées.

Le genre *Hydroptila* offre une structure analogue à celle observée chez les *Chimarra* ou les *Cheumatopsyche*. *H. mariatheresae* est l'espèce des savanes, elle est cantonnée à basse altitude. *H. cruciata* colonise toutes les savanes ainsi que la zone de transition, elle présente une distribution altitudinale étendue. *H. brigittae* est caractéristique de la transition. Si l'on pénètre plus en forêt, on rencontre *H. judithae*, *H. jeanneae*, et enfin *H. isabellae*, caractéristique des forêts ombrophiles primaires à peu près intactes de la région du Cavally.

En revanche, la situation du genre *Catoxyethira* est différente. Il est peu présent en savane. Deux espèces seulement s'y rencontrent assez rarement (*C. veruta* et

*C. mali*), ces deux espèces sont plus fréquentes dans la zone de transition, où l'on observe une richesse spécifique très élevée, en particulier dès que l'altitude s'élève légèrement. Cette richesse est due à un groupe de cinq espèces dont les écologies diffèrent peu (*C. nzoï*, *pinheyi*, *leynarti*, *spinosa* et *hougardi*), et auxquelles nous pouvons associer *C. graboensis* et *C. taiensis* qui restent cantonnées en plaine. Enfin, un groupe de trois espèces caractérise les zones d'altitude : *C. elouardi*, *C. lelouma* et *C. disymetrica*.

### 3.6.5. Etude des Leptoceridae

Les *Leptocerini* (figure 4-20) ne sont représentés dans la région que par le genre *Leptocerus*. Deux espèces sont très communes, *L. clavatus*, qui occupe toutes les savanes ainsi que la zone de transition, et *L. sylvaticus*, qui est lui forestier présent en plaine et en montagne. Sept autres espèces sont nettement plus localisées. *L. taianae* et *L. quilleverei* sont des formes forestières de basse altitude ; *L. sechani* et *L. lauzannei* sont également forestières mais montagnardes, alors que *L. anakus* colonise les zones montagneuses moins humides. Enfin deux espèces de savane sont rares parce que localisées aux petits reliefs (Monts Mandingues, région de Bobo-Dioulasso). Toutes les cartes de répartition de ces espèces ont été publiées (Gibon, 1992).

De la même façon, les *Triaenodini* (figure 4-20) représentés dans la région par les genres *Triaenodes* et *Adicella*, présentent une bonne répartition des espèces sur l'espace écologique des axes 1 et 2 de l'analyse globale. Aux basses altitudes, nous observons, une fois de plus, une succession d'espèces depuis les steppes sahéliennes (*Triaenodes elegantula*) jusqu'aux forêts ombrophiles (*Triaenodes* sp. B Andersen & Holzenthal, en cours de description), en passant par les savanes soudanaises (*T. serrata*), les savanes guinéennes et la transition forêt-savane (*T. ghana*). Dans toutes les savanes, on rencontre également *T. darfurica*, qui colonise en outre toutes les montagnes sèches (Monts Mandingues, Falaise de Bandiagara, Plateau de Bobo-Dioulasso) ; à ce propos il est intéressant de signaler que *T. barnardi*, un des rares Trichoptères connus du massif du Hoggar (Sahara central, Vaillant, 1953), est une forme locale, maintenant très isolée, de *T. darfurica*. Enfin, le genre *Adicella* est caractéristique des zones montagneuses, ce que confirment des travaux récents menés au Ghana (Andersen et Holzenthal, sous-presse).

Les résultats concernant le genre *Setodes*, en revanche, se présentent de manière différente. Le genre lui-même est mal défini, il est polyphylétique, constitué de lignées distinctes dont certaines sont reconnues comme des genres à part entière (*Sericodes*, *Hemileptocerus*), et *Trichosetodes* lui-même est une branche très évoluée de cette nébuleuse. Une révision de l'ensemble du « groupe » a été publiée par Schmid

(1987). *Setodes*, *sensu stricto*, est quasiment absent des savanes (*S. flagellata* y est parfois capturé), ces dernières, ainsi que la transition, sont le domaine d'*Hemileptocerus gregarius* et de *Trichosetodes semibrunnea*. Curieusement, nous n'avons pas mis en évidence d'espèces strictement forestières. En revanche, la zone de transition forêt-savane est très riche : *S. baccata* est cantonnée aux basses altitudes mais un groupe de six espèces, qui étendent leurs distributions aux altitudes moyennes (*S. trifida*, *S. flagellata*, *S. njala*, *S. pallida*, *S. aethiopica* et *S. retinaculum*). Enfin, *S. milo* est une espèce montagnarde. Le genre *Setodes sensu stricto* présente une répartition semblable à celle que nous avons observée précédemment pour le genre *Catoxyethira*, en revanche la tribu des Setodini a une dispersion plus large, en particulier vers les savanes.

Enfin les Athripsodini (figure 4-21), qui constituent la tribu la plus riche, sont représentés dans la région par quatre genres : *Athripsodes*, *Ceraclea*, *Leptocerina* et *Homilia*. Le genre *Ceraclea* est surtout présent aux basses altitudes, avec une belle succession d'espèces des steppes sahéliennes (*Ceraclea corbeti*) jusqu'aux forêts ombrophiles du Golfe de Guinée (*C. squamosa*, *C. minima*), en passant par les savanes et la zone de transition (*C. hexaspinata*, *C. giudicellii*). Deux espèces montagnardes sont rarement capturées (*C. yacouba*, *C. dananensis*). Enfin, *C. schmidi* et *C. schoutedeni* sont rarement capturées dans l'Ouest de notre zone d'étude et indiquent probablement l'existence d'une région faunistique différente autour du bassin de la Gambie. *Leptocerina spinigera* et *L. ramosa* ont des positionnements écologiques assez voisins (et sont d'ailleurs souvent capturées ensemble). Elles offrent de larges distributions altitudinales sur le versant humide, alors que *L. mlangensis* colonise le versant sec. Par rapport au schéma généralement observé, la répartition des espèces appartenant au genre *Athripsodes* se caractérise par une quasi-absence en forêt primaire, mais une richesse élevée dans les collines de la zone de transition (*A. zairensis*, *A. mali*, *A. quentini*, *A. caeruleatus*).

### 3.6.6. Conclusion

La structure mise en évidence lors de l'analyse globale des données est fidèlement reproduite par la plupart des analyses restreintes. Deux genres font exception : *Setodes* et *Catoxyethira*. Mais ce caractère exceptionnel, surtout lié à l'absence d'espèces caractéristiques des savanes est très atténué si l'on considère non plus les *Setodes* mais les Setodini ; de même, il est possible que l'étude des *Oxyethira* atténue l'originalité des résultats concernant les *Catoxyethira*. Les analyses restreintes nous permettent, malgré les imperfections des définitions génériques et la pauvreté des connaissances biologiques, de cerner les relations entre espèces à l'intérieur des



groupes fonctionnels. Ces différentes lectures partielles mettent bien en évidence qu'à l'intérieur de chaque genre ou groupe de genres voisins, les espèces se répartissent dans un espace écologique caractérisé par l'altitude et le gradient forêt-savane, c'est-à-dire dans un espace climatique. On note également qu'une recherche similaire mais réalisée au niveau générique ne mettrait en évidence qu'une forte homogénéité faunistique de la zone étudiée.

### **3.7. Discussion.**

#### **3.7.1. La température**

Les eaux froides des cours supérieurs sont l'habitat d'origine des Trichoptères où sont apparus la plupart des grands types biologiques au début du Crétacé (Ross, 1967). La colonisation générale des autres habitats a eu lieu ensuite et a été permise par l'apparition d'adaptations évolutives à des conditions thermiques différentes. Ceci est vrai chez la plupart des insectes aquatiques, par exemple les Odonates (Corbet, 1962) ou les Chironomes (Brundin, 1967). Une confirmation indirecte est apportée par le fait que la faune des habitats temporaires (Wiggins et al., 1980) ou celle des sources chaudes (Mitchell, 1974) dérivent des lignées ancestrales des eaux froides.

Le rôle déterminant de la température est donc très généralement mis en évidence au cours des études écologiques concernant les insectes aquatiques. Une revue très complète des travaux existants a été publiée par Ward & Stanford (1982b), qui analysent l'effets des facteurs thermiques sur la fécondité, les diapauses, la croissance, l'émergence et le voltinisme. Ces effets se traduisent non seulement par des stratifications altitudinales nettes, mais par des successions longitudinales, en particulier celles qui considèrent le niveau spécifique (Illies & Botosaneanu, 1963 ; Berthélemy, 1966 ; Décamps, 1967 ; Kownacka & Kownacki, 1972 ; Ward & Dufford, 1979). La température est considérée comme le déterminant fondamental de la zonation des hydrosystèmes. Nous disposons maintenant, pour les Hydropsychidae, d'une série de travaux qui explorent les mécanismes physiologiques et mettent en relation les relevés de température sur le terrain, la distribution longitudinale des espèces et l'évolution de leur taux respiratoire en fonction de la température (Hildrew & Eddington, 1979 ; Bales & Badcock, 1987 ; Roux et al., 1992 ; Guinand et al., 1994).

Les résultats présentés ici, qui concernent une région mal connue, sont une confirmation de cette importance de la température, même si nous sommes encore loin d'une analyse plus fine en terme de maxima, minima ou degrés cumulés.

### 3.7.2. La physico-chimie des eaux

Avant d'aborder la question de la végétation du bassin, qui est la plus originale, il est nécessaire d'apporter quelques éléments sur la physico-chimie des eaux de la région, afin d'expliquer pourquoi nous n'avons pas recherché plus de corrélations avec certaines mesures physico-chimiques.

La physico-chimie des eaux de notre zone d'étude a été intensivement étudiée dans le cadre de la lutte antisimulidienne. En Afrique occidentale, une première étude complète est due à Grunewald (1975, 1976). Ces recherches ont été suivies et approfondies par celles de Quillévére et al. (1976, 1977). La composition ionique des eaux varie peu ou varie de manière indépendante de la distribution des espèces. Trois facteurs pourraient avoir un impact sur la répartition des espèces du groupe *damnosum* : la température, le Ph et la conductivité, mais leurs effets sont contrastés voire divergents si l'on prend en considération d'une part les forêts et les savanes, d'autre part le cycle hydrologique annuel.

Pendant la saison sèche, on observe, en forêt, une nette différence physico-chimique entre petites et grandes rivières. Les premières sont caractérisées par une température moyenne de 26°C, un Ph légèrement acide (6,6) et une conductivité de l'ordre de 30  $\mu$ mhos. Les grandes rivières sont plus chaudes (30°C), leur Ph est un peu plus élevé (7,8) et la conductivité nettement supérieure (60  $\mu$ mhos). En revanche, dans les zones de savane, toutes les eaux ont des caractéristiques voisines (température : 29°C, Ph : 7,3, conductivité : 60  $\mu$ mhos). On constate que les eaux de savane ont des caractéristiques proches de celles des grandes rivières forestières.

Pendant la saison des pluies, on observe une baisse générale des températures. Cette baisse, due à un ensoleillement moindre, est moins accusée sur les petites rivières de forêts (1,5 à 2°C), situées toute l'année à l'ombre de la canopée, qu'en savane et en grande rivière (3 à 4°C). La conductivité chute également du fait de l'augmentation considérable des débits. Cette baisse de conductivité est, ici encore, moins forte sur les petites rivières forestières, car les variations de débit y sont relativement plus faibles. La tendance générale est à une uniformisation de la conductivité des eaux pendant la saison des pluies.

Après étude d'une cinquantaine de sites en Côte d'Ivoire, Quillévére (1979) conclut que les différences de température et de conductivité, qui pourraient, pendant la saison sèche, expliquer la répartition des diverses espèces sont inopérantes pendant la saison humide. Seul, le Ph semblerait pouvoir jouer un rôle toute l'année en isolant les petites rivières forestières. Il faut donc rechercher ailleurs, ou plus exactement différemment l'origine des modifications faunistiques.

Ces conclusions sont cohérentes avec les résultats de la plupart des études de zonation longitudinale. A ce propos, le travail de Gordon & Wallace (1975) sur les Hydropsychidae de la Savannah river est particulièrement instructif. Ce bassin est peuplé par trente-cinq espèces d'Hydropsychidae, leur distribution est étudiée et décrite avec la méthode des profils écologiques mise au point par Décamps (1968) dans les Pyrénées, c'est-à-dire en utilisant l'altitude et la superficie du bassin versant. Mais, au cours de ce travail, de nombreux paramètres physico-chimiques ont été relevés (température, conductivité, turbidité, vitesse du courant, alcalinité, nitrates, nitrites, phosphates, sulfates, etc.). La plupart sont corrélés avec la superficie drainée ; la turbidité, la température, les carbonates, nitrates et nitrites augmentent tout au long du cours de la rivière, tandis que la vitesse du courant et l'oxygène dissous diminuent. Les facteurs les mieux corrélés avec les limites de répartition des espèces sont la superficie drainée et la teneur minimale en oxygène, mais leurs évolutions sont parallèles à celles de l'altitude et de la température et les auteurs concluent « It is probably the interaction of these four factors, rather than any single factor or pair of factors that most strongly influences the various specific distributions ».

### **3.7.3. La pluviométrie**

La corrélation entre la pluviométrie et la végétation que nous observons ici est un phénomène majeur en Afrique occidentale. Le déplacement annuel du front intertropical, front grossièrement parallèle à la côte du Golfe de Guinée, crée deux saisons humides dans le Sud de notre zone et une seule dans le Nord. Cet axe Nord Sud correspond à un gradient pluviométrique annuel (L'hôte & Mahé, 1996), mais également à un gradient de durée de la saison sèche. Ce dernier facteur joue un rôle au moins aussi déterminant dans l'installation et le maintien du paysage végétal que la pluviométrie elle-même. La stratification latitudinale pluviométrique (pluviométrie totale et répartition annuelle) détermine la stratification des grandes zones de végétation (White, 1986). Ainsi, une pluviométrie de 1.200 mm dans la région de Bamako ne permet que l'installation d'une savane soudanaise, parce que les pluies sont (mal) réparties sur un peu plus d'une soixantaine de jours. Cette concentration des pluies annuelles sur une courte période crée un régime hydrologique contrasté (voir l'exemple du Bakoye au chapitre II) associant deux phénomènes défavorables aux communautés aquatiques, d'une part, plusieurs mois d'arrêt de l'écoulement, d'autre part, une variation hydrologique permanente. Cette variation inclut une remise en eau brutale, consécutive à des orages violents, et une crue dévastatrice. Après l'arrêt des pluies, l'écoulement est plus régulier et la turbidité diminue mais la diminution progressive du débit entraîne alors une diminution régulière des surfaces disponibles pour la faune

benthique qui est, de ce fait, continuellement remaniée. De telles caractéristiques hydrologiques ont un effet majeur sur la faune aquatique et en particulier la nature des espèces présentes. Cependant, dans les zones de savane, il n'y pas de différence notable entre cours d'eau permanents et cours d'eau temporaires, la seule zonation que nous ayons pu mettre en évidence est liée à l'augmentation de l'altitude. Il nous faut conclure que les mécanismes qui permettent la survie sur le site (sous une forme ou une autre), ainsi que les mécanismes de recolonisation sont particulièrement efficaces.

#### **3.7.4. La végétation du bassin versant**

L'effet de la végétation du bassin est relativement peu étudié et très probablement sous-estimé. Dans la lignée des recherches concernant le River Continuum Concept, de nombreuses publications ont souligné l'effet de la végétation rivulaire. Cette dernière peut créer un ombrage, ce qui a parfois un effet sur la faune du cours d'eau (Hawkins et al., 1982) mais parfois aucun (Hughes, 1966). Elle influe également sur la nature et la quantité des apports de matières organiques végétales (Dudgeon, 1988 ; Friberg et al., 1977 ; Reed et al., 1994). Mais, ce n'est pas l'objet de ce travail. Nous avons, ici, pris en considération le paysage végétal du bassin versant, c'est-à-dire que nous avons analysé ce qui, dans les conditions particulières de l'Afrique occidentale, est très proche de ce que les auteurs nord-américains appellent l'effet biome.

Ross (1963) avait déjà noté une forte correspondance entre la répartition de certains Trichoptères et le biome. Chaque fois qu'il a été intégré à des échelles régionales, l'effet du biome s'est révélé prépondérant (Carter et al., 1996 ; Tate & Heiny, 1995). Il a été particulièrement bien analysé par Corkum (1989) qui a évalué l'importance relative de critères biogéographiques (qu'elle nomme parfois " de paysage ") et de caractères stationnels (hydrologie, substrat, etc..) dans la distribution de communautés d'invertébrés benthiques. Elle observe que, bien que les deux types de facteurs jouent un rôle important, un modèle biogéographique prédit mieux la classification des sites d'étude qu'un modèle fondé sur les caractéristiques des stations. Dans un travail ultérieur, Corkum (1992) compare des sites entre et à l'intérieur de trois grands biomes nord-américains (la forêt décidue orientale du Sud-ouest de l'Ontario, la forêt de conifères du Sud-est de la Colombie britannique et les prairies, en grande partie cultivées, du Sud de l'Alberta). Cette étude est réalisée indépendamment de la localisation des sites sur les réseaux hydrographiques. Les résultats obtenus indiquent que les principales différences observées dans la composition faunistique des communautés correspondent à l'effet biome. Ce qui est une démonstration des observations de Ross. En revanche, en ce qui concerne les densités, la situation est

beaucoup plus complexe. Des différences sont observées entre biomes, mais également en fonction de la localisation du site sur le cours d'eau, suivant les prédictions du River Continuum Concept. Toutefois, cet effet biome est ambigu, dans la mesure où il correspond plus à une végétation potentielle et intègre les grandes caractéristiques climatiques et géologiques régionales.

Les études concernant directement la végétation du bassin, et notamment l'utilisation du sol, sont moins nombreuses. Les résultats sont également moins homogènes. Ils sont parfois très nets, en particulier lorsqu'il s'agit de défrichement et de mise en culture (Brewin et al., 1995 ; Hawkins, 1988), parfois peu perceptibles lorsqu'il s'agit de comparer feuillus et résineux (Molles, 1982) ou forêt et pastoralisme (Reed et al., 1994). Pour analyser ces divergences, il est nécessaire de disposer d'hypothèses sur la nature des mécanismes à l'oeuvre. Cet effet végétation, qui est majeur en Afrique occidentale, passe par des modifications des caractéristiques physiques ou chimiques des eaux. Notre hypothèse est que le facteur écologique est l'association de charges élevées en matières sédimentaires et d'une augmentation de la variabilité hydrologique.

Ces phénomènes ont été particulièrement bien étudiés en Afrique du Sud. Au cours des trois siècles précédents, le régime de nombreuses rivières de cette région est devenu intermittent et beaucoup de sources se sont asséchées. Contrairement à une idée très répandue, cet assèchement n'est pas du tout dû à une diminution de la pluviométrie mais aux modifications de l'utilisation du sol (Kokot, 1948). Ces modifications sont :

- La diminution de la couverture végétale qui entraîne un ruissellement plus rapide et plus important ;
- Les prélèvements d'eau pour l'agriculture (eaux de surface ou souterraines) ;
- La destruction des marais et des zones humides.

La déforestation des rives met les berges à nu, ce qui entraîne une érosion directe avec transports accrus de sables, argiles etc.... Le lit se comble localement et le profil en travers s'étale. Mais le mécanisme principal est l'accélération de l'érosion des sols. Cette dernière induit une augmentation de la turbidité et des dépôts de matériaux érodés transportés ou déposés dans le lit des cours d'eau. L'intensité du décapage varie entre 200 et 2.000 tonnes/km<sup>2</sup>/an sur les hauts bassins des rivières Orange et Vaal (Edwards, 1969). Sur l'ensemble de la République Sud-africaine, le total est estimé à 300 millions de tonnes, les sédiments représentent de 0,14 à 4,25% des écoulements (Schwartz & Pullen, 1966). Dans une zone proche de l'estuaire de la rivière Tugela, la quantité annuelle de sédiments est de 12 millions de tonnes avec des variations

extrêmement importantes, deux crues peuvent représenter 50% de la charge annuelle totale (Oliff, 1960).

L'influence de ces phénomènes a été très tôt mis en évidence sur les peuplements de macrophytes (Edwards, 1969), de macroinvertébrés (Chutter, 1969) et de poissons (Crass, 1969). L'un des premiers effets de l'augmentation des charges sédimentaires est la réduction de la lumière. Dans les milieux sahéliens, la transparence, qui atteint plusieurs dizaines de centimètres à l'étiage, peut être réduite à quelques centimètres (Carmouze et al., 1972). Il se produit des dépôts qui ont des effets biologiques divers : ils peuvent arrêter la photosynthèse des macrophytes (Edwards, 1969), limiter la respiration des oeufs des Mollusques et des invertébrés et empêcher les éclosions (Harrison & Farina, 1965) ou encore empêcher l'installation de la faune saxicole sur les substrats rocheux (Harrison & Ellsworth, 1958).

Enfin, il faut signaler que cet effet de la végétation sur les espèces aquatiques est confirmé de manière indirecte, lorsqu'il s'agit des vecteurs de l'onchocercose, par l'évolution des situations épidémiologiques consécutives à la déforestation. En Afrique de l'Ouest, la répartition des espèces vectrices est étroitement liée avec la zonation latitudinale de la végétation, elle-même résultant de celle de la pluviométrie (Vajime et Quillévé, 1978). La pathogénicité diffère suivant les espèces, le risque de cécité, en particulier, est plus important dans les régions de savane que dans les régions forestières (Philippon, 1977). Dans les savanes sahéliennes, la période pendant laquelle les rivières coulent a été récemment réduite, parfois de un à deux mois, ce qui a réduit les taux de transmission annuels du parasite. Cette diminution est due à l'exploitation des forêts-galeries et a été observée avant l'impact de la sécheresse de 1972. Dans les zones forestières méridionales du Libéria, de Sierra Leone, de Côte d'Ivoire, du Ghana et du Togo, le recul progressif de la forêt s'est accompagné de la progression des vecteurs de savane *Simulium damnosum s.s.* et *Simulium sirbanum* (Garms et al., 1991, Baker et al., 1990). En Afrique orientale, la transmission d'*Onchocerca volvulus* est principalement due aux espèces du groupe *neavei*. Ces espèces sont cantonnées aux zones de forêt qui sont souvent morcelées. La déforestation a été la cause d'une diminution de la transmission par *S. woodi* (une espèce du groupe *neavei*) au Malawi, en Tanzanie, et en Ouganda (Raybould & White, 1979). Dans les Monts Thyolo (Malawi), le développement de l'agriculture aux dépens des forêts a non seulement éliminé *S. woodi* mais causé l'extension de *S. damnosum*, vecteur de savane, qui devient localement une gêne considérable pour le développement (Burnham, 1991). Ainsi des espèces voisines réagissent immédiatement aux modifications du milieu, ces changements ne sont observés que parce qu'ils entraînent

des conséquences importantes (positives ou négatives) dans le domaine de la santé publique (Walsh et al., 1993).

### 3.7.5. La position sur le réseau hydrographique

Nous avons également testé, au cours de ce travail, l'hypothèse d'un effet « bassin ». Ce dernier est significatif, mais il ne présente pas un grand intérêt, puisqu'il traduit le fait que les divers bassins, ou parties de bassin hydrographique, inclus dans l'étude sont situés dans des zones géographique différentes et, en conséquence, se positionnent différemment selon le gradient de végétation et selon le gradient d'altitude. Il n'y a pas d'effet bassin *sensu stricto* et les limites de répartition sont généralement des limites climatiques ; quelques cas isolés et douteux correspondent à des vicariances (voir le cas de *Chimarra callasae* dans Gibon, sous presse, et celui d'*Athripsodes fissa* et d'*A. bakoyei* dans Gibon, 1991c).

La position de la station sur le réseau hydrographique joue, dans cette région, un rôle marginal ; c'est un résultat atypique mais qui avait déjà été mis en évidence sur l'exemple précis du Bandama (Gibon & Statzner, 1985), qui a été confirmé ensuite par des observations répétées d'espèces à vaste répartition géographique mais également écologique. Ces espèces sont capturées aussi bien sur de tout petits ruisseaux que sur les plus grands fleuves. On en trouvera des exemples chez tous les groupes étudiés, les plus anciens et les plus significatifs sont *Cheumatopsyche falcifera*, *C. digitata* et *C. copiosa* (Statzner, 1984), ou *Chimarra minima* et *C. sassandrae* (Gibon, 1985a). Une telle situation peut paraître surprenante si l'on se réfère à l'importante bibliographie qui existe sur ce sujet ; ce côté exceptionnel a été plusieurs fois souligné (Wasson, 1989). Elle l'est moins si l'on envisage l'extrême variabilité hydrologique des régions étudiées. La plupart des stations situées en savane subissent de telles variations au cours du cycle hydrologique annuel qu'une spécialisation des espèces en fonction d'un débit ou d'un ordre fluvial particulier n'aurait aucun sens et ne procurerait aucun avantage particulier.

Il est, en revanche, très probable qu'à l'intérieur des forêts sempervirentes primaires, la grande stabilité du milieu favorise une différenciation des communautés en fonction de la taille du cours d'eau, comme cela a été noté chez les Simulies (Quillévé, 1979).

### 3.7.6. Les opérations de lutte contre l'onchocercose

Les travaux exposés ici ont été entrepris pendant la mise en place de la surveillance de l'environnement qui a accompagné le Programme de Lutte contre l'onchocercose. Ils en constituent un sous-produit théorique. Ceci pose deux questions :

1. Les premières opérations de traitement ont-elles pu modifier les résultats ?
2. Peut-on déduire de ce schéma un éventuel impact de ces traitements sur les espèces étudiées ?

En réalité, seules les captures réalisées dans le Centre et le Nord de la Côte d'Ivoire ont été réalisées après la mise en place hebdomadaire des épandages de Téméphos<sup>R</sup> (même dans ces régions, certaines ont eu lieu sur de petits affluents qui n'ont jamais été soumis aux larvicides). Pour l'essentiel, le jeu de données représente donc une situation avant traitement. Le seul bassin qui fasse exception est celui du Bandama. Il est donc intéressant d'examiner un peu plus les listes faunistiques de ce bassin dont trois genres sont significativement absents.

- Le premier est le genre *Macrostemum*, qui était fréquent et abondant sur le bassin lors des échantillonnages effectués avant le début des traitements par Statzner et quasiment disparu (un site non traité sur un tributaire du Nzi) en 1980, lors des échantillonnages effectués pendant les traitements par Gibon. On peut considérer cette situation comme un impact prouvé (Statzner et Gibon, 1985).
- Le second est le genre *Athripsodes*, *sensu lato* (*Athripsodes* et *Homilia*), que nous n'avons jamais capturé ni sur le bassin du Bandama, ni sur aucune autre station traitée (Léraba, Comoé, Sassandra). Mais, il n'y a aucune étude avant traitement, il ne s'agit que d'un impact possible.
- Le troisième est le genre *Catoxyethira*, qui n'a été capturé que trois fois sur le bassin alors qu'il est très répandu dans l'Ouest ivoirien (Gibon, 1985).

L'analyse du tableau faunistique nous permet d'apporter une présomption supplémentaire de l'impact sur les *Athripsodes*. Les tableaux de la figure 4-22 représentent, dans le plan formé par les deux premiers axes factoriels, d'une part, la projection des stations du Bandama, d'autre part, les projections des occurrences des *Athripsodes* dont l'absence sur le bassin peut-être expliquée par les épandages de larvicide. *A. fissus* et *A. thibauti* peuvent être écartés pour des raisons géographiques. Ils ne sont présents qu'à l'Est de la zone étudiée, en particulier au Togo, sur le bassin



du Mono (Gibon, 1991); bien qu'*A. thibauti* ait été capturé également sur le bassin de la Volta au Burkina Faso, aucune de ces deux espèces n'est signalée du Ghana (Kjaerandsen et Andersen, 1997). En revanche, aucune explication satisfaisante ne peut justifier l'absence des trois autres espèces sur le Bandama. Nous pourrions même, à partir de cette carte écologique, retrouver grossièrement la répartition des espèces : *A. bakoyei* en savane, c'est-à-dire sur la majeure partie du bassin, *A. niveosquamosa* dans la transition forêt-savane, c'est-à-dire au sud de Yamoussoukro, enfin *A. moselyi* plus rare mais présente sur tout le bassin.

En revanche, la rareté du genre *Catoxyethira* sur les stations du Bandama ne soulève pas de question particulière. Les trois espèces susceptibles d'être capturées en savane (*C. veruta*, *C. mali* et *C. nzoi*) sont écologiquement centrées, d'une part dans la zone de transition, d'autre part en altitude. Il est plausible que le caractère « savane » du Bandama, associé à sa faible altitude, explique en grande partie la situation observée.

Cet exemple nous permet surtout d'exposer comment cette analyse, associée aux cartes de répartition, pourrait être utilisée pour prévoir la faune de régions voisines (Sénégal, Libéria, Sierra-Leone, Ghana, Bénin, Niger).

### 3.7.7. Les zonations longitudinales.

Les conséquences pour la zonation longitudinale des cours d'eau sont fondamentales. Il s'agit d'une inversion complète de la problématique classique. Ce n'est pas le cadre physique du cours d'eau avec son évolution graduelle ou par sauts au niveau des confluences principales qui crée les conditions d'installation des différentes espèces. C'est le climat local qui crée des conditions de température et de stabilité hydrologique (au sens large, c'est-à-dire incluant la charge sédimentaire et la turbidité) qui, elles mêmes, déterminent la nature des espèces potentiellement présentes. Le déterminisme va d'un espace climatique à un espace zoologique. Nous dirions, en complétant la formule célèbre de Hynes, que la vallée gouverne, non seulement, le fleuve, mais encore une part non négligeable de la faune benthique.

L'implantation des réseaux hydrographiques est déterminée par la géomorphologie et l'histoire géologique. A ce positionnement géographique correspond un positionnement dans l'espace climatique créé par l'altitude et le paysage végétal (axes 1 et 2 de l'analyse) et donc un positionnement dans l'espace faunistique associé. Pour illustrer ce phénomène, nous avons représenté dans l'espace créé par les axes 1 et 2, la succession de l'amont vers l'aval des stations situées sur le cours principal des bassins les plus importants (figure 4-23).

Si l'on intègre le fait que la première bissectrice correspond à l'altitude et la deuxième au gradient forêt-savane, toutes les zonations observées sur la figure 4-23

peuvent être déduites de la lecture d'un atlas de la région. Quelques phénomènes curieux peuvent être commentés.

- Le Bandama et le Cavally sont deux fleuves équivalents et parallèles, situés l'un à la frontière de la Côte d'Ivoire et du Libéria, l'autre au centre de la Côte d'Ivoire ; tous deux coulent vers le Golfe de Guinée. Mais entre le Cavally et le Bandama, les isohyètes s'infléchissent vers la côte, ils remontent ensuite vers le Nord au niveau de la Comoé. Cette diminution locale de la pluviométrie donne naissance à la région dite du V baoulé, littéralement coin de savane guinéenne qui s'enfoncé entre un bloc forestier centré sur le Cavally et un autre centré sur le Ghana. Ce phénomène naturel est accentué par un développement agricole plus important dans la région du Bandama que dans celle du Cavally, en partie protégée par un statut de Parc National. Cette différence se traduit sur la figure par un décalage des cours inférieurs de ces deux fleuves. Le Bandama coule des savanes très sèches mais de basse altitude du Nord de la Côte d'Ivoire (région de Kong) vers une zone de transition forestière. Depuis le Mont Nimba, l'un des sommets régionaux, le Cavally coule toujours dans une zone forestière plus ou moins dégradée, l'infléchissement vers la transition forestière correspond à la région de Toulepleu, grand centre de production de cacao.
- Le Sassandra occupe une position géographique et climatique intermédiaire entre le Cavally et le Bandama, ce que traduit parfaitement la position de ses stations sur la carte factorielle (l'affluent individualisé est le Nzo, qui coule dans un secteur de forêt protégé entre Man et Danané).
- Le Niger apparaît sur le versant Nord de la dorsale guinéenne, puis coule vers le Nord-est jusqu'au delta central situé à la bordure du Sahara. Les cours supérieurs sont donc situés en altitude et dans une zone dont la végétation est une mosaïque de formes dégradées ou secondaires et de petites plantations, ils coulent vers les steppes présahariennes. La zonation longitudinale est donc exactement l'inverse de celle que l'on observe sur le Bandama. Ce que l'on vérifie aisément sur la figure 4-23.
- Le Mono est le fleuve principal du Togo. On observe à ce niveau un phénomène analogue au V baoulé mais bien plus important, créant une véritable séparation entre le bloc forestier d'Afrique occidentale et celui d'Afrique centrale (Nigéria). Le cours principal est donc situé entièrement en zone de savane et il est très homogène faunistiquement, à peine note-t-on un léger effet de l'altitude sur les cours supérieurs. En revanche l'Amou, un affluent qui prend sa source sur un petit massif montagneux et forestier situé à la frontière ghanéenne, présente une zonation faunistique marquée.

- Le Sénégal n'a été que partiellement échantillonné. Nous avons inventorié quelques sites des cours supérieurs situés dans le Fouta-Djalou et de nombreuses stations dans les savanes maliennes dont la faune est très homogène. Il y aurait dans le Nord de la Guinée, malheureusement très peu accessible, des transitions faunistiques intéressantes à observer.
- La Comoé est également incomplètement échantillonnée. Nous mettons en évidence une forte évolution faunistique entre les cours supérieurs sur le plateau de Bobo-Dioulasso et la zone très sèche du Nord de la Côte d'Ivoire et de Bouna. Le Sud du bassin nous est inconnu, il mériterait une petite étude. Il est situé dans des conditions semblables à celles du Bandama, avec cependant une remontée vers le Nord des isohyètes et de la limite forestière. Nous pouvons faire l'hypothèse d'une évolution parallèle à celle du Banadama avec un caractère un peu plus forestier de la faune du cours inférieur.

#### 4. Conclusion

L'une des difficultés majeures de la Biogéographie provient du fait que les résultats observés sont, dans un premier temps, des corrélations. Il est nécessaire de valider, dans un deuxième temps, l'hypothèse du déterminisme, avant de comprendre et d'étudier les mécanismes. L'étude de la zonation longitudinale des réseaux hydrographiques est un exemple remarquable de cette démarche. Il faut distinguer deux approches. L'une, fonctionnelle et quantitative, est orientée vers les conditions trophiques et hydrauliques, dont les évolutions correspondent à celles du débit et de la taille des cours d'eau le long d'un gradient source-estuaire. L'autre, zoologique et qualitative, est celle de ce travail où nous avons recherché les modifications faunistiques à l'intérieur de groupes très homogènes pour leur alimentation et leur réaction face aux facteurs hydrauliques. Les travaux antérieurs identifient, presque toujours, la position sur le réseau hydrographique le long d'un gradient source-estuaire comme le meilleur descripteur de la répartition des taxons. Mais, il y a tant de facteurs qui évoluent le long de ce gradient et la plupart sont interactifs, que la mise en évidence de déterminismes effectifs est souvent controversée ou anecdotique. D'autant que l'évolution des recherches en écologie des hydrosystèmes tend à privilégier des modèles de plus en plus compliqués mais de moins en moins prédictifs (Statzner, 1997).

La température est incontestablement un facteur essentiel, nous le vérifions une fois de plus. Mais le résultat central de cette étude est que, hormis le lien entre l'altitude et des distances de la source plus faibles, la position sur le réseau n'a aucune valeur prédictive dans la zone des savanes et dans la transition forestière. Ceci en raison de variations hydrologiques telles qu'il ne s'établit pas de relation durable entre la position

sur le réseau et les caractéristiques hydrologiques. Notre échantillonnage n'a pas inclus les forêts primaires où les éléments dont nous disposons indiquent qu'existe une structuration en fonction de la position sur le réseau.

En revanche le gradient forêt-savane est très marqué et correspond à une évolution faunistique nette incluant de nombreuses espèces plus ou moins caractéristiques de la transition. Si l'on souhaite mieux comprendre ce phénomène, il nous faut maintenant étudier les impacts des fortes charges sédimentaires et de leur dépôt.

# **Chapitre 5**

## **Madagascar**

### **Présentation générale**



## 1. Madagascar, aperçu historique

L'île de Madagascar est située dans l'Océan Indien, au Sud-est du continent africain, dont elle est séparée par le canal du Mozambique. Sa superficie est de 590.000 km<sup>2</sup>, sa plus grande longueur (Nord / Sud) est d'environ 1.600 km et sa plus grande largeur (Est / Ouest) 570 km. C'est donc une île de grande taille, où les variations d'altitude, de relief et de latitude engendrent une grande variété de climats et de formations végétales. La faune et la flore y sont donc moins soumises aux aléas climatiques et aux risques d'extinction inhérents aux milieux insulaires de plus petite taille.

### 1.1. Histoire géologique.

Madagascar n'est pas située très loin du continent africain, 300 km séparent le Cap Saint André des côtes mozambicaines. Cette position n'a pas beaucoup varié depuis 120 millions d'années. Pourtant, il s'agit, pour les naturalistes, d'un monde différent, dont l'originalité a suscité une importante littérature qui s'est souvent focalisée sur les divers modes de colonisation. Ces recherches sont loin d'être achevées. Cependant, après de nombreuses controverses, les grands traits de l'histoire géologique régionale font maintenant l'unanimité des spécialistes, grâce aux résultats récents des recherches paléomagnétiques (Rabinowitz et al., 1983).

Madagascar appartenait au Gondwana. Ce continent éclate, il est à l'origine de l'Afrique, l'Inde, les Seychelles, Madagascar, l'Antarctique, l'Australie, la Nouvelle-Zélande, la partie sud-est des îles indonésiennes, y compris la Nouvelle-Guinée et la Nouvelle-Calédonie et, de la majeure partie de l'Amérique du Sud. Madagascar commence à se détacher de la côte orientale de l'Afrique (entre le Sud de la Somalie et le Nord de la Tanzanie) pendant le Jurassique, il y a environ 150 millions d'années. Le fonctionnement des dorsales au cours du Jurassique supérieur a pu être estimé à 1,5 cm.an<sup>-1</sup> (Ségoufin, 1978). A cette époque, le bloc malgache est encore indifférencié des blocs seychellois, indien et australo-antarctique. Les fonds océaniques du bassin du Mozambique et du bassin des Somalies sont ainsi parmi les plus anciens de l'Océan Indien (Ségoufin et Patriat, 1981). Tout en s'écartant de l'Afrique, le bloc glisse vers le sud; la faille transformante est matérialisée, de nos jours, par les hauts fonds de la ride de Davie (Leclaire et al., 1989).

Il y a 110 millions d'années, soit au début du Crétacé, le mouvement vers le sud s'arrête, le canal du Mozambique est déjà constitué, il ne changera plus beaucoup. Mais, une nouvelle dorsale a commencé à fonctionner, entre les blocs indo-malgaches et australo-

antarctiques. Il faut attendre le Crétacé supérieur (il y a 83 millions d'années) pour que soit réalisée la séparation d'avec le bloc indien. Ce dernier remonte vers le Nord-ouest, il se fragmente (60 millions d'années B.P.) pour abandonner le plateau des Seychelles et rencontrera l'Eurasie à l'Eocène (50 millions d'années B.P.).

## 1.2. L'histoire récente

Si les conséquences des grandes glaciations sur les peuplements biologiques des zones tempérées ont été bien étudiées, leurs conséquences en zone tropicale ont été longtemps sous-estimées. Or, cet impact a été profond, comme le montrent, par exemple, les travaux de Maley & Livingstone (1983) en Afrique Occidentale. Une revue de ces recherches, essentiellement palynologiques, permet d'estimer la baisse des températures moyennes annuelles au cours du dernier maximum glaciaire entre 3 et 6 °C (Burney, 1996). Une telle diminution entraîne, en montagne, un déplacement altitudinal des zones de végétation compris entre 900 et 1.500 m (Rind & Peteet, 1985). À Madagascar, ce mouvement se traduit par une extension considérable de la végétation d'altitude, aujourd'hui confinée au-dessus de 2.000 m sur les principaux sommets (Tsaratanana, Ankaratra, Andringitra). Cette formation végétale buissonnante, composée principalement d'Ericaceae (*Philippia*, *Erica*), de Compositae (*Helichrysum*) et de quelques Gymnospermes (*Podocarpus*), aurait atteint la courbe des 1.000 m vers la fin du Pléistocène. Un tel mouvement est mis en évidence par les recherches palynologiques entreprises au Lac Tritrivakely (Gasse et al., 1994). Autre élément important pour le biogéographe, des études sédimentaires indiquent que ces zones froides étaient également sèches et soumises à des feux (Burney, 1987). La forêt tropicale humide est alors considérablement réduite et repoussée sur la côte orientale.

Au début de l'Holocène, le réchauffement commence et la forêt remonte le long de l'escarpement oriental (Rakotondrazafy, 1992). Vers le milieu de l'Holocène, le climat devient plus humide (Burney, 1993), une tendance qui concerne surtout l'Ouest et les Hautes-Terres centrales, car la façade orientale a toujours été épargnée par la sécheresse. Un épisode sec recommence vers 3.000 B.P. et culmine vers 1.500 B.P. Ces travaux mettent en évidence le rôle du feu comme facteur écologique, ceci bien avant les premières traces de peuplement humain. Il est probable que, pendant des centaines de milliers d'années, de vastes espaces ouverts ont été présents dans l'Ouest et le centre de Madagascar. Ils ont été colonisés par quelques espèces des savanes africaines dont les graines sont transportées par des oiseaux migrateurs (Langrand, 1990).



Les premières traces connues de peuplement humain remontent au sixième ou septième siècle (Vérin, 1990). L'hypothèse d'une arrivée plus ancienne, suivie d'une extinction éventuellement causée par une seconde vague de colonisation, a parfois été émise à la suite de recherches palynologiques (Straka, 1996). Cette arrivée marque la fin de la majeure partie de la grande faune malgache. Ces "subfossiles" comprennent des lémuriens de grande taille : les Paléopropithèques, des Ratites (*Aepyornis*), deux hippopotames et une tortue terrestre géante. Des datations au carbone 14 ont clairement mis en évidence la coïncidence de cette disparition et de l'arrivée des premiers chasseurs (Battistini, 1996). Ces événements déjà anciens et très apparents ne doivent pas occulter la principale conséquence écologique de la colonisation de l'île : la disparition des forêts. Au cours de son histoire géologique récente, Madagascar a subi plusieurs phases de déforestation d'origine climatique (Gasse & Van Campo, 1998 et 2000), la question de la continuité du peuplement forestier à l'arrivée des premiers Malgaches est très controversée : il est possible qu'une partie du Moyen-ouest ait été une zone de savanes. Quoiqu'il en soit, entre la période de colonisation par les premiers malgaches et l'époque actuelle, la couverture végétale de l'île a été profondément modifiée.

Sur les Hautes-Terres, l'agriculture sur brûlis a commencé à partir du onzième siècle. La couverture forestière, qui était presque continue, a quasiment disparu. Des lambeaux subsistent à Ambohitantely (sur le Tampoketsa d'Ankazobe), et vers Morafenobe (à la limite du domaine occidental). Alors que les densités de population y sont parmi les plus élevées de l'île, les cultures sont limitées aux rizières de bas-fonds, à quelques plaines alluviales et aux jardins fruitiers et maraîchers autour des points d'eau. Il est significatif que le mot utilisé pour désigner les collines soit le mot "tanety", dont la signification originelle, en malgache, est friche ou zone inculte. Ici ou là, un reboisement de pin ou d'*Eucalyptus* peut rendre une valorisation économique à ces terrains, dont la richesse biologique originelle n'est qu'un souvenir. La prairie à *Aristida*, économiquement inutilisable et biologiquement déprimante s'étend sur des millions d'hectares, de même que dans l'Ouest, les prairies à *Hyparrhenia* et *Heteropogon*. De nos jours, les forêts occidentales qui subsistent sont menacées par la coupe du bois de chauffe, les feux de brousse et l'extension des cultures. Mais la situation est plus préoccupante sur la côte orientale, où le système de culture traditionnel du riz pluvial sur brûlis "tavy", ne permet plus, à la suite de l'augmentation démographique, la reconstitution de la forêt originelle, ni même celle d'une forêt secondaire. La fragilité des sols forestiers mis à nu par les brûlis, l'importance de la pluviométrie et surtout l'accentuation des reliefs conjuguent leurs effets

pour créer des zones de collines couvertes de graminées, de quelques fougères et de palmiers (*Ravinala*). Sur la partie méridionale de la côte est, la forêt ombrophile a disparu de la plaine côtière et des collines. Elle subsiste sur l'escarpement en une bande qui, continue au début de ce siècle, sera bientôt réduite à quelques massifs protégés.

### 1.3. Origine de la flore et de la faune malgaches

Cette question est toujours d'actualité (Paulian, 1975). La richesse biologique que l'on se plaît à souligner ne concerne que certains groupes zoologiques ou botaniques (Milot, 1952). Par rapport aux autres régions d'origine gondwanienne, Madagascar a été sévèrement isolée (avec, il est vrai l'Antarctique), elle constitue donc un modèle d'évolution en vase clos. Cet isolement n'a pas été total et il est très variable suivant les groupes. Le continent africain a partiellement partagé cet isolement (Rage, 1995). Ainsi, chez les Trichoptères, il existe bien de part et d'autres du Sahara, deux zones faunistiques distinctes, surtout marquées par les lacunes africaines. Des groupes majeurs, à la fois par leur richesse et leur importance écologique, et originaires de l'hémisphère nord sont absents (*Rhyacophilidae*) ou marginaux (*Limnephilidae*) dans les zones africaines et malgaches.

La plupart des échanges ont eu lieu par la voie des airs ou par flottaison entre Madagascar et le continent, surtout en période de régression marine. L'existence de réelles connexions terrestres est hypothétique. Une connexion au cours du Crétacé supérieur (telle que proposée par Taquet, 1982) n'a pas d'autre justification que d'expliquer les répartitions des reptiles (Leclaire et al., 1989 ; Rage, 1996). La colonisation de Madagascar par des Trichoptères provenant d'Afrique est attestée par la découverte de *Chimarra dybowskina* et d'*Amphipsyche senegalensis* (chapitre VI), de *Catoxyethira mali* (Gibon & Ranaivoharindriaka, 1995) et surtout d'*Hydroptila cruciata* (Botosaneanu, 2000).

La question des relations avec l'Asie se pose également. Dans ce cas également, l'hypothèse d'un corridor terrestre a été émise pour expliquer des distributions d'espèces souvent voisines, peuplant Madagascar, parfois les Seychelles, l'Inde et diverses régions d'Asie du Sud-est (Steenis, 1962). Ce corridor a alors été appelé "Lémuria", il n'a jamais existé d'après ce que l'on sait maintenant de l'histoire géologique de l'océan indien (Mckenzie & Sclater, 1973). En revanche, pour de nombreux groupes zoologiques ou botaniques le passage a bien eu lieu. Pour les Trichoptères par exemple, on peut citer le genre *Potamyia* (chapitre VI) ou le genre *Setodes* (Randriamasimanana & Gibon, sous-  
presse).

D'après certains auteurs, une connexion aurait été établie entre l'Inde et la Laurasia (i.e. l'Asie) vers la fin du Crétacé, cette hypothèse est basée sur des arguments biogéographiques (Rage & Jaeger, 1995), géologiques et géophysiques (Beck et al., 1995). A cette époque, le bloc seychellois constitue une étape, voire une passerelle, entre l'Inde et Madagascar, et l'on peut envisager la possibilité de migrations "step by step", du continent asiatique vers la Grande Ile. Pour d'autres auteurs, il est plus probable que ces migrations aient eu lieu à l'Oligocène, lors de la régression marine qui suivit la rencontre du bloc indien et de l'Asie. À cette époque, certaines parties des plateaux de Chagos et des Seychelles sont encore émergées, elles ont pu constituer une voie de migration de l'Inde vers Madagascar, qui a été appelée "Lemurian stepping-stones" par Schatz (1996), puisqu'elle coïncide assez bien avec la Lémuria de Steenis. Même si la date en est encore incertaine (entre la fin du Crétacé et l'Eocène), cette hypothèse d'une route terrestre en pointillés entre l'Asie et Madagascar explique des anomalies de distribution aussi bien animales (Rage, 1996) que végétales (Schatz, 1996).

## **2. Géologie.**

Géologiquement, Madagascar est constituée d'un socle précambrien, cristallin et métamorphique, de formations sédimentaires situées le long de la côte occidentale en une zone continue d'une largeur de 30 à 200 kilomètres et d'intrusions volcaniques d'âges et de localisations variées (Brenon, 1972).

La figure 5-1 présente la géologie de l'île, elle a été élaborée par Ferry, d'après Bésairie (1946). Nous la commenterons brièvement. Au cours de cette étude de la biodiversité aquatique, les conditions géologiques ne sont pas apparues déterminantes, mais il faut souligner que nous avons surtout travaillé sur le socle et sur des dépôts sédimentaires récents. Les zones calcaires ont été relativement peu échantillonnées du fait de leur localisation dans la partie méridionale de l'île, elles mériteraient un travail complémentaire. En revanche, la géomorphologie de l'île crée une dissymétrie climatique dont les conséquences biologiques sont essentielles.

### **2.1. Le socle ancien.**

La métamorphisation de couches sédimentaires précambriennes a donné un socle cristallin qui couvre les deux tiers de l'île. Cette métamorphisation a débuté, d'après Bésairie (1946), il y a 2,6 milliards d'années. Elle a été accompagnée de diverses phases de granitisation. Ces granites constituent maintenant les éléments saillants du relief, en

particulier dans le pays betsileo (massif de l'Andringitra). Ce socle métamorphique a été considérablement remanié. On observe deux grandes directions de fracturation. La première, appelée " Côte Est ", est dirigée NNE-SSW, elle est à l'origine de l'escarpement oriental qui marque la limite entre les Hautes-Terres centrales et la côte orientale ; la seconde dite " Bongolava " est à l'origine de la Baie d'Antongil et de la côte nord-ouest. Les principaux événements tectoniques ont eu lieu vers la fin du Crétacé, époque du soulèvement des Hautes-Terres; ils ont entraîné des dépôts sableux et calcaires, eux-mêmes, par la suite, métamorphisés et à l'origine de la série schisto-quartzo-calcaire du centre de l'île.

Le socle cristallin a également subi plusieurs phases d'aplanissement, alternant avec des reprises de l'érosion. La phase principale a eu lieu au début du tertiaire, elle a laissé des plateaux résiduels ou " tampoketsa ". Deux autres aplanissements peuvent être observés, l'un datant du milieu du tertiaire (aplanissement méso-tertiaire), l'autre de la fin du tertiaire et concernant des roches relativement tendre (gneiss et micaschistes).

## **2.2. Les formations sédimentaires.**

Les sédiments les plus anciens sont des schistes et conglomérats précambriens d'origine glaciaire (tillite). Schématiquement, nous rencontrons ensuite des grès triasiques (grès de l'Isalo), des formations mixtes de marnes et de calcaires jurassiques, puis, à nouveau, des couches gréseuses datant du crétacé. La fin du crétacé est marquée par de nombreux changements de faciès dus aux mouvements du socle mais surtout par des épanchements fissuraux basaltiques. L'éocène et le Miocène sont marqués par des dépôts de calcaire (en particulier un niveau de calcaires à Nummulithes) que l'on rencontrera surtout dans l'Ouest du plateau Mahafaly. Le Pliocène se traduit par des dépôts sableux instables d'origine continentale.

Les terrains sédimentaires forment une large bande le long de la côte occidentale et quelques petites zones sur la côte orientale. Contrairement aux terrains cristallins, ces couches sédimentaires n'ont pas été plissées ou remaniées. Mais on observe un léger pendage vers le canal du Mozambique.

## **2.3. Les formations volcaniques**

Les événements tectoniques de la fin du Crétacé sont accompagnés d'un volcanisme important, essentiellement basaltique, qui concerne de nombreuses régions de l'île. On observe des intrusions consécutives aux événements tectoniques ou au volcanisme aussi

bien sur le socle que dans les séries sédimentaires de l'Ouest et de l'Est. Le massif de l'Ankaratra est un volcan pliocène, posé sur le socle ancien, la Montagne d'Ambre est un autre volcan pliocène, basaltique, posé sur des formations sédimentaires; tous deux sont flanqués de cônes stromboliens quaternaires.

Ce volcanisme a perturbé certains systèmes hydrographiques ou créé des barrages à l'origine de certaines zones marécageuses (lac Itasy).

#### **2.4. Les formations dégradées**

Une grande partie du socle précambrien est ou a été couvert d'argiles latéritiques et d'altérites diverses provenant de la dégradation des roches cristallines. L'épaisseur de ces couches peut atteindre 60 à 100 m. Elles jouent donc un rôle considérable dans la circulation des eaux souterraines et sont à l'origine des formes d'érosion les plus spectaculaires (lavaka).

### **3. Géomorphologie.**

La géomorphologie de Madagascar est, pour le biogéographe, le principal facteur déterminant les peuplements végétaux et animaux. L'élément auquel nous nous référons en permanence est l'opposition versant occidental / versant oriental. Cette opposition provient d'une asymétrie de relief qui date des grands mouvements tectoniques de la fin du Crétacé. Elle est bien visible sur la carte du relief (figure 5-2, carte modifiée par Ferry, 1998, d'après Chaperon et al., 1993). La ligne de partage des eaux est grosso modo parallèle au grand axe de l'île (NNW-SSE). En moyenne, elle est située à une centaine de kilomètres de la côte orientale. Elle sépare un versant occidental en pente douce d'un versant oriental assez abrupt. En conséquence, les fleuves les plus longs seront à l'Ouest et leurs pentes seront faibles, les fleuves de la côte orientale seront plus courts et leurs profils en long plus accentués.

Mais c'est l'asymétrie climatique résultante qui sera écologiquement déterminante. La majorité des précipitations sont apportées par les alizés de Sud-est. Ils rencontrent d'abord le versant oriental qui, à cause de la brutalité de son relief, reçoit entre 2 et 4 mètres d'eau par an (avec des maxima probablement proches des 10 m). La pluviométrie diminue dans l'Ouest, et surtout dans le Sud-ouest.

### **3.1. Le versant oriental**

Au Nord, le massif du Tsaratanana descend régulièrement vers la mer. Les plaines alluviales sont étroites et souvent interrompues par des épanchements basaltiques.

Entre la Baie d'Antongil et le Nord de l'Alaotra, la limite entre les Hautes-Terres centrales et le versant oriental est encore peu marquée, constituée d'une alternance de Tampoketsa et de seuils dont Mandritsara est le plus connu.

Entre les dix huitième et vingtième parallèles, le Grand Escarpement Oriental ou falaise de l'Angavo forme une limite tranchée dont les sommets sont aux alentours de 1.300 m. A l'Est de cet escarpement, on rencontre le fossé tectonique de l'Alaotra-Mangoro, puis un plateau au relief relativement accidenté et assez élevé (1.200 m). Ce plateau est limité à l'Est par le deuxième escarpement ou Falaise Betsimisaraka. On rencontre ensuite une zone de collines (400 m) qui s'étendent jusqu'à la plaine littorale.

Plus au Sud, l'altitude de l'escarpement diminue plus ou moins régulièrement, elle remonte brutalement sur le massif de l'Andringitra qui culmine au Pic Boby (2.658 m) et dont le versant oriental est extrêmement abrupt. L'altitude diminue ensuite jusqu'au seuil de Soakimbany. A cet escarpement est adossée une pénéplaine très érodée qui se traduit par un relief vallonné qui descend vers la plaine littorale.

Dans l'extrême Sud, les chaînes Anosyennes, qui culminent à 1.957 m au Trafonaomby, constituent une limite bien différenciée. La plaine littorale est à nouveau relativement étroite.

### **3.2. Les Hautes-Terres centrales**

Cette région, quoique longtemps désignée par l'expression Hauts-plateaux, offre un relief complexe. Elle se présente sous la forme de cuvettes souvent marécageuses séparées par des dômes et des chaînons granitiques. Vers l'Ouest, un paysage de petites collines est dominé par les fragments tabulaires et sub-horizontaux d'anciennes pénéplaines latéritiques. Ces reliefs sont nommés Tampoketsa dans le Nord et le Centre, le plus méridional est le plateau de l'Horombe.

Les versants et les zones de piémont des collines et reliefs granitiques, parfois encombrés de blocs granitiques, sont souvent entaillés par de profondes excavations creusées par une érosion accélérée. Ces formes sont si caractéristiques de la région, que leur nom malgache (lavaka, trou en français) est maintenant utilisé par la plupart des géologues.

### **3.3. La façade occidentale**

Elle repose sur les terrains d'origine sédimentaire. Le léger pendage vers le canal du Mozambique et l'alternance de terrains plus ou moins durs créent un relief de cuestas qui alterne des dépressions dans des roches tendres (marnes et argiles plus ou moins gréseuses), dominées par des reliefs taillés dans les formations plus dures (grès et calcaires jurassiques). Ces reliefs sont grossièrement perpendiculaires à la direction des grands cours d'eau qui coulent de la ligne centrale de partage des eaux (NNE / SSO) vers le canal du Mozambique. Cette disposition crée des zones marécageuses dans les dépressions où coulent les principaux affluents et des gorges lors de la traversée des fronts de cuestas. La basse vallée de la Tsiribihina est un bon exemple de ce type de relief.

On ne peut évoquer les formations sédimentaires malgaches sans dire quelques mots des reliefs karstiques. Ils sont situés sur les plateaux de revers des cuestas. Les plus célèbres sont ceux de l'Ankarana et du Bemaraha caractérisés par le relief en aiguille de calcaire ou " tsingy ". Le plateau mahafaly, celui du Kelifely ou de l'Ankara, sans être aussi spectaculaires, offrent de nombreux avens et dolines. D'autres reliefs remarquables de la zone sédimentaires sont l'Isalo et le Makay. Ces massifs gréseux ruiniformes dominent de profonds vallons encaissés.

## **4. Climatologie.**

### **4.1. Généralités.**

Le climat malgache est sous l'influence de deux grands centres d'action météorologique (Donque, 1975).

- La zone des basses pressions intertropicales. Elle est souvent située au Nord de l'île. Ce sont les déplacements de cette zone, au cours de l'année, qui engendrent l'alternance des saisons chaude et froide.
- La cellule des hautes pressions de l'Océan Indien, souvent appelée anticyclone des Mascareignes, une zone non permanente qui stationne habituellement dans le Sud-est de l'archipel des Mascareignes.

Pendant l'hiver austral, Madagascar est soumise aux alizés, vents d'Est qui sont créés par l'anticyclone de l'océan indien. Ces vents, qui tournent dans le sens contraire des aiguilles d'une montre, proviennent de masses d'air polaires, mais, ayant parcouru de

longs trajets sur des mers de plus en plus chaudes, présentent une humidité relative et une température élevée. Ils sont à l'origine d'une pluviométrie abondante.

Pendant l'été austral, ces alizés sont toujours présents mais plus faibles et moins constants. La zone de basses pressions intertropicales est descendue vers le Sud et donne naissance à des vents de secteur N-O chauds et humides, mais qui n'ont pas l'importance des alizés. Le contact entre l'air tropical de l'océan indien et l'air équatorial constitue la zone de convergence intertropicale. Elle traverse Madagascar, donnant naissance à de nombreuses précipitations. C'est sur cette zone de convergence et pendant cette période qu'apparaissent les dépressions cycloniques. Ces tempêtes tropicales ont principalement une direction est ouest.

Il faut, enfin, signaler que le Sud de l'île est parfois sous l'influence de la circulation d'Ouest en Est des perturbations du front polaire.

## **4.2. Températures.**

Elles dépendent de la latitude, de l'altitude et de la continentalité. La latitude ne joue pas un rôle prépondérant. En effet, la température moyenne annuelle est de 27°C vers Diego-Suarez et de 24° vers Fort Dauphin, l'écart n'est que de 3°C; mais, les amplitudes thermiques augmentent dans le Sud. L'altitude est le facteur principal; sur le bassin de la Betsiboka, par exemple, l'écart entre la zone littorale et les stations du massif de l'Ankaratra atteint 13°C. A Antsirabe (1.500 m), la température moyenne annuelle est 16°5, 12°6 pour le mois le plus froid et seulement 19°8 pour le mois le plus chaud ; il y gèle, en moyenne, une dizaine de jours par an. La continentalité se marque surtout par une augmentation des amplitudes thermiques annuelles et diurnes. Enfin, il faut noter un écart notable entre les côtes orientales et occidentales; à latitudes égales, les moyennes annuelles ont environ deux degrés de plus à l'Ouest. Ce qui est probablement dû à l'influence maritime de l'océan indien, supérieure à celle du canal du Mozambique. En revanche, le Sud de l'île offre des températures minimales moyennes inférieures à celles de la côte orientale (l'écart est de 3 à 4°). Cela est dû à des perturbations du front polaire qui entraînent la présence occasionnelle de vents d'Ouest, froids, dans le Sud de l'île.

Le différentiel thermique entre les deux versants malgaches est nettement perceptible dans l'inventaire mené par le L.R.S.A.E. Au cours des échantillonnages, la température du cours d'eau est relevée à 18 heures. Ces mesures ponctuelles, prises à des dates et sous des conditions météorologiques variées, sont difficilement utilisables ; elles sont moins fiables que le relevé de l'altitude. En revanche, elles sont très nombreuses, ce qui permet d'évaluer



le décalage de température entre les versants occidental et oriental. La figure 5-3 indique, pour chaque versant, la corrélation entre l'altitude et la température de l'eau à 18 heures. L'évolution, en fonction de l'altitude est identique sur les deux versants, il y a un décalage qui correspond à trois degrés (altitude constante) ou à 650 m (température constante).

Les températures permettent de distinguer, à Madagascar, trois grands domaines.

- Les Hautes-Terres centrales où les températures moyennes sont toujours inférieures à 20°C et les maximales moyennes atteignent 30°. Les températures y sont moyennes pendant l'été austral et fraîches durant l'hiver.

- L'Ouest et le Sambirano où les températures moyennes sont supérieures à 25° et les maximales moyennes atteignent 40°.

- La côte orientale, le Sud et le Moyen-ouest, où les températures moyennes sont comprises entre 20 et 25°. Les maximales moyennes sont toujours inférieures à 35° sur la côte orientale, mais atteignent parfois 40° dans le Sud et le Moyen-ouest.

### **4.3. Précipitations.**

La pluviométrie moyenne annuelle mesurée varie de 377 mm, à Faux-Cap près de l'extrémité méridionale de l'île, à 3.792 mm, à Maroantsetra, dans le Nord-ouest au fond de la baie d'Antongil. La répartition, sur l'île de la pluviométrie annuelle est figurée sur la carte 5-4 (modifiée par Ferry, 1998, d'après Chaperon et al., 1993).

En ce qui concerne les variations Est / Ouest, le relief est l'élément prépondérant. La côte orientale est assez homogène, les précipitations moyennes annuelles y sont élevées, généralement comprises entre 2.500 et 3000 m. Il n'y a pas d'effet latitudinal. Sur les Hautes-Terres centrales, les précipitations moyennes annuelles sont comprises entre 1.200 et 2.000 m. Dans l'Ouest, elles diminuent progressivement du Bemaraha jusque l'Androy. Le nord du Moyen-ouest est ainsi plus arrosé que le sud. Le Sud Ouest de l'île est la région la plus aride avec des moyennes annuelles comprises entre 400 et 700 mm. Schématiquement, on peut opposer l'Est humide à l'Ouest plus sec, avec une tendance à l'aridité dans le Sud Ouest. Au Sud de l'île, le gradient de pluviométrie est remarquable : en moins de 80 km, le contraste est saisissant entre la région de Fort Dauphin (plus de 1.500 mm) et celle d'Amboasary (moins de 500). Au Nord, les massifs du Tsaratanana et de la Montagne d'Ambre créent une situation plus complexe, notamment dans le Sambirano.

#### 4.4. Les régions climatiques.

Nous pouvons distinguer à Madagascar quatre grandes régions climatiques (figure 5-5).

- La région humide. Elle comprend la côte orientale, la plaine côtière et escarpement, depuis Fort Dauphin jusqu'à la péninsule de Masoala. Le massif forestier d'Anjozorobe, au Nord-est de Tananarive en fait également partie, mais pas la dépression du lac Alaotra. Cette zone est évidemment caractérisée par des précipitations fortes (de 1.500 à 3.000 mm) et des températures assez élevées (moyennes annuelles comprises entre 20 et 25°C). Les saisons y sont peu marquées, la température moyenne du mois le plus froid reste supérieure à 15° et les précipitations des mois secs sont rarement inférieures à 100 mm.
- La région humide d'altitude. Elle comprend essentiellement les Hautes-Terres centrales, mais s'étend au massif de l'Isalo et au Sud de la montagne d'Ambre, elle pénètre assez profondément dans le Bemaraha. Les précipitations varient de 1.200 à 1.500 mm. La température moyenne annuelle est inférieure à 20°. Il apparaît une saisonnalité, avec une saison sèche de cinq à six mois pendant lesquels les précipitations sont inférieures à 50 mm.
- La région sub-humide à semi-aride. Elle comprend la région de la Montagne d'Ambre, le Nord-ouest, la bordure occidentale des Hautes-Terres centrales. Les précipitations varient de 700 à 1.500 mm. La température moyenne annuelle y est élevée, toujours supérieure à 25°, celle du mois le plus frais est supérieure à 20°. La saison sèche est longue, il y a entre 2 et 6 mois humides.
- La région sèche. Elle comprend la bordure méridionale du socle cristallin ainsi que les terrains sédimentaires du Sud-ouest et du Sud (plateau Mahafaly, Androy). Les précipitations annuelles, assez irrégulières, sont comprises entre 350 et 600 mm. Les températures moyennes annuelles sont comprises entre 20 et 25°. La saison sèche est longue, mais à pluviométrie égale, moins rude que dans d'autres régions à cause de la proximité de l'océan qui occasionne quelques apports irréguliers tout au long de l'année.

A partir des données climatiques et géomorphologiques, plusieurs classifications des régions bioclimatiques ont été proposées. Elles sont généralement inspirées du travail

d'Humbert & Cours-Darne (1965). Nous avons reproduit ici la version simplifiée de Koechlin (1972). Cette classification prend en considération la pluviométrie annuelle, sa répartition (nombre de mois secs) et la température moyenne du mois le plus froid (figure 5-6).

#### 4.5. Les régimes hydrologiques

Les interactions entre le relief, la géologie et le climat créent à Madagascar une grande diversité de régimes hydrologiques. Aldegheri (1972) en a établi une classification, qui a été développée et mise à jour par Chaperon et al. (1993). La figure 5-7 indique la répartition de ces différents régimes, dont nous rappelons, ci-dessous les principales caractéristiques.

- Régimes du versant Est. La pluviométrie annuelle varie de 2.000 à 3.000 mm. Les variations saisonnières sont faibles, les mois les plus secs sont supérieurs à 100 mm. Les lames écoulées médianes varient de 40 à 65  $l.s^{-1}.km^{-2}$ . Les variations saisonnières sont faibles, le rapport du mois le plus abondant au mois le moins abondant est inférieur à 5. Les débits d'étiage sont les plus élevés de l'île (13 à 30  $l.s^{-1}.km^{-2}$ ).
- Régimes des Hautes-Terres centrales. La pluviométrie annuelle varie de 1.200 à 1.500 mm. Les lames écoulées médianes varient de 15 à 30  $l.s^{-1}.km^{-2}$ . Le rapport du mois le plus abondant au mois le moins abondant varie entre 5 et 10. Une saison sèche est présente et les débits d'étiage, plus faibles que sur le versant Est, sont compris entre 3 et 8  $l.s^{-1}.km^{-2}$ .
- Régimes des Hautes Terres Méridionales. La pluviométrie annuelle varie de 800 à 1.000 mm. Les lames écoulées médianes varient de 12 à 20  $l.s^{-1}.km^{-2}$ , ce qui est voisin des valeurs observées sur les Hautes-Terres centrales, mais les débits d'étiage sont nettement plus faibles compris entre 0,5 et 2  $l.s^{-1}.km^{-2}$ . Le rapport du mois le plus abondant au mois le moins abondant varie entre 10 et 20.
- Régimes du Nord-ouest et de l'Ouest. La pluviométrie annuelle varie de 1.300 à 1.800 mm. Les lames écoulées médianes varient de 10 à 30  $l.s^{-1}.km^{-2}$ . Le rapport du mois le plus abondant au mois le moins abondant varie de 15 à 25, ce qui commence à traduire une irrégularité saisonnière forte. Les débits d'étiage sont faibles mais variables : nuls sur de petites rivières côtières, ils passent à 3  $l.s^{-1}.km^{-2}$  sur les cours d'eau des Tampoketsa. Les débits de crue sont également très variables, la crue médiane est de 350

$1.s^{-1}.km^{-2}$  sur la Kamoro, mais on a pu noter, sur certaines parties du bassin,  $30.000 1.s^{-1}.km^{-2}$ .

- Régimes du Sud-ouest. La pluviométrie annuelle varie de 500 à 800 mm. Les lames écoulées médianes varient de 3 à  $6 1.s^{-1}.km^{-2}$ . L'irrégularité saisonnière est forte, le rapport du mois le plus abondant au mois le moins abondant varie entre 25 et 40. Les débits de crue peuvent atteindre des valeurs élevées ( $1.000 1.s^{-1}.km^{-2}$ ). A l'exception des rivières drainant l'Isalo, les débits d'étiage sont nuls ou très faibles.
- Régimes sahéliens du Sud. Le climat est aride, la pluviométrie annuelle varie de 350 à 600 mm. La saison sèche est très marquée (quatre à cinq mois seulement reçoivent plus de 15 mm). Les lames écoulées sont très faibles (quelques  $1.s^{-1}.km^{-2}$ ). L'irrégularité est très élevée, le rapport des mois extrêmes est supérieur à 50 et peut atteindre 200. Les crues sont brutales (des débits de  $1.500 l / s / km^2$  ont été observés). Les débits d'étiage sont faibles, ils sont inférieurs à  $1 1.s^{-1}.km^{-2}$  sur les parties amont et nuls sur les parties aval.
- Régimes du Tsaratanana. La pluviométrie varie de plus de 2.000 mm sur les premières pentes à au moins 3.500 mm au sommet. Les lames écoulées sont comprises entre 35 et  $60 1.s^{-1}.km^{-2}$ . Les variations annuelles sont plus fortes que sur la côte Est car la saison froide est plus sèche. Les débits d'étiage sont soutenus ( $3 à 7 1.s^{-1}.km^{-2}$ ).
- Régimes de la Montagne d'Ambre. La pluviométrie varie de 1.500 mm sur les premières pentes à 3.300 mm au sommet. Les lames écoulées sont comprises entre 20 et  $25 l / s / km^2$ . Les débits de pointe sont modérés en raison de la perméabilité des pentes et du couvert forestier, sauf lors des épisodes cycloniques ( $5.700 1.s^{-1}.km^{-2}$  mesurés sur la Saharenana). Les débits d'étiage sont soutenus ( $5 à 6 1.s^{-1}.km^{-2}$  sur la Saharenana).
- Régimes du Nord-est. Cette région est mal connue. La pluviométrie y est nettement plus faible que dans les secteurs voisins de la Montagne d'Ambre et du Tsaratanana.

Dans le cadre de cette étude, nous travaillons souvent par bassin ou par groupe de bassins hydrographiques limitrophes (la figure 5-8 indique les lignes de partage des eaux utilisées). La figure 5-9 indique la localisation à Madagascar des stations échantillonnées par le L.R.S.A.E. qui ont été utilisées pour l'étude des Trichoptères et représentent un peu moins des deux tiers du total actuel (404 sur plus de sept cents). Toutes les zones bioclimatiques sont représentées à l'exception du Sambirano. Le tableau 5-1 résume les caractéristiques des principaux bassins étudiés.

## 5. La Végétation

La végétation malgache a été très tôt cartographiée par Humbert (1954) puis Humbert & Cours-Darne (1965). Ces premiers essais ont été précisés et mis à jour à partir de données satellitaires (Faramalala, 1988). La version que nous indiquons ici est la plus récente (Du Puy & Moat, 1996). Ce document n'indique que les formations primaires et donne une bonne image de l'ampleur des transformations d'origine anthropique qui ont affecté la Grande Ile depuis une quinzaine de siècles (figure 5-10).

### 5.1. Les formations primaires

- La forêt côtière orientale. Elle forme une bande très étroite sur les dépôts sableux littoraux. A l'exception de quelques flots protégés, elle subsiste vers Fort-Dauphin et sur la péninsule de Masoala.
- La forêt sempervirente humide. Elle est traditionnellement divisée en trois étages altitudinaux : (1) de 0 à 800 m, (2) 800 à 1.800 m, (3) 1.800 à 2.000 m. Ces limites sont un peu arbitraires dans la mesure où l'on observe surtout des modifications floristiques graduelles ; ainsi Koechlin (1972) place les limites à 800 et 1.300 m. Elles sont probablement variables suivant les régions et un peu plus basses dans le Sud de l'île.
  1. Les forêts de basse altitude présentent la structure classique des forêts ombrophiles avec une strate haute (25 à 30 m), composée d'Euphorbiaceae, Rubiaceae, Araliaceae, Sapindaceae, une strate intermédiaire (Ochnaceae, Erythroxylaceae, Flacourtiaceae...) et une couverture du sol souvent discontinue.
  2. Les forêts de moyenne altitude sont moins hautes (20 à 25 m) et souvent dépourvues de strate intermédiaire. Le sol y est couvert de Graminées, de mousses et de petits buissons (Acanthaceae, Labiae, Gesneriaceae...).
  3. Les forêts d'altitude ont un faciès très particulier, elles sont sclérophylles, peuplées d'arbres tortueux, à petites feuilles, peu élevés (10 à 12 m) et couverts d'épiphytes. Les familles les plus représentées sont les Compositae, Rubiaceae, Lauraceae, Ericaceae. Il faut signaler la présence de Gymnospermes (*Podocarpus*) et de bambous.

Ces forêts ombrophiles reposent sur d'épaisses couches de matières humiques qui favorisent l'infiltration.

- La végétation de montagne. A plus de 2.000 m, elle est souvent constituée d'un maquis à Ericaceae (*Philippia*, *Vaccinum*) et Compositae (*Helichrysum*). Par endroit, on rencontre des prairies dont la flore offre des affinités holarctiques remarquables (*Linum*, *Geranium*, *Lysimachia*, *Epilobium*, *Poa*, *Festuca*) ainsi que des tourbières (*Sphagnum*, *Drosera*).
- La forêt côtière occidentale offre des caractéristiques assez voisines de celle de la côte Est, son étendue est également marginale.
- La forêt sempervirente sclérophylle, caractérisée par *Uapaca bojeri*, est la formation végétale caractéristique de la bordure occidentale des Hautes-Terres centrales. Elle a presque disparu à la suite de la multiplication des feux de brousse. Quelques lambeaux dégradés en savane boisée subsistent aujourd'hui dans les massifs de l'Isalo et de l'Itremo.
- La forêt décidue occidentale. Elle diffère considérablement des formations ombrophiles orientales par son adaptation à une longue saison sèche, pendant laquelle la plupart des arbres perdent leurs feuilles. Située dans des zones où l'eau est le facteur limitant et sur des terrains sédimentaires, elle présente de nombreuses variations en fonction des conditions édaphiques (karst, grès, sables). C'est une forêt claire, où les dépôts de matériaux végétaux sont faibles et qui offre, en conséquence, une faible protection du sol.
- Les forêts et maquis à Didiereaceae. Ces formations, limitées au Sud-ouest malgache, constituent un paysage tout à fait particulier composé principalement par les Didiereaceae (famille endémique), des Euphorbiaceae aphylls ou microphylls et des plantes grasses (*Aloe*, *Kalanchoe*). Le sol est généralement nu et dépourvu de couverture graminéenne. La biomasse végétale y est beaucoup plus élevée que dans les régions africaines à pluviométrie égale. Ceci est la conséquence d'un étalement des précipitations et d'un taux d'humidité atmosphérique supérieur dus à la proximité de l'océan. En revanche, le fait que le sol soit nu limite l'infiltration et augmente, par ruissellement, les charges sédimentaires des cours d'eau.

## 5.2. Les formations secondaires.

Sur le versant oriental, les forêts sempervirentes sont remplacées, après défrichement et abandon des cultures (riz pluvial puis manioc), par des « savoka ». Ce sont des fourrés bas mais denses et difficilement pénétrables composé d'espèces héliophiles. Outre des graminées (*Arundo*) et des fougères (*Pteridium*), on note la présence de Solanaceae (*Solanum*), Hypericaceae (*Haronga*), Compositae (*Psiadia*) et surtout du *Ravenala madagascariensis* (Strelitziaceae). Lorsqu'elle est à nouveau défrichée et brûlée, elle évolue progressivement vers une savane à *Aristida* et *Pteridium*. En tant que couverture du sol, la valeur des savoka est très variable. Les formes initiales riches et denses assurent une bonne couverture alors que les formes les plus dégradées n'assurent aucune protection.

Sur les Hautes-Terres, où la forêt a quasiment disparu, on observe en altitude (au dessus de 1.400, 1.500 m) une végétation secondaire composée d'un fourré épais et bas (1 m) d'Ericaceae et d'*Helichrysum*. Elle assure encore une bonne protection du sol mais est extrêmement vulnérable aux feux car il repose sur une épaisse litière végétale qui sèche facilement. En dehors de ces secteurs, des bas-fonds rizicoles et de quelques rares plaines agricoles, la végétation des Hautes Terres évolue, comme sur le domaine oriental, vers une pseudo-steppe à *Aristida*. Ces graminées se développent en grosses touffes isolées (bozaka), leur valeur en tant que pâturage est faible, ce qui incite d'autant plus les éleveurs à les brûler régulièrement pour bénéficier des repousses. Les sols sont très dégradés et compacts. Le terme « pseudo-steppe » a été créé, en particulier par Koechlin (1972), pour bien distinguer ces steppes d'origine édaphique des steppes sahéliennes qui sont d'origine climatique. Sur certaines collines littorales du versant oriental, de même que sur une majeure partie des Hautes Terres, le climax est une forêt sempervirente, dont des lambeaux subsistent parfois dans les pseudo-steppes à *Aristida*, « the ultimate and doubtless irreversible stage of the evolution of the vegetation » (Koechlin, 1972).

La majeure partie du versant occidental est occupée par des savanes plus ou moins buissonneuses (il faut rappeler ici qu'une grande partie du Moyen-ouest était probablement déjà couvert de savanes à l'arrivée des premiers habitants, pour ces régions la distinction entre végétation primaire et secondaire est délicate). Ce sont souvent de vraies savanes graminéennes à *Heteropogon contortus*, elles offrent parfois un boisement très clair d'espèces relictuelles des forêts sclérophylles à *Uapaca* ou de palmiers (en particulier le remarquable *Medemia nobilis*), parfois une strate de buissons (introduits comme *Ziziphus*

*mauritanus*, ou endémiques comme *Dicoma incana*, *Acridocarpus excelsus*...). La strate herbacée est également plus riche que celle des pseudo-steppes avec, lorsque les conditions édaphiques sont bonnes, les genres *Imperata* et *Hyparrhenia*. En revanche, l'excès de pâturage et une trop grande fréquence des feux favorisent des espèces telles qu'*Aristida rufescens* ou *Loudetia stipoides*, c'est-à-dire une évolution vers la pseudo-steppe à *Aristida*.

Lors des précipitations, ces savanes ne jouent aucun rôle d'écran, elles n'interviennent pas plus pour limiter ou freiner le ruissellement.



## **Chapitre 6**

# **Résultats de l'inventaire écologique malgache**



Le programme « Biotypologie et biodiversité des eaux continentales malgaches » a porté la richesse de la faune malgache d'une cinquantaine à plus de cinq cents espèces de Trichoptères (tableau 6-1). Ce chiffre exclut, d'une part les Hydroptilidae, d'autre part un certain nombre de régions forestières humides du Nord de l'île qui sont très certainement riches en formes présentant un endémisme local : le massif du Tsaratanana, le Sambirano, la presqu'île de Masoala et les forêts de la baie d'Antongil et de la Mananara-avaratra (Gibon, 2000). Nous pouvons donc raisonnablement estimer que la faune malgache se situe aux alentours de sept cents espèces. On peut comparer ce chiffre à celui de l'ensemble de l'Afrique subsaharienne continentale (autour de 840), mais cette comparaison a peu de signification, compte tenu des vastes *terrae incognitae* de cette dernière. En revanche, la faune de l'Afrique méridionale (au sud du Zambèze) est assez bien connue grâce aux travaux de Barnard et de Scott. Elle est estimée à deux cents espèces dont cent cinquante pour la seule république sud-africaine (Moor, 1993). Or la république sud-africaine offre une superficie double de celle de Madagascar, des diversités morphologiques et climatiques équivalentes y compris une région incluse, comme Madagascar, dans les zones dites de mégadiversité de la planète (le célèbre *fynboss* de la province du Cap). Il y a donc une réelle question posée par la richesse spécifique de la faune malgache. Un phénomène analogue est d'ailleurs observé chez les Ephéméroptères dont la faune malgache est passée de moins de 20 à plus de 200 au cours du même programme (Sartori et al., 2000) ; par ailleurs, la richesse de la faune des Odonates est connue depuis longtemps (Fraser, 1956). Les raisons habituellement évoquées pour expliquer la richesse de la faune malgache risquent, à ce stade de l'analyse, d'être tout aussi inutiles que celles qui avaient été évoquées pour expliquer sa pauvreté. Nous reviendrons sur cette question à la fin de ce travail.

## 1. Les Rhyacophiloidea

Les Rhyacophilidea se distinguent par l'absence de tout comportement constructeur chez les larves. Ils sont donc considérés comme la superfamille la plus archaïque. Cela n'empêche pas le succès évolutif certain des Rhyacophilidae dans les régions holarctique et orientale et des Hydrobiosidae dans les régions néotropicale et australienne.

### 1.1. Rhyacophilidae

Le genre *Rhyacophila*, avec un peu moins de 500 espèces, est actuellement le plus riche chez les Trichoptères. Les larves, inféodées aux milieux lotiques, sont des prédateurs mobiles, chasseurs, de taille relativement grande (quinze à vingt-cinq millimètres). Ils sont pratiquement les seuls Trichoptères à occuper ce créneau.

L'absence de cette famille en Afrique est connue depuis longtemps. Vu l'ampleur de l'échantillonnage réalisé et dans la mesure où une absence peut être attestée, le programme PEC VII permet de l'étendre à Madagascar. Il serait maintenant intéressant de rechercher le groupe de Trichoptères, voire d'Ephéméroptères, qui occupe le rôle de grand prédateur mobile dans les milieux lotiques africains et malgaches.

### 1.2. Hydrobiosidae

Comme chez les Rhyacophilidae, les larves sont des prédateurs libres et mobiles. Elles sont de taille plus petite. Quelques espèces sont présentes dans la région néarctique et en Asie, mais la famille est surtout néotropicale et australienne. La répartition mondiale correspond à celle d'une lignée gondwaniennne qui aurait colonisé, de façon marginale l'Asie et l'Amérique du Nord. Mais, Ross (1956) propose une origine asiatique, des migrations qui laissent quelques formes reliques en Inde et en Amérique du Nord puis des radiations évolutives importantes dans les régions australiennes et néotropicales. Cette hypothèse était conforme avec, soit l'appartenance des Hydrobiosidae aux Rhyacophilidae longtemps admise, soit une parenté forte entre les deux familles toujours défendue par Weaver & Morse (1986). Schmid (1980 et 1989) propose une opinion différente et considère les Hydrobiosidae comme une lignée gondwaniennne proche, sans y appartenir vraiment, des Hydropsychoidea. Dans le cadre de cette controverse, la présence d'Hydrobiosidae à Madagascar apporterait un élément fort en faveur de l'origine gondwaniennne ; son absence laisse la question ouverte, car la lignée a pu apparaître après la séparation de Madagascar du bloc australo-antarctique. A la suite de notre

échantillonnage infructueux, leur présence est peu probable, mais l'existence de formes forestières relictuelles dans le Nord-est ne peut être définitivement écartée.

## 2. Glossosomatoidea

Cette superfamille ne comprend qu'une seule famille, les Glossosomatidae, dont les larves fabriquent des structures portables en forme de selle ou de carapace. Elles habitent des cours d'eau présentant de forts courants et colonisent souvent les milieux hygropétriques. Elles raclent les substrats rocheux ; leur régime alimentaire est à base de diatomées et de fins dépôts organiques (Mecom, 1972).

Cette famille est présente mais très rare dans la région afrotropicale, où elle est cantonnée à la province du Cap et à quelques massifs montagneux d'Afrique orientale tel le Ruwenzori. On n'y recense que quatre espèces appartenant au genre *Agapetus*, mais les milieux hygropétriques des torrents d'altitude de l'Est africain sont encore très mal connus.

Nous avons découvert deux espèces à Madagascar (figure 6-1). Comme sur le continent africain, les Glossosomatides sont rares. Il n'ont été capturés que sur quelques petits torrents forestiers des massifs montagneux de l'Andringitra et d'Andohahela. Une telle localisation écologique est parfaitement conforme à ce que l'on connaît de cette famille. A Madagascar, cette famille est vraisemblablement sous-échantillonnée ; des prospections plus ciblées dans les milieux hygropétriques des forêts primaires devraient mettre en évidence une faune plus riche.

## 3. Hydroptiloidea

Les Hydroptiloidea ne comprennent qu'une seule famille : les Hydroptilidae. Ils sont souvent appelés Microtrichoptères car de petite taille. La plupart des espèces ont une longueur proche de trois millimètres, mais, les plus grandes, par exemple en Afrique celles du genre *Ugandatrichia*, atteignent cinq millimètres, voire un peu plus (c'est-à-dire la taille des plus petits Psychomyiidae ou des plus petits Ecnomidae).

Les Hydroptilidae colonisent presque tous les habitats aquatiques continentaux, toutefois, leur biologie est relativement mal connue. La construction du fourreau a lieu au cinquième stade larvaire. Les quatre premiers stades sont libres, les larves ayant un abdomen mince. Ce n'est qu'avec l'apparition du fourreau que l'abdomen se développe de manière considérable et parfois assez curieuse. En général, les larves sont herbivores et se nourrissent en perçant puis aspirant le contenu d'algues filamenteuses, c'est du moins le cas chez les Hydroptilinae. Certaines lignées ont développé d'autres modes de nutrition ;

ainsi les Leucotrichiinae sont plutôt des racleurs de substrat et leur alimentation est à base de dépôts organiques, périphyton ou diatomées. Il existe même de fortes présomptions que certains genres soient carnivores, (*Alisotrichia* ; Flint, 1970). *Orthotrichia* est le genre le plus répandu en Afrique, où il est extrêmement abondant dans toutes les régions de savane. Le labrum est très développé et assez pointu. Ce caractère est considéré comme une adaptation à la consommation des algues filamenteuses les plus robustes, mais cela semble très douteux sur des rivières sahéliennes en période de crue. L'hypothèse que ce labrum soit également adapté à la prédation de petites larves (Chironomidae ou Ceratopogonidae) mérite l'attention. Nous mesurons ici à quel point une approche des traits biologiques en zones tropicales nécessite des recherches biologiques de base.

Du fait de leur petite taille, les Hydroptilidae sont moins capturés, moins étudiés et moins connus que les autres familles. Dans les zones tropicales, leur Systématique est encore exploratoire. Ils sont, le plus souvent, traités à part, considérés globalement ou exclus lors des études écologiques. A Madagascar, le matériel récolté au cours du programme « Biodiversité et biotypologie des eaux continentales malgaches » nécessite un investissement taxinomique de plusieurs années avant que l'on ne puisse inclure les Hydroptilidae dans une synthèse biogéographique ou écologique. Ce travail est ébauché (Gibon & Ranaivoharindriaka, 1995 ; Botosaneanu, 2000), mais nous ne pouvons en prévoir actuellement le terme.

#### **4. Philopotamoidea**

La superfamille des Philopotamoidea ne comprend que la famille des Philopotamidae. On y distingue trois sous-familles : les Paulianodiinae, les Philopotaminae et les Chimarrinae. La classification est essentiellement fondée sur la nervation alaire et les pièces de l'armature génitale mâle.

Les larves sont petites, leur taille varie de 4 à 20 mm, mais la plupart des espèces sont comprises entre 10 et 15 mm. Seuls la tête et le pronotum sont sclérifiés, la bordure distale du pronotum est noire et renforcée, très apparente ; elle constitue un des rares caractères d'identification dans une famille où la morphologie larvaire est remarquablement homogène. L'abdomen est dépourvu de branchie ou d'expansion latérale mais les papilles anales sont présentes. Les pièces buccales sont caractérisées par un labrum membraneux en forme de T lorsqu'il est en extension

Les larves sont rhéophiles mais souvent abritées sous les pierres ou dans les végétaux aquatiques (Podostémacées). Elles construisent, uniquement en soie, de longs

filets tubulaires très finement maillés. Ces galeries sont tendues par le courant qui pénètre par une ouverture située à l'extrémité amont et plus petite que chez les autres familles de constructeurs de filets. Une autre ouverture à l'extrémité aval permet éventuellement la fuite de la larve et l'évacuation d'une partie du courant d'eau. La larve, située à l'intérieur de la galerie, se nourrit en nettoyant les fines particules retenues par les mailles du filet. Wallace & Malas (1976) ont calculé qu'un filet d'une larve du cinquième stade de *Dolophilodes distinctus* pouvait être constitué de plus de 100 millions de mailles et de plus d'un kilomètre de fil de soie. Parmi les Trichoptères filtreurs, les Philopotamidae sont ceux qui utilisent les particules les plus fines. Ces comportements sont très homogènes à l'intérieur de la famille.

#### **4.1. Une richesse spécifique exceptionnelle**

Les Philopotamidae sont présents dans toutes les régions faunistiques. A Madagascar, leur présence a été signalée par Navàs (1921), qui a décrit *Chimarra lacroixi*, (dont nous recherchons actuellement le type). Puis, Ross (1956) a décrit *Wormaldia pauliani* et *Paulianodes tsaratananae*. La richesse spécifique mise en évidence récemment est exceptionnelle. Le tableau 6-2 présente, par genre, le nombre d'espèces de Philopotamidae décrites en 1994 et le nombre d'espèces actuellement connues et répertoriées au Laboratoire de Recherches sur les Systèmes Aquatiques et leur Environnement (LRSAE, Mad/1999). Les Philopotamidae comptent un minimum de quatre vingt dix espèces à Madagascar. A titre de comparaison, la faune européenne, incluant l'Afrique du Nord et le Moyen-Orient, comprend un peu plus d'une trentaine d'espèces et la faune sud-africaine compte quinze espèces (Moor, 1993). Cette richesse spécifique considérable est une spécificité malgache. La comparaison avec l'Afrique du Sud est, de ce point de vue, significative car il s'agit d'un grand pays voisin dont la faune est relativement bien connue et qui présente, comme Madagascar, une forte diversité climatique et topographique. Le taux d'endémisme des Philopotamides malgaches est de 99%. Ce phénomène dépasse le niveau spécifique puisque le genre *Paulianodes* est l'unique représentant d'une sous-famille endémique : les Paulianodiinae (Ross, 1956).

#### **4.2. La répartition de la famille à Madagascar**

La carte 6-2 indique, à partir de l'ensemble des stations échantillonnées, celles où des Philopotamidae ont été capturés. L'absence cartographiée est l'absence de capture lors de notre échantillonnage. Il ne s'agit évidemment que d'une probabilité d'absence, c'est

une donnée relative qui doit être considérée dans le cadre de ce travail. La figure 6-3 indique le profil écologique de ces captures (cf. chapitre Matériels et méthodes).

Nous mettons en évidence deux zones géographiques pauvres en Philopotamidae, la côte occidentale et la partie centrale des Hautes Terres. Ces deux mêmes zones réapparaissent sur le profil écologique où la rareté des captures entre 1.000 et 1.500 mètres sur le versant occidental est particulièrement nette. Par ailleurs, sur ce graphique, nous observons la répartition de la famille sur la totalité du gradient altitudinal, ainsi que sur la totalité du gradient de distance à la source. Il nous faut donc rechercher d'autres hypothèses (facteurs ou perturbations locales) pour expliquer l'existence de zones vides. Les larves se nourrissent en filtrant de fines particules en suspension, elles sont donc sensibles aux fortes charges de matières sédimentaires qui, soit colmatent les filets de captures, soit diluent les particules nutritives présentes. Les deux zones pauvres en Philopotamidae correspondent aux régions où les charges sédimentaires sont les plus fortes. Sur les grands fleuves de la côte occidentale, le phénomène est général, peu d'insectes benthiques supportent les conditions extrêmes de la basse Betsiboka (Chaperon et al., 1993). Sur les Hautes-Terres centrales, la rareté des Philopotamidae traduit une situation plus complexe. Les Philopotamidae qui tolèrent de fortes charges sédimentaires sont également des espèces d'eau chaude et colonisent mal les eaux plus froides des Hautes-Terres centrales (cf. chapitre 8).

### **4.3. Le micro-endémisme**

La plupart des Philopotamidae présentent, à Madagascar, des répartitions géographiques restreintes. Ce phénomène est lié à l'existence de deux zonations nettes des espèces forestières, l'une altitudinale c'est-à-dire, vu la disposition du relief malgache, Est Ouest, l'autre latitudinale c'est-à-dire Nord Sud.

- La zonation altitudinale des Trichoptères est, depuis longtemps, attestée dans les régions tempérées (Botosaneanu, 1979). Bien que les zones tropicales soient plus mal connues, le phénomène semble y être également marqué (Malicky & Chantaramongkol, 1993). Nous l'avons mis en évidence dans les forêts orientales du massif de l'Andringitra (Gibon et al., 1996 ; tableau 8-3). Il est également net sur le Marojezy ; le tableau 8-2 présente, pour chaque zone altitudinale, la liste des Philopotamidae capturés sur le massif. Bien que l'on ait tenté, dans chaque zone altitudinale, d'échantillonner toute la gamme des cours d'eau, l'effet de l'altitude ne peut jamais être vraiment séparé de l'effet « taille du cours d'eau », parce que, au cours de ce type d'étude, plus on monte en



altitude, plus l'échantillonnage est restreint à de petits affluents. Cette difficulté dans la recherche des causes, débat scientifique toujours d'actualité, n'ôte rien à la mise en évidence d'une stratification altitudinale nette.

- La zonation latitudinale ne l'est pas moins. Le tableau 6-3 indique la présence des espèces strictement forestières pour les différents secteurs étudiés de la côte orientale. Par espèces strictement forestières, nous entendons des espèces capturées soit en forêt soit en lisière, mais jamais dans les milieux ouverts. Chacun de ces six secteurs est identifiable sur la carte 5-8. Nous avons également indiqué le nombre de stations où chaque espèce a été capturée. Dans le cas de formes aussi localisées, un grand nombre d'entre elles ne sont connues que d'un seul site, malgré cela la structure du tableau reste significative (elle a moins d'une chance sur mille d'être due au hasard, nous l'avons testé sur des permutations aléatoires des stations de captures, à l'aide du logiciel ADE-4 de Chessel et al.). Les recouvrements entre les différents secteurs sont très faibles et pour la plupart dus à la proximité géographique. Le cas des *Chimarra* sp.AU et sp.AV est particulier. Ce sont des espèces de lisière, habitant les reliques forestières des Hautes-Terres centrales, qui sont autant des formes d'altitude que des formes forestières. Nous observons donc une double zonation, altitudinale et latitudinale, de la zone forestière orientale.

Ces deux zonations perpendiculaires (étant donné la disposition Nord Sud de la ligne de crêtes) créent un « quadrillage » qui se traduit par un extrême morcellement faunistique.

#### **4.4. La sous-famille des Paulianodinae Ross, 1956.**

Cette sous-famille a été créée pour une seule espèce malgache, originaire du Tsaratanana. Elle ne comprend donc qu'un seul genre, endémique de la Grande Ile : *Paulianodes* Ross, 1956. Il présente une combinaison de caractères archaïques et spécialisés, aussi les considérations sur son origine phylogénique restent-elles spéculatives. Il s'agit d'un élément originel de la faune malgache. L'inventaire réalisé par le L.R.S.A.E. a découvert seize espèces supplémentaires, mettant en évidence le fait qu'il s'agit d'un élément constitutif de la faune benthique des rivières forestières malgaches.

La figure 6-4 indique la localisation et le profil écologique des sites de captures. Ils sont situés, soit sur l'escarpement oriental, soit sur les Hautes-Terres centrales. En réalité, leur point commun est d'être en forêt humide primaire. Les espèces des Hautes Terres proviennent, l'une de l'Ankaratra, où subsiste un lambeau de la forêt humide de

basse montagne, les deux autres de la forêt d'Anjozorobe, qui appartient aux forêts humides d'altitude moyenne. Ce bloc forestier, qui sépare la dépression du lac Aloatra des collines herbeuses du Nord de Tananarive, est encore bien conservé ; il contient les seules localités de capture de *Paulianodes* qui soient situées en dehors des aires protégées.

Les sites de capture sont de petits cours d'eau ; on ne les capture jamais à plus de dix kilomètres des sources. En revanche, la distribution altitudinale du genre est large ; on les rencontre à plus de 1.500 m sur le Marojezy et l'Andringitra et à moins de 100 m dans l'Andohahela. Les espèces se situent dans des créneaux altitudinaux plus restreints. Cela a été montré pour l'ensemble des Philopotamidae de l'Andringitra (tableau 8-3). Cela est vrai également pour les *Paulianodes* du massif du Marojezy, où *Paulianodes* sp. R a été capturée dans la zone des 1.600 m, *Paulianodes* sp. Q dans les zones 1.200 et 700 m et *Paulianodes* sp. O dans les zones 700 et 500 m (tableau 8-3). Pour les autres régions, nous ne disposons pas d'une gamme de prélèvements assez étendue, les forêts étant cantonnées à une zone altitudinale limitée.

Enfin, le micro-endémisme dans le genre *Paulianodes* est particulièrement net. Chaque point de la carte 6-4 correspond à une, deux, voire trois espèces, mais aucune espèce n'a été capturée sur deux zones différentes.

#### **4.5. La sous-famille des Philopotaminae Ulmer, 1903.**

Ils sont considérés comme la lignée archaïque. Ce sont des animaux d'eau froide, très rhéophiles. Ils constituent, par exemple, l'essentiel de la faune de la région paléarctique, avec notamment le genre euro-méditerranéen *Philopotamus*. Deux genres ont une répartition quasi-mondiale : *Dolophilodes* Ulmer, 1909, qui se rencontre dans les régions orientale, australienne, afrotropicale, néotropicale et néarctique ; *Wormaldia* McLachlan, 1865, qui se rencontre dans les régions orientale, australienne, afrotropicale, néotropicale et holarctique. Ils sont donc présents sous les Tropiques mais cantonnés aux torrents des zones montagneuses. En Afrique subsaharienne, un peu moins d'une dizaine d'espèces sont très localisées dans les forêts de montagne des massifs orientaux (Ruwenzori, Usambara...) et dans la province du Cap, dont le climat est de type méditerranéen. A Madagascar, les deux genres sont présents. *Wormaldia pauliani* Ross, 1956 a été décrite des forêts du Tsaratanana, elle n'a pas été retrouvée car le massif du Tsaratanana est en dehors de la zone inventoriée par notre équipe. Neuf autres espèces ont été capturées, dont six sur le seul massif du Marojezy. *Dolophilodes* a été capturé, pour

la première fois à Madagascar, sur des torrents forestiers dans les massifs de l'Andringitra et d'Andohahela.

D'après Ross (1956), le genre *Wormaldia* est apparu au cours du Crétacé en Amérique du Nord et s'est dispersé, au cours du Paléocène, en Asie, en Europe, en Afrique et à Madagascar. En Afrique, le genre est rare et localisé aux torrents forestiers et montagneux (Ghana, Cameroun, Afrique orientale). La colonisation de Madagascar, depuis l'Afrique ou l'Inde, par des adultes aériens est attestée pour des espèces potamiques, abondantes dans les savanes et aux basses altitudes (voir les exemples des genres *Amphipsyche* ou *Potamyia*). Toutefois, que cela soit possible à des genres forestiers, rhithriques et généralement montagnards reste spéculatif. D'autant que les échanges génétiques en forêt semblent faibles, comme l'indique la stratification latitudinale que nous observons dans toutes les familles. C'est une question qui demeure ouverte ; les Glossosomatidae posent exactement le même problème.

Les Philopotaminae, offrent une situation étonnamment proche de celle que nous avons décrite pour les Paulianodinae. Les espèces sont strictement localisées dans les forêts humides orientales (figure 6-5), aucune capture n'a été effectuée dans les reliques forestières des Hautes-Terres centrales. Toutes les stations sont situées dans des aires protégées. Comme chez Paulianodiinae, le micro-endémisme paraît être de règle. Si l'on examine le profil écologique (figure 6-5), les Philopotaminae sont plus nettement cantonnés aux petits cours d'eau que les Paulianodinae (ils n'ont jamais été capturés à plus de quatre kilomètres des sources). Il s'agit donc d'un groupe épithrique caractéristique. En revanche, la distribution altitudinale est presque complète. Par comparaison aux Paulianodiinae, elle est un peu décalée vers le haut, s'étageant de 300 à 1.900 m d'altitude. De la même façon, cette large distribution s'accompagne d'une très faible valence écologique des espèces. L'exemple des captures à différents niveaux altitudinaux sur le massif du Marojezy est encore plus net que pour les Paulianodinae : chacune des six espèces n'a été capturée qu'à un seul niveau altitudinal (tableau 8-3).

#### **4.6. La sous-famille des Chimarrinae Wallengren, 1891.**

Cette sous-famille comprend un petit genre néotropical (*Chimarrhodella*, Lestage, 1925 ; neuf espèces récemment revues par Blahnik & Holzenthal, 1992a), mais surtout le genre *Chimarra* Stephens, 1829, qui est la *success story* des Philopotamidae. Il est présent partout sauf en Antarctique ainsi que sur quelques îles et archipels isolés. Il est toutefois peu représenté en Europe, où l'on ne connaît que *C. marginata* Linné, 1767. La majorité

des espèces sont tropicales. Cette adaptation aux eaux chaudes s'est accompagnée d'une conquête des milieux potamiques, c'est-à-dire des grandes rivières et des fleuves. Le nombre d'espèces décrites dépasse 350. La plupart d'entre elles l'ont été au cours des trente dernières années (Blahnik & Holzenthal, 1992b) et nombre de collections sont en attente, faute de systématicien. Ainsi, Chantaramongkol & Malicky (1989) estiment la seule faune asiatique à 500 espèces. Ces chiffres ne prennent pas en considération la faune malgache, riche d'au moins quatre-vingt espèces.

Si les larves sont morphologiquement très homogènes et laissent supposer, qu'au niveau fonctionnel, elles jouent des rôles similaires, les adultes des diverses espèces présentent des différences assez importantes, en particulier au niveau des pièces génitales mâles. La phylogénie du genre est fondée, en majeure partie, sur les travaux de Ross (1956) ; les lignées africaines ont été redéfinies récemment (Gibon, sous-presse). Un caractère essentiel à prendre en considération pour cette étude est l'évolution du dixième segment abdominal, caractère dont la polarité ne pose pas de difficulté et qui permet de résumer l'histoire du groupe. Le dixième segment abdominal est, chez les formes les plus archaïques, massif et très sclérifié, formant un toit au dessus de l'appareil phallique. Cette situation est connue chez des espèces d'Amérique du Sud, berceau du genre ; le groupe le plus archaïque est le groupe *moselyi*, créé par Ross pour quelques espèces brésiliennes. Le genre va coloniser l'Amérique du Nord, puis l'Asie. Au cours de cette progression géographique, l'évolution morphologique se poursuit. Le dixième segment abdominal se divise en trois éléments, une plaque dorsale et deux latérales. Puis la plaque dorsale devient membraneuse. Ces espèces ont été nommées par Ross (1956) : groupe *digitata*, un groupe d'espèces asiatiques particulièrement bien représenté en Inde. Chez certaines lignées plus évoluées, la plaque dorsale disparaît. C'est à ce stade que le genre, en provenance d'Asie, colonise le continent africain. L'évolution ultérieure en Afrique est plus obscure. Chez les groupes les plus répandus, les plaques latérales du dixième segment se divisent en deux. Chaque sous-élément évolue individuellement et parfois fusionne à nouveau ou partiellement avec l'autre, voire disparaît. La description de *C. lacroixi* ne permet pas de situer cette première espèce malgache dans la phylogénie du genre et Ross suppose que l'île a été colonisée à partir du continent africain. Bien qu'un travail considérable d'inventaire et d'étude morphologique reste à effectuer, en particulier en Afrique centrale, ce scénario est plausible et probable au vu des espèces actuellement connues sur le continent (Gibon, sous-presse).

En revanche, il est absolument incompatible avec certaines des espèces découvertes à Madagascar. En effet, suivant ce schéma, toutes les espèces malgaches devraient dériver d'une ou de plusieurs souches africaines et présenter, éventuellement, quelques apomorphies supplémentaires. Or, cela n'est pas le cas. Le peuplement malgache est polyphylétique. Il nécessite une révision complète de l'histoire et de la phylogénie du genre. Il comprend effectivement des espèces appartenant à trois groupes africains : les groupes *cereris*, *dybowskina* et *hoogstraali*. L'origine africaine de ces groupes est nette. Très riches en espèces sur le continent africain, ils comportent, à Madagascar, peu d'espèces (tableau 8-1). L'une d'elles, *C. dybowskina* est la seule qui ne soit pas endémique, largement distribuée en Afrique occidentale et centrale. Les populations malgaches diffèrent légèrement des populations de Côte d'Ivoire, avec lesquelles nous les avons comparées, mais ces variations restent dans l'amplitude habituelle des variations d'origine géographique habituellement observées.

Le peuplement malgache comprend également sept espèces offrant les caractéristiques de la lignée la plus archaïque, le groupe *moselyi*. Nous les désignons sous l'appellation « groupe archaïque », étant donné qu'aucune de ces formes n'est actuellement décrite et en attendant une étude comparative détaillée avec les espèces sud-américaines. Cette lignée est typiquement gondwanienne, elle serait à rechercher en Nouvelle Zélande ou en Australie. Elle n'est pas ou plus présente sur le continent africain.

La majorité des espèces malgaches appartient au groupe *digitata*, créée par Ross pour des espèces indiennes, mais qui est répandu jusque dans la région australienne (Nouvelle-Guinée, Neboiss, 1986). Ici encore, nous constatons la présence à Madagascar d'une lignée absente, en l'état actuel des connaissances, sur le continent africain. Ce groupe est le plus riche en espèces, nous en avons répertorié trente cinq, réparties en six sous-groupes.

Enfin le groupe baptisé "des géants" (à cause de leurs tailles nettement supérieures à celle des autres lignées) nous pose une réelle énigme phylogénétique. Il offre des caractères très évolués, inhabituels chez les *Chimarra*, notamment à l'appareil phallique. Le dixième segment abdominal est constitué de deux éléments latéraux, symétriques et non divisés secondairement, sans que l'on puisse savoir si ces éléments sont les homologues des plaques latérales, après disparition de la plaque centrale, ou résultent d'une simple division du dixième segment. Nous ne pouvons pas le considérer comme une forme archaïque et on ne connaît ni espèce voisine, ni stade évolutif intermédiaire à Madagascar ou en Afrique.

#### 4.6.1. Le groupe archaïque

Sept espèces ont été découvertes, la figure 6-6 en indique les localités de capture et leurs profils écologiques. Ce sont des formes de basse altitude (le groupe n'est jamais capturé au dessus de 1.200 m) mais elles offrent des profils écologiques très variés. En conséquence, le groupe est réparti sur la majeure partie de l'île. Quatre espèces sont strictement forestières, cantonnées aux petites rivières et géographiquement localisées : *Chimarra* sp. AB sur la Montagne d'Ambre, *Chimarra* sp. BB sur le Marojezy, *Chimarra* sp. BJ dans la région de Tamatave et *Chimarra* sp. AG dans les massifs de l'Andringitra et d'Andohahela. C'est la situation qui a été décrite pour les Paulianodiinae et les Philopotaminae, à la nuance près que ces espèces s'éloignent un peu plus des sources. On note également que *Chimarra* sp. AG est présent à la fois sur l'Andringitra et l'Andohahela.

Les trois autres espèces offrent des profils écologiques très distincts. *Chimarra* sp. AL colonise un large gradient de distance à la source mais n'est jamais rencontrée sur les petits affluents forestiers. Elle est capturée, soit en forêt sur de grandes rivières, soit en zone de forêt dégradée ou de formations secondaires sur tout type de cours d'eau. Sa distribution géographique connue comprend les bassins du Rianila, de la Namorona et de la Mananjary. *Chimarra* sp. AI est distribué sur tout le versant occidental, on le rencontre sur tout le gradient de distance à la source. Sa présence est exceptionnelle au dessus de 1.000 m d'altitude.

Enfin, *Chimarra* sp. E présente un profil écologique très particulier, ne se rencontrant que sur quelques grandes rivières du Sud-ouest, où il est rare. Il est remarquable de constater la présence de cette espèce sur ces biefs, alors qu'elle est absente en amont et en aval. Ce phénomène a été discuté par Gibon & Andriambelo (1999) qui mettent en évidence une répartition analogue chez les Hydropsychidae. Ces sites sont ceux des zones de piémont. En amont, les affluents sont soumis à des régimes hydrologiques présentant une grande variabilité, à de fortes charges de matières en suspension, voire à un assèchement annuel ; la faune y est pauvre, constituée surtout de *Chimarra* sp. AH, l'espèce la plus tolérante à la turbidité. En aval, le cours principal devient plus lent et les zones de rapides moins nombreuses, les conditions sont alors défavorables aux Philopotamidae et seul *Chimarra* sp. AH est capturé dans ce type de situation. La zone intermédiaire de piémont réalise un compromis acceptable entre la forte variabilité des affluents et le calme des grands fleuves de plaine.

#### 4.6.2. Le groupe des géants

Ce groupe compte onze espèces. La figure 6-7 en indique les localités de capture et leurs profils écologiques. Dix d'entre elles présentent des situations écologique et géographique identiques à celles décrites pour les Paulianodiinae. Ce sont des espèces strictement forestières, plutôt cantonnées sur les hauts cours, à moins d'une quinzaine de kilomètres des sources, mais occupant ensemble la quasi-totalité du gradient altitudinal. Enfin, ces formes offrent un micro-endémisme marqué, chacune n'est connue que d'un massif forestier. En revanche, *Chimarra* sp. AS est présente sur la majeure partie de la Grande Ile : sur le versant oriental depuis Andohahela au Sud jusqu'au massif du Marojezy au Nord, sur le versant occidental une présence sporadique sur les Hautes-Terres centrales et sur le haut bassin du Mandrarè. Son profil écologique indique une large distribution altitudinale et une distance à la source supérieure à celle des autres espèces du groupe (6,5 km en moyenne contre 2 pour les autres espèces).

#### 4.6.3. Le groupe *digitata*, sous-groupe AA

Ce groupe compte treize espèces, les figures 6-8 et 6-9 en indiquent les localités de capture et leurs profils écologiques. Six espèces (*Chimarra* sp. G, C. sp. BG, C. sp. S, *Chimarra* sp. AC, C. sp. AO et C. sp. AR) présentent des situations écologique et géographique identiques à celles décrites pour les Paulianodiinae. Ce sont des espèces strictement forestières, plutôt cantonnées sur les hauts cours, à moins d'une quinzaine de kilomètres des sources, mais occupant ensemble la quasi-totalité du gradient altitudinal. Enfin ces formes offrent un micro-endémisme marqué ; chacune n'est connue que d'un massif forestier (tableau 6-3). Deux espèces se démarquent un peu de ce schéma classique.

- C. sp. W n'est connue que de la région de Tamatave. Il est un peu moins cantonné aux petits cours d'eau et se rencontre en dehors des milieux forestiers.
- C. sp. AA est une espèce des milieux ouverts capturée sur la Montagne d'Ambre et le bassin de la Tsiribihina. Notre échantillonnage entre ces deux régions est insuffisant pour émettre une quelconque hypothèse au sujet de cette répartition atypique.

Enfin, cinq espèces présentent des distributions étendues et des profils écologiques particuliers. Trois sont caractéristiques des zones de transition forestières ou de déboisement (*Chimarra* sp. I, *Chimarra* sp. AV et *Chimarra* sp. B), deux sont des espèces potamiques des milieux ouverts (*Chimarra* sp. Y et *Chimarra* sp. AQ).

- *Chimarra* sp. I est capturé depuis Andohahela au Sud jusqu'au massif du Marojezy au Nord. C'est une espèce caractéristique de la limite supérieure des forêts orientales et des

formations végétales des hautes altitudes (zone à Ericaceae, fourrés de *Philippia*), il est également présent dans les zones de dégradation des reliques forestières des Hautes-Terres centrales, en particulier dans les régions d'Ankazobe et d'Anjozorobe. Son profil écologique indique, en conséquence, une localisation sur de petites rivières d'altitude (quelques localités assez basses existent sur le versant occidental du massif d'Andohahela).

- *Chimarra* sp. B est également capturé dans des zones de lisière et de forêt dégradée, son profil est celui d'une espèce de petite rivière de basse altitude. Elle est connue du Sud de l'île.
- Troisième espèce des transitions forestières, *Chimarra* sp. AV présente une distribution latitudinale complète depuis Andohahela au Sud jusqu'à la Montagne d'Ambre au Nord. Elle est moins liée aux hautes altitudes que *Chimarra* sp. I. Dans les régions de Tamatave et de Fort-Dauphin, elle se rencontre au niveau de la mer.
- *Chimarra* sp. Y est potamique, sporadiquement capturée dans l'Ouest de l'île. Il s'agit, comme *Chimarra* sp. E (cf. groupe archaïque), d'une espèce de piémont.
- *Chimarra* sp. AQ est une forme vicariante orientale de *Chimarra* sp. Y, connue du Sud-est (bassins de la Manampanihy et de la Manampatrana).

#### 4.6.4. Le groupe *digitata*, sous-groupe AF

Ce sous-groupe comprend six espèces, la figure 6-11 en indique les localités de capture et leurs profils écologiques. Il est forestier mais indique une tendance potamique. Il est intéressant de noter que cette tendance s'accompagne de distributions géographiques plus larges.

- *Chimarra* sp. BE (forêts d'Anjozorobe), *Chimarra* sp. BF (forêt de l'île Sainte-Marie) et *Chimarra* sp. P (forêt de Ranomafana) constituent le sous-ensemble épirhithrique ; les trois espèces étant très localisées.
- *Chimarra* sp. AF présente une situation atypique, étant l'une des rares espèces forestières rhithriques de la Côte orientale à présenter une distribution latitudinale qui ne soit pas ponctuelle. Elle est capturée dans les massifs forestiers de Ranomafana, de l'Andringitra et d'Andohahela (tableau 6-3), ce qui la limite quand même au Sud-est malgache. Ces captures s'étagent de 100 à 1.200 m d'altitude, mais il est difficile de comparer ce gradient à celui des autres forestières, trop localisées pour que les données soient significatives.



- *Chimarra* sp. L se rencontre depuis de petits affluents très proches des sources jusqu'aux plus grandes rivières que nous ayons échantillonnées dans les forêts primaires. Elle est signalée dans le massif forestier de Ranomafana et dans celui de l'Andringitra.
- Enfin, *Chimarra* sp. AJ est l'espèce la plus potamique, c'est également la seule du sous-groupe à être capturée dans des paysages de formations secondaires (savoka).

#### 4.6.5. Le groupe *digitata*, sous-groupe AN

Ce sous-groupe ne comprend que quatre espèces, qui sont remarquablement proches. Elles constituent quatre formes vicariantes habitant respectivement la Montagne d'Ambre, la côte orientale, le Sud-ouest du bassin du Mandrare et le bassin de la Betsiboka (figure 6-10). L'origine géographique de cette vicariance est clairement indiquée par la similitudes des profils écologiques et la séparation des aires de répartition.

Ecologiquement, il présente de fortes différences avec les Philopotamides étudiés ci-dessus. 1) Ce sont des espèces de basse altitude, jamais capturées au dessus de 750 m. 2) La tendance potamique est forte. Elles ne sont pas cantonnées aux petits affluents, mais montrent une forte affinité pour les rivières de taille moyenne, jusqu'à 60 km des sources sur le versant occidental et 80 km sur le versant oriental. 3) Enfin, ce n'est pas un groupe de la forêt humide primaire, mais un groupe caractéristique de la transition forestière et des formations secondaires.

- *Chimarra* sp. O, dans le Sud-ouest, est une espèce du bush à Didiereaceae.
- *Chimarra* sp. AN est capturé dans toutes les zones de déforestation des collines de la côte orientale, il est absent des forêts primaires, mais également des plaines littorales trop ouvertes ; il est caractéristique des régions de culture du riz pluvial (tavy).
- *Chimarra* sp. Q est une espèce des zones basses de la Montagne d'Ambre, capturée en aval des forêts primaires du Parc National, dans des sites où la végétation est souvent constituée de forêts sèches et de plantations.

#### 4.6.6. Le groupe *digitata*, sous-groupe AP

Ce groupe compte cinq espèces, la figure 6-12 en indique les localités de capture et les profils écologiques. La carte et le profil sont identiques à ceux décrits chez les Paulianodiinae. Ce sont des espèces strictement forestières, plutôt cantonnées sur les hauts cours, à moins d'une dizaine de kilomètres des sources. Les captures de l'ensemble du groupe, peu nombreuses, sont étagées de 500 à 1.300 m d'altitude. Le micro-endémisme

est marqué, chaque espèce n'est connue que d'un massif forestier (*Chimarra* sp. K dans l'Andringitra, *Chimarra* sp. AP à Andohahela, *Chimarra* sp. AP à Ranomafana, *Chimarra* sp. AZ et CH sur le Marojezy).

#### 4.6.7. Le groupe *digitata*, sous-groupe BI

Ce groupe comprend quatre espèces, la figure 6-14 en indique les localités de capture et les profils écologiques. Trois sont extrêmement localisées sur de petits cours d'eau en forêt primaire, suivant un schéma désormais classique : *Chimarra* sp. Z sur la Montagne d'Ambre, *Chimarra* sp. N dans l'Andringitra et *Chimarra* sp. BI sur le Marojezy). *Chimarra* sp. J s'en distingue par un profil écologique légèrement décalé vers les grandes rivières et une aire de répartition qui inclut les forêts de l'Andringitra et celle de Ranomafana.

#### 4.6.8. Le groupe *digitata*, sous-groupe AU

Ce groupe ne comprend qu'une seule espèce, *Chimarra* sp. AU, la figure 6-13 en indique les localités de capture et les profils écologiques. Son originalité morphologique est associée à un profil écologique et une répartition géographique qui ne le sont pas moins. C'est (avec *Chimarra* sp. AV) l'une des deux espèces forestières (c'est-à-dire jamais capturée en dehors des forêts humides primaires) dont la répartition latitudinale à Madagascar est complète (quoique probablement discontinue), puisqu'elle est capturée au Nord sur la Montagne d'Ambre, au centre sur le bassin du Rianila et au Sud sur le massif d'Andohahela.

#### 4.6.9. Les espèces isolées

L'appellation « espèces isolées » est empruntée à Schmid (1987) qui l'utilise pour des espèces que l'on ne peut situer avec certitude dans la phylogénie d'un taxon. Une espèce isolée est évidemment différente d'un groupe monospécifique, que l'on peut situer, même grossièrement, dans l'histoire évolutive du groupe. La présence de ces espèces à Madagascar implique une longue histoire du genre sur l'île. Certaines lignées sont apparues puis ont disparu en abandonnant une ou deux espèces isolées que l'on ne peut, aujourd'hui, rapprocher des autres formes existantes, puisque toutes les étapes intermédiaires ont disparu.

C'est le cas de trois *Chimarra* malgaches qui n'appartiennent à aucun des groupes reconnus au cours de ce travail. La figure 6-12 en indique les localités de capture et les profils écologiques. Deux d'entre eux sont voisins (*Chimarra* sp. AX et *Chimarra* sp. X)

et constituent en réalité un groupe isolé. L'originalité morphologique est associée à des profils écologiques peu fréquents, comme nous l'avons déjà noté dans le cas de *Chimarra* sp. AU.

- Le profil écologique de *Chimarra* sp. D est celui d'une espèce de piémont, qui a été décrit pour *Chimarra* sp. E (groupe archaïque) ou *Chimarra* sp. Y (groupe de *digitata*, sous-groupe de AA). C'est une espèce rare capturée sur de grandes rivières des milieux ouverts du versant occidental.
- *Chimarra* sp. AX et *Chimarra* sp. X sont probablement deux formes vicariantes, la première du bassin de la Manampatrana, la seconde de la région du Rianila. Ce sont également des espèces rares et potamiques mais sur le versant oriental.

#### 4.6.10. Le groupe *hoogstraali*

Ce groupe a été créé par Ross (1956) pour des espèces restées proches des premières lignées de *Chimarra* ayant atteint le continent africain. Une seule espèce de ce groupe a été capturée à Madagascar : *Chimarra* sp. A.

La figure 6-15 en indique les localités de capture et les profils écologiques. En comparaison des lignées que nous venons d'étudier, les *Chimarra* appartenant aux groupes *hoogstraali*, *dybowskina* et *cereris*, les trois lignées d'origine africaine, sont plus fréquentes et leurs distributions sont plus vastes. Pour faciliter la lecture des profils écologiques et les comparaisons entre espèces, le tableau 6-4 présente, pour chaque versant, les médianes des altitudes et des distances de la source.

*Chimarra* sp. A est une espèce de basse altitude, que l'on ne rencontre plus au-dessus de 1.000 m ; l'altitude médiane des captures est de 345 m, avec une différence marquée entre l'Est : 43 m et l'Ouest : 753 m. C'est une limite altitudinale qui traduit une préférence pour des eaux plus chaudes. En revanche, il est présent sur la majeure partie du gradient de distance de la source, nous l'avons capturé entre 0,5 et 110 km des sources, avec une préférence pour les petits cours d'eau.

Il s'agit donc d'une espèce thermophile, ce qui limite sa distribution aux basses altitudes. Elle évite les trop fortes charges en matières sédimentaires, ce qui limite sa répartition sur le versant occidental aux cours supérieurs et à quelques sites exceptionnels.

#### 4.6.11. Le groupe *dybowskina*

Ce groupe comprend une petite dizaine d'espèces africaines (Gibon, sous presse) très proches du groupe asiatique *tsuda* créé par Ross (1956). Elles sont, en l'état actuel de nos connaissances, assez localisées à l'exception de *C. dybowskina*.

Deux espèces sont présentes à Madagascar : *Chimarra* sp. AW et *Chimarra* sp. AK. La figure 6-16 indique leurs localités de capture et les profils écologiques.

- *Chimarra* sp. AK présente un profil et une répartition géographique proches de ceux de *Chimarra* sp. A. Les différences observées proviennent d'une légère préférence de *Chimarra* sp. AK pour des eaux plus fraîches et donc des altitudes un peu plus élevées.
- *Chimarra* sp. AW ne présente que quelques légères variations morphologiques avec *C. dybowskina*. Cette dernière espèce a été décrite du Congo par Navàs (1931). Elle est également présente au Togo, au Burkina Faso, en Côte d'Ivoire, en Guinée et au Mali. *C. divergena* du Ghana et *C. falcifera* du Katanga en sont probablement des synonymes juniors. *C. caboverdensis*, des Iles du Cap Vert, est une population isolée légèrement modifiée, ayant donc un statut identique à celui de la population malgache. Cette espèce occupe une position écologique analogue à celle décrite pour *Chimarra* sp. A et pour *Chimarra* sp. AK. Les trois espèces sont souvent associées ; *Chimarra* sp. AW est, de loin, la plus fréquente, probablement en raison d'une meilleure tolérance aux charges sédimentaires. On la rencontre parfois dans les exutoires des zones rizicoles.

#### 4.6.12. Le groupe *cereris*

Le groupe *cereris* est homogène, il est proche du groupe *dybowskina* mais présente quelques spécialisations, notamment aux appendices inférieurs et à l'appareil phallique (Gibon, sous presse). L'origine du groupe est clairement africaine. Il comprend la plupart des espèces savanicoles du continent, ainsi que quelques espèces forestières. Elles sont généralement cantonnées aux basses altitudes (voir, au chapitre 4, les exemples de *C. callasae*, *C. sassandrae*, *C. minima* et *C. intexta*). Deux espèces voisines ont été capturées à Madagascar, *Chimarra* sp. AH et *Chimarra* sp. C. La figure 6-17 en indique les localités de capture et les profils écologiques.

Sur le tableau 6-4, nous observons que toutes les espèces des trois groupes d'origine africaine sont capables de coloniser des cours d'eau dont la distance de la source varie de moins d'un kilomètre à plus de cent. Il permet de distinguer les groupes *hoogstrali* et *dybowskina*, dont les valeurs médianes sont de 6 ou 7 km, du groupe *cereris* dont les

valeurs médianes sont situées entre 20 et 30 km. Les deux espèces du groupe *cereris* sont donc plus tolérantes aux fortes charges sédimentaires, ce qui leur permet de coloniser les régions du Sud-ouest. *Chimarra* sp. AH l'est un peu plus que *Chimarra* sp. C, ce qui explique qu'il présente les maxima de capture et de distance de la source (aussi bien à l'Est qu'à l'Ouest), bien que *Chimarra* sp. C ait une préférence potamique plus marquée (aussi bien à l'Est qu'à l'Ouest).

- *Chimarra* sp. AH est le Philopotamide le plus fréquemment rencontré à Madagascar. Nous l'avons rencontré dans presque toutes les zones de l'île, aussi bien sur le versant oriental qu'occidental, dans le Sud et sur la Montagne d'Ambre. Il n'est absent que des Hautes-Terres centrales. Son profil écologique, indique d'ailleurs une limite altitudinale supérieure située vers 1.000 m. En revanche, elle colonise toutes les largeurs de rivières. Une observation intéressante est la dissymétrie Est/Ouest liée à la différence de température entre les deux versants. L'altitude médiane des captures est 360 m sur le versant occidental. La plupart des stations orientales sont situées sur la plaine côtière, leur altitude médiane est de 43 m. à l'Est qu'à l'Ouest.
- *Chimarra* sp. C est irrégulièrement répandu dans l'Ouest et le Sud-ouest, localement abondant sur le versant oriental et au pied de la Montagne d'Ambre ; il est pratiquement absent des Hautes-Terres centrales. Sa répartition géographique est assez semblable à celle de *Chimarra* sp. AH, mais il est moins fréquent sur le versant occidental et plus fréquent sur le versant oriental. Ceci indique une préférence pour des eaux un peu plus fraîches. En revanche, l'examen des profils écologiques indique deux décalages notables. 1) *Chimarra* sp. C est localisé à plus haute altitude sur le versant oriental, l'altitude médiane des captures est de 280 m (42 seulement pour *Chimarra* sp. AH). Sur le versant occidental, l'altitude moyenne est de 230 m (360 pour *Chimarra* sp. AH). 2) *Chimarra* sp. C présente une préférence potamique plus marquée, la distance médiane aux sources étant de 28 km (celle de *Chimarra* sp. AH est de 21,5 km).

## 5. Les Hydropsychoida

Les Hydropsychoida constituent, avec les Philopotamoidea, la grande lignée des constructeurs de filets de capture. Ils sont bien représentés à Madagascar puisque toutes les grandes familles sont présentes. La liste des familles est identique à celle du continent africain : Psychomyiidae, Ecnomidae, Dipseudopsidae, Polycentropodidae et Hydropsychidae.

### 5.1. Psychomyiidae

Les larves des Psychomyiidae construisent de longs tubes de soie souvent renforcés par des grains de sable ou de petits éléments végétaux. Elles se nourrissent sur le substrat, de périphyton et de petites particules organiques ; elles ne sont ni des filtreuses, comme les Hydropsychidae ou les Philopotamidae, ni des racleuses, comme les Glossosomatidae ou les Helicopsychidae.

Les Psychomyiidae constituent une famille à répartition mondiale, mais leur présence est généralement discrète. Il y a peu d'espèces, souvent localisées, aux densités faibles. On distingue trois sous-familles. La plus répandue est celle des Psychomyiinae, qui comprend, entre autres, les genres *Tinodes* et *Lype*. Les Paduniellinae ont été créées pour le genre *Paduniella*, représenté par quelques espèces dans la région afrotropicale, et les Xiphocentroninae pour le genre *Xiphocentron*, dont la distribution est limitée aux régions néarctique et néotropicale. A Madagascar, trois genres ont été mis en évidence au cours du programme PEC VII : *Tinodes*, *Lype* et *Paduniella*.

La figure 6-18 indique la répartition des localités de captures de la famille et la figure 6-19 leur profil écologique. Les effectifs capturés sont souvent faibles et, en conséquence, la distribution est sous-estimée. Le profil écologique indique que les Psychomyiidae sont potentiellement présents sur la totalité du gradient d'altitude et de distance de la source. En revanche, la carte nous montre une répartition très sélective qui inclut les forêts humides, la zone de transition forestière et quelques régions protégées sur le versant occidental (piémont de l'Ankaratra, tampoketsa d'Ankazobe, hauts cours du Mandrare et Montagne d'Ambre). Les Psychomyiidae sont absents de la côte occidentale mais également des secteurs les plus déforestés de la côte orientale (régions littorales des bassins de la Efaho, de la Manampatrana, de la Namorona et de la Mananjary). Une analyse au niveau générique

montre que sur les trois genres présents, deux sont caractéristiques des forêts primaires (*Lype* et *Tinodes*), alors que le troisième (*Paduniella*) l'est des zones de transition.

- Le genre *Lype* présente la distribution géographique et le profil écologique des taxons caractéristiques des forêts humides primaires (figure 6-20). On remarquera, en particulier, sa présence sur tout le gradient altitudinal et sa disparition au delà d'une dizaine de kilomètres des sources. Il possède une forte homogénéité morphologique et l'étude au niveau spécifique n'a pas été abordée.
- Le genre *Tinodes* est moins fréquemment capturé que *Lype*, mais montre une distribution et un profil écologique semblables (figure 6-21). C'est un genre caractéristique des forêts humides orientales. On notera que *Tinodes* n'a pas été capturé dans l'Andringitra et que *Lype* ne l'a pas été à Ranomafana, ce qui est probablement dû à un échantillonnage insuffisant (ces deux genres ne sont jamais abondants). Les travaux de systématique en cours recensent cinq espèces, chacune localisée à un secteur géographique. Le schéma de répartition des espèces est donc identique à celui décrit pour les Paulianodiinae.
- En revanche, Le genre *Paduniella*, beaucoup plus fréquent que les précédents, présente une répartition et un profil écologique différents (figure 6-22). Il est presque absent en forêt et rare sur les petits cours d'eau. Il est bien réparti sur le versant oriental en dessous de la limite des 1.100 m d'altitude. Il est moins fréquent sur le versant occidental, où il monte un peu plus et atteint 1.400 m. Le fait qu'il soit absent des grandes rivières de l'Ouest est dû à leurs fortes charges en matières sédimentaires.

## 5.2. Polycentropodidae

Les larves construisent des abris en soie, de formes très diverses selon les genres et généralement ouverts aux deux extrémités. Certains genres sont filtreurs, à la façon des Hydropsychidae mais avec un système plus léger puisque uniquement à base de soie ; un exemple typique est celui du genre *Neureclipsis*. D'autres sont prédateurs, l'abri en soie est alors, à la fois, un dispositif de camouflage et un moyen de détecter les proies par vibration ; un exemple typique est celui du genre *Nyctiophylax*.

C'est une famille à répartition mondiale. Son importance écologique est souvent supérieure à celle des Psychomyiidae. Les Polycentropodidae comprennent deux sous-familles : les Pseudoneureclipsinae, représentés à Madagascar par le genre *Pseudoneureclipsis*, et les Polycentropodinae représentés à Madagascar par les genres *Nyctiophylax* et *Polycentropus*. Leur importance écologique dans les régions afrotropicale

et malgache est mineure. Les répartition (figure 6-23) et profil écologique (figure 6-24) de la famille à Madagascar sont identiques à ceux des Psychomyiidae.

- Le genre *Pseudoneureclipsis* est représenté par une dizaine d'espèces. Il est présent dans toutes les régions (figure 6-26), mais évite les forêts humides primaires et les hautes altitudes, on ne le rencontre plus au dessus de 1.500 m d'altitude. Il est peu fréquent sur les petits cours d'eau. Par ailleurs, sur le versant occidental, il évite les grands fleuves, la distance à la source maximale à laquelle nous l'ayons capturé est de 80 km.
- Le genre *Polycentropus* est représenté à Madagascar par une seule espèce. Sa répartition (figure 6-27) est très différente de celle des *Pseudoneureclipsis*, quelques points de capture sont situés dans la zone forestière humide, mais la majorité, en particulier ceux du versant occidental, sont situés au dessus de la forêt dans la végétation d'altitude ou dans les zones à Ericaceae. C'est une espèce d'eau froide, jamais capturée à basse altitude, même sur la côte orientale où les eaux claires ne manquent pas. Si l'on compare son profil écologique à celui du genre *Pseudoneureclipsis*, on s'aperçoit de leur complémentarité. Sur le versant oriental, *Pseudoneureclipsis* monte jusqu'à 1.100 m, alors que *Polycentropus* apparaît vers 1.000 m; sur le versant occidental, on observe un peu plus de chevauchement altitudinal entre 700 et 1.400 m, mais *Polycentropus* est alors cantonné aux petites rivières, à moins d'une dizaine de kilomètres des sources ; *Pseudoneureclipsis* est capturé sur des cours d'eau un peu plus importants.
- Le genre *Nyctiophylax* est représenté par seize espèces (figure 6-25). Comme le genre *Pseudoneureclipsis*, il n'est pas ni particulièrement forestier, ni restreint aux très petits cours d'eau. En revanche, il présente probablement des exigences supérieures en ce qui concerne la clarté des eaux, ce qui explique sa rareté sur le versant occidentale, où il ne dépasse pas la distance de cinquante kilomètres des sources. Il occupe tout le gradient altitudinal

### 5.3. Dipseudopsidae

Les Dipseudopsidae sont des Trichoptères massifs, de grande taille (jusqu'à 40 mm d'envergure). Les larves vivent dans les courants plutôt faibles, dans des zones de sédiments fins et souvent sur les troncs immergés. Elles y tissent de longs tubes de soie ramifiés recouverts de vase ou de sable, souvent enfoncés de plusieurs centimètres dans le sédiment (Gibbs, 1968). Elles se nourrissent de matériaux organiques rassemblés à l'aide de brosses situées sur les tarsi.



Cette famille est présente dans les régions tropicales de l'Ancien Monde où elle est peu diversifiée. A Madagascar, elle est représentée par le genre *Dipseudopsis* et comprend dix-neuf espèces. Une synthèse a été publiée par Ross & Kingsolver (1959).

#### 5.4. Ecnomidae

Ce sont des Trichoptères de petite taille dont l'envergure dépasse rarement 10 mm. Les larves vivent dans les courants calmes, souvent signalées des rives lacustres. Elles construisent des galeries sinueuses en soie, incorporant du sable ou divers matériaux organiques. Leur nourriture est constituée de périphyton et de fines particules organiques qu'elles récoltent sur le substrat.

Cette famille est présente dans toutes les régions faunistiques du globe à l'exception de la région néarctique. Elle comprend neuf genres. Trois sont présents en Afrique (*Ecnomus*, *Psychomyiellodes* et *Parecnomina*). *Parecnomina* est un petit genre (4 espèces) des montagnes d'Afrique centrale. *Psychomyiellodes* est un genre endémique africain qui comprend une dizaine d'espèces préférant les eaux calmes des zones potamiques ou des lacs (Marlier, 1962). Le genre *Ecnomus* est répandu dans les zones tropicales de l'Ancien Monde, il atteint l'Australie (où il compte au moins quarante espèces) mais pas la Nouvelle Zélande. La région Paléarctique est assez pauvre. La faune afrotropicale est particulièrement riche avec plus de soixante espèces ; notons que de nombreuses espèces restent à décrire. Sur le continent africain, les *Ecnomus* sont présents dans toutes les zones bioclimatiques (des forêts aux déserts) et sur tous les types de cours d'eau (Gibon, 1992). A Madagascar l'inventaire réalisé par le L.R.S.A.E. a mis en évidence neuf *Ecnomus* et quarante deux *Psychomyiellodes*, tous endémiques.

- Le genre *Ecnomus* présente à Madagascar un profil écologique caractéristique (figure 6-28). Il colonise les eaux chaudes. A deux exceptions près, il dépasse peu les mille mètres d'altitude sur le versant occidental et reste cantonné dans la plaine côtière sur le versant oriental. Avec une préférence potamique, il est fréquent dans la zone de climat sahélien et tolère la forte variabilité hydrologique et les charges sédimentaires élevées du versant occidental. La figure 6-29 indique les répartitions géographiques et les profils écologiques de trois espèces. 1) *Ecnomus* sp. D est l'exception, elle n'est connue que des prairies d'altitude, au pied du Pic Boby sur le versant occidental du massif de l'Andringitra. 2) *Ecnomus* sp. B est typiquement une espèce potamique de basse altitude. Sur le versant oriental, on la rencontre sur le Mangoro, dans le fossé tectonique de l'Alaotra-Mangoro, une région qui présente les caractéristiques climatiques des

Hautes-Terres centrales. 3) Enfin, *Ecnomus* sp. A est caractéristique des rivières du Sud-ouest malgache.

- Le genre *Psychomyiellodes* présente un profil écologique très différent. Il est présent sur toute l'île mais extrêmement rare dans le Sud-ouest et sur la côte occidentale où il cède la place aux *Ecnomus*. Il est également quasiment absent des petits cours d'eau forestiers. En revanche, il est très bien représenté dans la zone de transition forestière, dans les formations secondaires et les régions littorales du versant oriental et sur les Hautes-Terres centrales. Les quarante deux espèces offrent des types de répartition variés. A titre d'exemple, la figure 6-31 indique les répartitions géographiques et les profils écologiques de trois espèces. 1) *Psychomyiellodes* sp. F est caractéristique de la zone du tavy, un type de répartition déjà décrit pour *Chimarra* sp. AN. 2) *Psychomyiellodes* sp. K présente un type de répartition décrit pour les *Chimarra* des groupes *hoogstrali* et *dybowskina*. 3) *Psychomyiellodes* sp. AE est l'une des rares à habiter les forêts humides primaires. On ne la connaît que du massif forestier de Périnet-Lakato.

Si l'on compare l'Afrique à Madagascar, il y a, entre *Ecnomus* et *Psychomyiellodes*, un curieux échange de rôle. Le genre riche en espèces et relativement ubiquiste en Afrique devenant plus pauvre et plus écologiquement spécialisé à Madagascar, et inversement. Si nous supposons que le genre *Ecnomus* a colonisé Madagascar depuis l'Afrique, il y a une forte probabilité que la ou les espèces colonisatrices aient été des espèces de basse altitude, appartenant à ces formes savaniques capables de recoloniser rapidement les cours d'eau sahéliens temporaires (cf. chapitre IV), plutôt que des espèces rhithriques et montagnardes. Le même raisonnement est concevable si nous supposons que le genre *Psychomyiellodes* a colonisé l'Afrique depuis Madagascar, une hypothèse recevable car : 1) Madagascar compte maintenant 84% des espèces du genre, 2) il n'y a aucune raison que les mouvements n'aient lieu que dans un sens (la direction des alizés favoriserait plutôt le sens Madagascar Afrique). Mais cela reste purement spéculatif en l'état actuel des connaissances phylogéniques.

## 5.5. Hydropsychidae

Cette famille constitue un des éléments dominants du benthos des eaux courantes dans le monde entier.

Les larves se distinguent par la sclérisation marquée des trois segments thoraciques et par la présence de branchies ramifiées sur l'abdomen et les deux derniers

segments thoraciques. On note également, sur la face ventrale des segments abdominaux VIII et IX, la présence de petits sclérites munis de fortes soies.

Elles construisent de remarquables filets de captures auxquels sont souvent associées des retraites bâties à l'aide de petits cailloux. Wallace (1975) a mis en évidence la tendance, à l'intérieur des genres, à utiliser un maillage de taille standard et donc une forme de spécialisation dans une certaine gamme de matériaux récoltés. Les observations réalisées dans les zones tropicales montrent souvent soit des filets complètement colmatés, soit une importante proportion des populations qui ne construisent pas de filets, probablement du fait de l'abondance de nourriture (Statzner, 1982). Une autre caractéristique intéressante des larves d'Hydropsychidae est la présence de stries transversales sur la face ventrale de la tête. Il s'agit de stries stridulatoires que la larve gratte à l'aide d'une proéminence ou grattoir située sur le fémur. Ce comportement est lié à la défense du territoire (le filet et sa zone active) vis-à-vis des autres larves d'Hydropsychidae (Johnstone, 1964).

Deux sous-familles sont présentes à Madagascar, les Oestropsinae (genres *Aethaloptera*, *Polymorphanus*, *Amphipsyche*, *Leptonema* et *Macrostemum*) et les Hydropsychinae (genres *Hydropsyche*, *Potamyia* et *Cheumatopsyche*). Par rapport à la faune continentale, il faut noter la présence de *Potamyia*, genre asiatique et néarctique, et l'absence de *Protomacronema*, un genre endémique de la région afrotropicale, qui comprend peu d'espèces, mais abondantes et largement distribuées (Statzner & Gibon, 1984).

La figure 6-32 représente la carte des localités de capture de la famille à Madagascar. La distribution des Hydropsychidae s'étend à l'ensemble de l'île. On note la relative pauvreté de la côte occidentale en raison des conditions hydrologiques, c'est un phénomène général qui affecte toutes les familles. Les Hydropsychidae et les Leptoceridae y sont les familles les mieux représentées. La figure 6-33 représente le profil écologique de la famille qui est présente sur la totalité des gradients d'altitude et de distance de la source, ceci tant sur le versant occidental que sur le versant oriental.

#### 5.5.1. Le genre *Hydropsyche*

C'est le genre le plus riche de la famille. Il est présent dans toutes les régions faunistiques, exceptée la zone néotropicale. Les larves sont présentes dans la plupart des milieux lotiques et sont collecteuses filtreuses. L'alimentation est variable suivant les espèces et les saisons (diatomées, algues, détritits et matières organiques diverses, animaux). En Afrique et à Madagascar, les *Hydropsyche* sont rares et localisés aux zones montagneuses.

Une seule espèce a été capturée, qui forme, avec l'espèce réunionnaise et l'espèce mauricienne, un petit groupe très homogène. Assez rare, nous ne l'avons rencontré que sur les bassins du Rianila et de la Manampanihy, où elle ne dépasse pas la limite des 1.200 m d'altitude (figure 6-34). Notre hypothèse est qu'il s'agit d'une espèce inféodée aux grandes rivières, à basse altitude et en zone forestière. Ce type de milieu a disparu de notre zone d'étude, il ne subsiste que dans le Sud (région de la Manampanihy) et dans le Nord entre la presqu'île de Masoala et le bassin du Rianila, région que nous n'avons pratiquement pas explorée.

### 5.5.2. Le genre *Potamyia*

Le genre *Potamyia* offre un curieux mélange de caractères. Il possède la tête globuleuse, les longues antennes et l'aile postérieure élargie des Macronematinae, la furca 1 des ailes postérieures caractéristique du genre *Hydropsyche* et des genitalia très proches de ceux des *Cheumatopsyche*. De ce fait, de nombreuses espèces asiatiques ont été longtemps incluses à tort dans d'autres genres. *Potamyia* était considéré comme un petit genre sibérien et Nord-américain. Récemment Malicky (comm. pers.) et Barnard (*in litt.*) ont confirmé la richesse de la faune indochinoise et la présence de quelques espèces en Inde. Nous avons alors examiné plusieurs collections africaines ainsi que l'iconographie bibliographique disponible ; aucun élément ne permet de soupçonner la présence du genre *Potamyia* sur le continent africain. En revanche, huit espèces sont abondantes et largement réparties à Madagascar. L'absence du genre sur le continent africain ainsi que son origine indochinoise font d'une colonisation de Madagascar à partir du continent indien, l'hypothèse la plus probable.

Le genre *Potamyia* est présent dans toutes les régions à l'exception de la plaine littorale occidentale (figure 6-35). A l'Ouest, il est présent sur la totalité du gradient altitudinal, mais, à l'Est, on ne le rencontre plus au-dessus de 1200 m. Le profil écologique (figure 6-35) indique un genre potamique. Les espèces présentent de larges distributions. A titre d'exemple, les profils écologiques des deux espèces les plus fréquentes (*Potamyia* sp. E sur la figure 6-36 et *Potamyia* sp. F sur la figure 6-37) illustrent bien le décalage altitudinal entre les deux versants. On notera :

- sur chaque versant, un décalage altitudinal entre les deux espèces (*Potamyia* sp. E préférant les zones un peu plus hautes) ;
- pour chaque espèce, un décalage altitudinal entre les deux versants.

Cela est dû à la combinaison d'une différence de température moyenne entre les deux versants et d'une différence de préférence écologique entre les deux espèces.

### 5.5.3. Le genre *Cheumatopsyche*

Le genre est présent dans toutes les régions faunistiques, exceptée la zone néotropicale où il est remplacé par un genre voisin *Smicridea*. Il est très semblable au genre *Hydropsyche*, quoique légèrement plus petit. Il le remplace écologiquement dans les zones plus chaudes. En Afrique, les *Cheumatopsyche* sont représentés par une cinquantaine d'espèces qui dominent les fleuves et rivières des basses altitudes, surtout dans les savanes soudaniennes et sahéliennes où les conditions sont moins favorables. La situation taxinomique est assez confuse. Nombre d'espèces ont été décrites au début du siècle avec une précision qui s'avère aujourd'hui insuffisante, d'autres présentent une large distribution et des variations morphologiques sur lesquelles des diagnoses spécifiques ont parfois été établies. Enfin, les genitalia sont extrêmement simples et les modifications du dixième segment abdominal difficiles à représenter. Une révision a été ébauchée pour les espèces d'Afrique occidentale (Statzner, 1984 ; Gibon et al., 1994), elle mériterait d'être poursuivie et étendue à l'ensemble du continent, car pour les hydrobiologistes le groupe présente la même importance que le genre *Hydropsyche* en Europe.

A Madagascar, le genre est très bien représenté, avec 39 espèces inventoriées, à peine moins que la richesse de l'ensemble du continent africain. A l'instar du genre *Chimarra*, il est polyphylétique. Trois grandes lignées sont identifiables : le groupe des espèces noires (24 espèces), le groupe des espèces brunes (10 espèces) et le groupe des Hautes-Terres (5 espèces). La figure 6-38 représente les localités de capture de l'ensemble du genre et leur profil écologique. Le genre est présent sur l'ensemble de l'île et détermine, à lui seul, la fréquence de la famille (de même que le genre *Macrostemum*). Le profil écologique indique une colonisation de la totalité des gradients d'altitude et de distance de la source, ceci tant sur le versant occidental que sur le versant oriental. Sur ce profil, nous avons représenté séparément les stations où le genre n'a pas été capturé, pour mieux faire apparaître les limites écologiques du genre. On note qu'il est rare dans la plaine littorale orientale et sur les très petits cours d'eau du versant occidental. En revanche, aux basses altitudes (en dessous de 700 m) du versant occidental, il est exceptionnellement fréquent et ne manque que sur certaines très grandes rivières (plus de 100 km des sources).

### 5.5.3.1. Les espèces noires

Les espèces noires sont nommées ainsi à cause de la coloration noir foncé des adultes. Ce caractère n'existe pas en Afrique occidentale où la majorité des espèces sont brunes avec des ailes plus moins tachetées ou marbrées, quelques espèces sont noires mais leurs ailes sont alors tachées de blanc de façon apparente et contrastée (*C. sexfasciata*, *C. albomaculata*). Nous soupçonnons qu'une coloration noire présente, en forêt ombrophile, un avantage adaptatif car les corrélations entre l'habitat (forêt ou savane) et la coloration (sombre ou pâle) sont très fréquentes (*Macrostemum*, *Chimarra*, *Setodes* etc.). Le groupe des espèces noires se caractérise par deux apomorphies remarquables. 1) La présence d'une branche secondaire sur le deuxième article des appendices inférieurs ; ce caractère évoluant, chez certaines espèces jusqu'à une scission longitudinale complète. 2) L'absence des deux (parfois quatre) lobes sétifères terminaux à l'extrémité du dixième segment abdominal.

Ces deux caractères distinguent immédiatement les espèces noires à l'intérieur du genre *Cheumatopsyche* (une diagnose générique est fournie par Schmid, 1980). Ce groupe est à ajouter à la longue liste des spécificités faunistiques malgaches, mais les connaissances actuelles sur la phylogénie du groupe ne permettent pas encore d'en tirer toutes les implications concernant la biogéographie historique.

Sur les 24 espèces du groupe, 21 sont forestières, rhithriques et géographiquement localisées. La carte de répartition et le profil écologique (figure 6-39) sont caractéristiques de cette situation que nous avons décrite, par exemple, pour les Paulianodiinae. Trois espèces (*Cheumatopsyche* sp. X, *Cheumatopsyche* sp. H et *Cheumatopsyche* sp. BF) sont plus potamiques. Elles sont rares mais présentent (au moins pour deux d'entre elles) des répartitions géographiques plus vastes (figure 6-39).

### 5.5.3.2. Les espèces des Hautes-Terres

Les espèces des Hautes Terres constituent un petit groupe morphologiquement très homogène caractérisé par un développement et un élargissement marqué des lobes sétifères terminaux du dixième segment ; ils apparaissent comme deux bosses arquées en vue latérale, plus ou moins saillantes selon les espèces.

Les cinq espèces sont fréquentes et forment un élément dominant du peuplement des Hautes-Terres centrales. Leurs profils écologiques (figures 6-40, 6-41 et 6-42) sont distincts mais possèdent deux points communs. 1) Une préférence pour les eaux fraîches.

Les captures en dessous de 1.000 m sur le versant occidental sont rares, la plupart sont géographiquement marginales (Montagne d'Ambre, bassin du Mandrare). 2) Ils sont absents des petites rivières de la forêt humide primaire.

- *Cheumatopsyche* sp. L est l'espèce la plus fréquente (figure 6-41). Elle colonise les Hautes-Terres centrales et le versant oriental. Elle évite les zones où les effets de la déforestation sont les plus accentués (régions littorales des bassins de la Namorona et de la Manampatrana).
- *Cheumatopsyche* sp. I est une espèce d'altitude (figure 6-42) qui ne descend pas au-dessous de 1.100 m sur le versant occidental et de 600 m sur le versant oriental (cet écart entre les deux versants correspond au différentiel de température).
- *Cheumatopsyche* sp. C est surtout capturé sur le versant occidental (figure 6-40). Il ne pénètre sur le versant oriental que dans le Sud-est (bassins de la Efaho et de la Manampanihy).
- *Chimarra* sp. V est une forme vicariante de *Cheumatopsyche* sp. C, cantonnée au piémont de la Montagne d'Ambre (figure 6-42).
- *Cheumatopsyche* sp. M n'est capturé que sur le versant oriental, en aval du front de déforestation (figure 6-40). Il ne s'élève pas au-dessus de 1.400 m, mais est présent ici et là dans la plaine littorale.

### 5.5.3.3. Les espèces brunes

Les espèces brunes regroupent les autres espèces, qui ne présentent aucune spécificité morphologique particulière par rapport à la faune du continent. Ce regroupement est probablement polyphylétique. Deux des espèces sont d'ailleurs difficiles à distinguer des formes continentales vicariantes. Il s'agit de *Cheumatopsyche* sp. A qui appartient au complexe *C. falcifera* (Ulmer, 1930) et de *Cheumatopsyche* sp. BG qui se distingue très peu de *C. lesnei* (Mosely, 1932). Le statut spécifique de ces formes ne sera pas facile à établir. Enfin, si l'on tient compte du fait que *Cheumatopsyche* sp. BI est une espèce décrite de l'archipel des Comores : *C. vala* Malicky, 1992, le taux d'endémisme du genre est d'un peu moins de 94%.

Alors que, schématiquement, les espèces noires sont celles de la forêt humide primaire et que les espèces des Hautes-Terres sont, justement, surtout présentes sur les Hautes-Terres centrales, les espèces brunes dominent les peuplements des plaines

occidentales ; ces dernières sont cependant présentes dans tous les milieux et leurs profils écologiques sont très variés.

Quatre espèces sont caractéristiques du versant occidental. Elles tolèrent les fortes charges sédimentaires et la variabilité climatique qui le caractérisent. Elles sont souvent capturées ensemble mais se discriminent en fonction de l'altitude. Les espèces les plus « basses » sont également les plus potamiques.

- *Cheumatopsyche* sp. BG (figure 6-44), l'espèce la plus sahélienne, ne dépasse pas les 800 m. On ne la rencontre jamais à moins de 10 km des sources. A quelques rares exceptions, sa répartition est limitée à la plaine côtière.
- La répartition de *Cheumatopsyche* sp. BI (figure 6-45) inclut celle de *Cheumatopsyche* sp. BG. Mais, *Cheumatopsyche* sp. BI atteint les 1200 m, ce qui lui permet de coloniser le Moyen Ouest et la région de Fianarantsoa.
- *Cheumatopsyche* sp. A (figure 6-43) a une répartition presque identique à celle de *Cheumatopsyche* sp. BI. Il est néanmoins plus fréquent au dessus de 1000 m et atteint 1300 m. En revanche, il est plus rare dans la plaine côtière (au-dessous de 500 m).
- *Cheumatopsyche* sp. O (figure 6-46), l'espèce des Hautes-Terres centrales, est rare au-dessous de 1000 m, mais atteint 1900 m. Elle colonise, sur le versant oriental, le fossé tectonique du Mangoro.

Sur la côte orientale la distribution des différentes espèces est moins structurée.

- *Cheumatopsyche* sp. E (figure 6-43) et *Cheumatopsyche* sp. N (figure 6-43) sont des espèces forestières, la première de l'Andringitra, la seconde de Ranomafana et du Rianila.
- *Cheumatopsyche* sp. BH (figure 6-44) et *Cheumatopsyche* sp. G (figure 6-46) sont des espèces de la transition forestière. Leur distribution sur les bassins est curieusement alternée. *Cheumatopsyche* sp. BH est présente dans les régions du Rianila et de l'Andringitra. *Cheumatopsyche* sp. G, dans les régions de Ranomafana et de Fort Dauphin.
- *Cheumatopsyche* sp. J (figure 6-46) est une forme vicariante de *Cheumatopsyche* sp. G qui se rencontre à la Montagne d'Ambre et sur quelques stations de la côte nord-ouest.



- Enfin, *Cheumatopsyche* sp. T (figure 6-44) est une espèce endémique de la Montagne d'Ambre.

#### 5.5.4. Le genre *Aethaloptera*

Le genre est présent en Asie, en Afrique et à Madagascar. Il comprend un petit nombre d'espèces à la systématique difficile, dont deux en Afrique et probablement une seule à Madagascar. Ce sont des insectes de grande taille dont l'envergure peut atteindre 40 mm.

L'espèce malgache présente la particularité d'être à la fois nettement potamique (figure 6-48) et très rare (elle n'est présente que sur 1% des sites de capture). Il est probable que les fortes charges sédimentaires des grandes rivières malgaches saturent les filets de capture de ce genre microphage.

#### 5.5.5. Le genre *Polymorphanisus*

Ce sont des insectes de grande taille dont l'envergure peut atteindre 45 mm. La biologie larvaire est particulière. En effet, ces dernières se rencontrent dans les zones de courant, mais colonisent des fissures dans le substrat ou des galeries dans des bois morts ou certaines tiges de macrophytes. Leur alimentation est principalement composée d'algues planctoniques qu'elles filtrent en créant, par des mouvements ondulatoires réguliers de l'abdomen, un courant d'eau qui traverse un filet fin et simple. Marlier (1962) les caractérise comme « pêcheur actif de plancton ».

Le genre est présent en Asie tropicale, en Afrique et à Madagascar. Il comprend peu d'espèces dont une demi-douzaine en Afrique et une seule à Madagascar : *P. guttatus* (Navàs, 1934). Elle est très rare (capturée sur 0,7% des sites de capture), fortement associée au genre *Hydropsyche*. Son profil écologique indique qu'il s'agit d'une espèce plutôt potamique des zones forestières, qui a probablement disparu en même temps que les forêts des basses altitudes (figure 6-48).

#### 5.5.6. Le genre *Leptonema*

Le genre *Leptonema* est présent en Amérique du Sud, en Afrique et à Madagascar. Les larves vivent dans les milieux lotiques, avec une préférence pour les courants élevés. Elles construisent des retraites munies de filets de captures assez voisines de celles des *Hydropsychinae*. Il est d'ailleurs intéressant de noter que bien qu'appartenant sans ambiguïté aux *Oestropsinae* (par les caractères de l'adulte, mais également par la structure des branchies), les larves de *Leptonema* ressemblent, à première vue, bien plus à celles

des Hydropsychinae, avec cependant une taille supérieure (25 mm pour les plus grandes, contre 17 ou 18 chez les *Hydropsyche*).

*Leptonema* est l'un des rares genres de Trichoptères malgaches à avoir été étudié avant l'inventaire du L.R.S.A.E. Flint et al. (1987) ont décrit ou recensé sept espèces. Chvojka & Sykora (1999) ont décrit récemment *L. aconicum* et une forme nouvelle est en cours d'étude à l'Université d'Antananarivo. La richesse spécifique est probablement un peu plus élevée car toutes ces espèces sont souvent très localisées. La figure 6-47 indique la carte des localités de capture et la figure 6-48 leur profil écologique. *Leptonema* occupe à la fois les forêts humides primaires et la transition forestière. Il colonise tout le gradient altitudinal, se rencontre jusqu'à 15 km des sources sur le versant occidental et 40 sur le versant oriental.

#### 5.5.7. Le genre *Amphipsyche*

Le genre est répandu en Asie tropicale en Afrique et à Madagascar. Une seule espèce a été capturée au cours du programme. Elle est fréquente (capturée sur 15% des sites). Sa répartition géographique est vaste, l'espèce est présente dans toutes les régions à l'exception des forêts ombrophiles orientales. Son profil écologique indique une forte tendance potamique (figure 6-47).

#### 5.5.8. Le genre *Macrostemum*

Le genre *Macrostemum*, africain et asiatique, est très proche du genre américain *Macronema*, avec lequel il a longtemps été confondu. C'est l'un des rares genres de Trichoptères connu depuis longtemps de la Grande Ile, d'où il a été signalé pour la première fois par Rambur en 1842. Il y constitue une des composantes les plus fréquentes et les plus régulières de la faune des fleuves et rivières (nous l'avons capturé sur 68% des stations étudiées).

La systématique du genre cache bien des difficultés sous une apparente simplicité. De grande taille et offrant des colorations alaires vives et contrastées qui tranchent avec l'élégance discrète qui caractérise la majorité des Trichoptères, les *Macrostemum* ont parfois été décrits à partir du seul motif de l'aile antérieure, qui peut être sujet à des variations géographiques ou individuelles. En revanche, les pièces génitales, dont les caractères présentent une grande sûreté en morphosystématique, sont simples, peu sclérifiées et homogènes. En conséquence, des espèces ont été confondues ou considérées comme des sous-espèces. En étudiant la faune ivoirienne, Statzner & Gibon (1984) ont montré que l'étude interne de l'extrémité distale de l'appareil phallique permettait une bonne distinction des espèces. Ceci nécessite une étude microscopique fine, mais offre une

parfaite corrélation avec le motif de l'aile, les caractères larvaires, les répartitions géographiques et les préférences écologiques.

A Madagascar, les *Macrostemum* sont les Trichoptères les plus fréquemment capturés. Les diverses espèces sont réparties dans toutes les situations écologiques. Contrairement aux *Chimarra* ou aux *Cheumatopsyche*, il n'a pas été possible de distinguer des lignées distinctes.

- Deux espèces, très proches et difficiles à distinguer, *M. adpictum* et *M. graphicum* sont parmi les plus fréquentes de la faune malgache. Elles occupent tous les milieux sauf les petites rivières des forêts humides primaires. Leurs aires de répartition (figures 6-49 et 6-50) se distinguent par le fait que *M. adpictum* est peu présent sur le versant oriental (on ne le rencontre que dans les régions de la Namorona, de la Lokoho et de la Manampanihy), alors que *M. graphicum* a été capturé partout où nous avons échantillonné. En revanche, *M. adpictum* est plus fréquent et plus répandu sur le versant occidental en particulier à basse altitude et sur les grandes rivières. Les deux espèces coexistent sur la plupart des sites des Hautes-Terres centrales.
- Une espèce nettement potamique, *M. madagascariense*, est capturée dans les plaines côtières et dans celle du Mangoro (figure 6-52), souvent dans les zones de piémont. Le profil écologique indique un caractère potamique assez exclusif. Ceci n'est pas fréquent, car de nombreuses espèces « potamiques » colonisent également les petits cours d'eau et sont, en réalité, indifférentes à la taille de la rivière plutôt que réellement potamiques (voir l'exemple de *Cheumatopsyche* sp. BI).
- Un groupe d'espèces cantonnées aux petits cours d'eau des forêts humides primaires et présentant un micro-endémisme marqué. Une situation identique à celle décrite chez les Paulianodiinae ou les espèces noires du genre *Cheumatopsyche* et qui semble de règle chez les groupes typiquement forestiers. La carte de répartition (figure 6-52) inclut très classiquement les régions forestières de l'Andringitra, de Lakato, de la Mandraka, d'Anjozorobe et du Marojezy ; le profil écologique indique un groupe rhithrique distribué sur la majeure partie du gradient altitudinal.
- Le groupe *marabe* est également cantonné aux forêts humides primaires. Les populations de chaque région forestière peuvent être distinguées sur la base de caractères morphologiques fins situés à l'appareil phallique et de quelques variations de coloration des ailes. Il est probable que nous observions un phénomène de spéciation déjà très avancé. Le groupe est présent sur le versant oriental depuis les chaînes Anosyiennes jusqu'à la Montagne d'Ambre (figure 6-51). Il est également présent dans les forêts

d'Ankazobe sur les Hautes-Terres centrales. Le profil écologique montre, par rapports aux autres espèces forestières un décalage des stations vers des distances aux sources un peu plus élevées.

- *Macrostemum placidum* est une espèce du versant oriental (figure 6-51). La localisation des captures indique une espèce caractéristique du front de déforestation. Ce type de répartition a été décrit pour *Chimarra* sp. AN (figure 6-10), c'est également, de manière moins nette, celui de *Cheumatopsyche* sp. N.
- *Macrostemum* sp. K est une espèce rare et potamique du versant occidental (figure 6-51). Sa distribution est vaste, nous l'avons capturée dans le Sud-ouest et sur le bassin de la Betsiboka. Ce type de répartition a été décrit pour *Chimarra* sp. E (figure 6-6) et pour *Chimarra* sp. Y (figure 6-8), c'est celui d'une espèce de piémont.
- Enfin, *Macrostemum* sp. N est l'espèce des zones marécageuses littorales de la côte orientale et du complexe des Pangalanes (figure 6-51).

## 6. Les Limnephiloidea

Avec les Limnephiloidea, nous abordons l'ancien sous-ordre des Integripalpia, c'est-à-dire, très schématiquement, les Trichoptères à fourreaux. Ils comprennent deux superfamilles, les Limnephiloidea et les Leptoceroidea.

Les Limnephiloidea constituent, en nombre d'espèces, la principale superfamille des zones paléarctiques et néarctiques. Ecologiquement, elle domine les zones froides, autant des hautes altitudes que des hautes latitudes. La famille des Limnephilidae, qui en constitue l'élément le plus important, est quasiment absente des zones afrotropicale et malgache, seulement signalée de quelques sommets éthiopiens ainsi que du Hoggar. Trois familles sont présentes à Madagascar, les Pisuliidae avec les genres *Pisulia* et *Dyschimus*, les Lepidostomatidae avec le seul genre *Goerodes* et les Goeridae avec le seul genre *Goera*.

### 6.1. Pisuliidae

Les larves se rencontrent dans les amas de feuilles mortes à partir desquelles elles se nourrissent, à proximité des zones de source ou sur les bords des ruisselets forestiers. Elles sont souvent, au moins en ce qui concerne les espèces appartenant au genre *Pisulia*, récoltées en dehors de l'eau (Stoltze, 1989) et une larve de *Dyschimus* provient d'une cavité située dans un tronc d'arbre (Marlier, 1947). Cette famille offre un micro-endémisme marqué, lié à sa localisation près des sources dans les forêts de montagne.

Les Pisulides constituent une petite famille dont la distribution est limitée aux régions afrotropicales et malgaches. Elles sont, par ailleurs, restreintes aux petits cours d'eau montagneux des régions forestières. La plupart des espèces sont donc signalées des montagnes d'Afrique orientale, quelques unes d'Afrique du Sud et une du Ghana.

A Madagascar, la famille qui n'était connue que par une seule espèce, *Dyschimus madagascariensis* (Stoltze, 1989), est bien représentée, puisque le programme PEC VII a mis en évidence 22 espèces. Ceci représente une augmentation de l'effectif mondial de cette famille de 146%. La distribution des Pisuliidae malgaches confirme leur affinité pour les forêts humides (figure 6-53). On remarquera une grande amplitude altitudinale. La distribution s'étage du niveau de la mer (sur quelques petits affluents côtiers de la région de Tamatave) jusque vers 2000 m (en particulier sur le massif de l'Andringitra). En revanche, les Pisuliidae sont un peu plus présents sur les Hautes-Terres centrales, en altitude (grossièrement au dessus de 1000 m) et à proximité des reliques forestières (forêts d'Ankazobe ou de l'Ankaratra). Le micro-endémisme est très apparent. En l'état actuel des

connaissances, deux espèces, seulement, ont une distribution qui n'est pas limitée à un petit nombre de stations voisines : *Pisulia* sp. V, capturée sur les bassins du Rianila et de la Manampanihy, et *Pisulia* sp. U capturée dans le massif forestier d'Anjozorobe, sur le massif de l'Ankaratra et un peu plus au Sud dans la région de l'Itremo (figure 6-54).

## 6.2. Lepidostomatidae

Les larves des Lepidostomatidae se rencontrent dans des eaux plutôt vives et claires, là où se trouvent des dépôts de feuilles mortes ou d'autres matières végétales en décomposition.

La famille est caractérisée par l'importance et la diversité des caractères sexuels secondaires des mâles, ce qui lui avait valu le surnom de « curiosity shop ». Ces caractères ont été à l'origine de la création de nombreux genres plus ou moins valides, alternativement mis en synonymie et rétablis. Une révision mondiale du groupe s'impose.

Les Lepidostomatidae constituent une famille d'importance moyenne mais à large répartition ; elle n'est absente que des régions australiennes et néotropicales. Présente surtout en Asie, elle colonise également l'Afrique et Madagascar, où elle se cantonne aux régions montagneuses.

*Goerodes* est seul présent à Madagascar (figure n°6-55). Nous avons répertorié dix espèces. La répartition géographique du genre, de même que le profil écologique, sont très semblables à ceux des Pisuliidae, à cette différence près que les Lepidostomatidae sont plus fréquemment capturés. On notera, sur la carte, un lien très apparent avec les forêts humides orientales et leurs reliques des Hautes Terres centrales. Mais les *Goerodes* sont également présents dans les formations secondaires à Ericaceae qui remplacent la forêt humide sur les sommets des Hautes-Terres centrales. La distribution altitudinale s'étage du niveau de la mer à près de 2000 m (c'est à dire la totalité du gradient échantillonné). Enfin, sur le versant occidental, les captures en dessous de 1000 m d'altitude sont exceptionnelles. Les espèces échappent à la règle du micro-endémisme des formes liées aux forêts humides et présentent de vastes distributions. Ainsi, *Goerodes* sp. I, l'espèce des zones les plus élevées, se rencontre du Pic Boby (Andringitra) à Anjozorobe, *Goerodes* sp. J, qui colonise des zones nettement plus basses, se rencontre de Ranomafana jusqu'à la Montagne d'Ambre (figure 6-56).

### 6.3. Goeridae

Les fourreaux des larves de Goerides sont caractéristiques, ils sont munis de deux rangées latérales de pierres, plus grosses que celles du tube central et qui jouent le rôle de ballast, favorisant l'adhérence au substrat dans les zones de courants élevés. Les larves, généralement torrenticoles, se trouvent sur les rochers et grosses pierres dont elles raclent le périphyton et les fines particules organiques.

Les Goeridae constituent une famille de faible importance mais à vaste répartition, absente seulement d'Australie et de la zone néotropicale. Elle est surtout orientale, mais quelques espèces sont présentes en Afrique où elles sont localisées dans la province du Cap et dans les montagnes d'Afrique orientale.

*Goera* est le seul genre présent à Madagascar. La richesse spécifique est moins élevée que chez les autres genres forestiers, puisque deux espèces seulement sont actuellement reconnues (mais des travaux sont encore en cours, W. Gall, comm. pers.). *Goera* a été capturé dans toutes les forêts humides échantillonnées (figure 6-57). Sur le bassin du Rianila, qui a été moins transformé par la déforestation que ceux de la Manampatrana et de la Matitanana, on le rencontre sur de grandes rivières, assez loin des sources. Il faut noter également une grande amplitude altitudinale, depuis le niveau de la mer (vers Andohahela) jusque près de 2000 m dans les prairies d'altitude du massif de l'Andringitra.

## 7. Sericostomatoidea

Les Sericostomatoidea forment une petite superfamille, longtemps rattachée aux Leptoceroidea. Elle est représentée à Madagascar par les Helicopsychoidea (genre *Helicopsyche*), les Sericostomatidae (genre *Cheimachera*), qui sont deux familles mineures mais de répartition mondiale, ainsi que par les Petrothrincidae, qui étaient avant leur découverte à Madagascar endémiques de la Province du Cap. Deux autres familles pourraient être recherchées à Madagascar les Barbarochthonidae et les Hydrosalpingidae.

- Les Barbarochthonidae constituent une famille monospécifique. *Barbarochthon brunneum* Barnard, 1934 est endémique de la Province du Cap. Les larves colonisent une grande variété de cours d'eau et se nourrissent de végétaux aquatiques.
- les Hydrosalpingidae constituent une autre famille monospécifique. *Hydrosalpinx sericea* Barnard, 1934 est également endémique de la Province du Cap. Les larves

colonisent les cours d'eau acides aux hautes altitudes, où elles se nourrissent en raclant les substrats rocheux.

### 7.1. Petrothrincidae

Très peu d'observations biologiques ont été réalisées sur les larves. Le fourreau, construit en grain de sable, est aplati en coquille de Patelle à bords antérieur et latéraux élargis. Cette construction est assez semblable à celle du genre *Thremma*. On la suppose adaptée aux substrats rocheux et aux courants élevés. Les larves sont du type « racleur de substrat ».

La famille a été créée par Scott (1985) pour trois espèces de la province du Cap décrites par Barnard (1934) dans le genre *Petrothrincus*, genre longtemps considéré comme « incertae sedis » (Marlier, 1962). Sa présence à Madagascar a été découverte par Olàh (*in litt.*), puis Weaver (1997) a décrit le genre *Gyrocarisa*, voisin de *Petrothrincus* pour trois espèces malgaches des forêts du Parc National de Ranomafana. L'inventaire mené par le L.R.S.A.E. a mis en évidence douze espèces supplémentaires et considérablement élargi l'aire de répartition (figure 6-58).

Le profil écologique est atypique. Le genre occupe tout le gradient altitudinal, ce qui est classique, mais l'altitude permet de distinguer entre les espèces. Sur le versant occidental, il ne dépasse pas la limite de dix kilomètres des sources, mais sur le versant oriental il est présent sur de grandes rivières (jusqu'à 73 km des sources). Il est absent de la plupart des petits cours d'eau des forêts humides primaires. Sa distribution est plus centrée sur la zone de transition forestière que sur la forêt elle-même. Une particularité qu'il partage avec le genre *Goera*, dont le profil écologique est assez voisin (figure 6-57).

### 7.2. Helicopsychidae

Ce sont des Trichoptères de petite taille. Les larves sont remarquables par la structure spiralée du fourreau, elles se nourrissent en raclant les substrats rocheux.

Les Helicopsychides constituent une famille d'importance moyenne à répartition cosmopolite mais dispersée et d'affinités tropicales. Elle est principalement néotropicale et orientale et paraît absente de grandes régions (Afrique occidentale, Europe du Nord...), (Johanson, 1997). Dans cette famille homogène, le genre *Helicopsyche* représente près de 90% des espèces. Trois petits genres sont localisés au Sud-est asiatique, à la Nouvelle Zélande et à l'Amérique centrale. En Afrique orientale, dix espèces sont maintenant connues, *Helicopsyche palpalis* est décrit des Seychelles et *H. giboni* de Madagascar. Neuf



espèces malgaches supplémentaires ont été inventoriées par le L.R.S.A.E. Toutes ces formes africaines et malgaches constituent une lignée endémique de la région (Johanson, 1998).

A Madagascar (figure 6-59), les *Helicopsyche* sont surtout présents sur le versant oriental où ils occupent la totalité des gradients d'altitude et de distance aux sources, mais évitent les petites rivières forestières. On les rencontre sur les Hautes-Terres centrales, mais uniquement dans les formations à Ericaceae des zones sommitales. Sur le versant occidental, leur présence se limite aux marges (bassin du Mandrare et Montagne d'Ambre<sup>1</sup>).

### 7.3. Sericostomatidae

Les larves des genres africains habitent des cours d'eau de montagne depuis les sommets jusqu'au piémont où elles se nourrissent de matière végétale.

Les quatre genres afrotropicaux (dont trois monospécifiques) classés parmi les Sericostomatidae sont endémiques sud-africains (*Cheimacheramus*, *Rhoizema*, *Petroplax* et *Aclosma*). Ils sont donc géographiquement et phylogénétiquement assez éloignés des autres lignées, qui sont holarctiques et orientales.

Trois espèces, qui seront probablement décrites dans le genre *Cheimacheramus*, ont été découvertes sur de petits cours d'eau dans les forêts primaires du Marojezy, d'Anjozorobe et de Lakato. La figure 6-60 indique la localisation des captures et leur profil écologique. Malgré la rareté de ces captures, il apparaît que *Cheimacheramus* est épirhithrique et cantonné aux forêts humides primaires, il est probable que les espèces soient très localisées.

## 8. Les Leptoceroidea

Cette superfamille comprend quelques petites familles (Molannidae, Odontoceridae, Calamoceratidae) et surtout les Leptoceridae. A Madagascar, deux familles sont présentes : les Calamoceratidae (genre *Anisocentropus*) et surtout les Leptoceridae, la principale famille.

Les Atriplectididae sont à rechercher. Cette petite famille est récente et encore mal connue. La morphologie larvaire est extrêmement curieuse, caractérisée par 1) une pièce allongée, segmentée et rétractile, située entre le pro- et le mésothorax, 2) les pattes

---

<sup>1</sup> Notre distinction en deux versants (oriental et occidental), séparés par la principale ligne de partage des eaux, regroupe artificiellement le domaine du Nord (Montagne d'Ambre) et celui de l'Ouest.

mésothoraciques développées et déformées de façon à être utilisées comme une paire de grosses pinces. Les larves se récoltent dans les zones calmes de ruisseaux et rivières aux eaux claires. Elles se nourrissent de cadavres d'Invertébrés (Insectes et petites Crevettes), ce qui est une spécialisation écologique inhabituelle chez les Trichoptères.

Cette famille est extrêmement intéressante pour le biogéographe. Il s'agit d'une lignée typiquement gondwanienne. Elle est connue d'Australie (Neboiss, 1978), des Seychelles (Marlier, 1978) et d'Amérique du Sud (Holzenthal, 1997). Elle n'a pas encore été signalée à Madagascar, ce qui est étonnant vu sa présence aux Seychelles. C'est l'échec le plus apparent de l'inventaire réalisé au cours du Programme PEC VII. Toutefois, si l'on suppose que d'hypothétiques Atriplectididés malgaches soient des formes d'eaux chaudes, il faudrait les chercher dans des régions humides et forestières à basse altitude, c'est-à-dire vers Maroantsetra, Masoala et dans le Sambirano, trois régions qui n'ont pas été incluses dans la première phase du programme, la seule à avoir été financée. La recherche de ces espèces reste un objectif dont les retombées biogéographiques seraient très intéressantes, indépendamment du problème écologique posé par le faible succès évolutif de cette lignée (Malicky, 1997).

### **8.1. Calamoceratidae**

Les larves habitent les eaux calmes des régions forestières, elles se nourrissent de feuilles en décomposition, probablement plus à partir de la microflore associée que de la matière végétale elle-même.

La famille, présente dans toutes les régions faunistiques, est essentiellement tropicale et subtropicale, mais pauvrement représentée dans la région afrotropicale. Seul le genre *Anisocentropus* est présent à Madagascar. Il y est monospécifique (quelques spécimens de la région de Fort Dauphin présentent des variations morphologiques). La distribution d'*A. voeltzkowi* est atypique (figure 6-61) et discontinue. Sa présence est sporadique, les stations de capture sont dispersées dans toutes les régions malgaches. Le profil écologique ne nous renseigne pas plus. L'espèce est moins rhithrique sur le versant occidental que sur le versant oriental, ce qui est unique chez les Trichoptères malgaches. Il est possible que plusieurs espèces proches soient confondues, qu'un facteur écologique particulier conditionne sa présence ou qu'elle vienne très mal au piège lumineux.

## 8.2. Leptoceridae

Les Leptoceridae forment une grande famille, présente dans toutes les régions faunistiques. Son succès tient à une amélioration des capacités respiratoires due au fourreau. Elle a permis une double colonisation, celle des milieux lentiques et celles des eaux chaudes. Bien que présente dans la plupart des milieux et la plupart des régions, c'est une famille de grande rivière et c'est une famille majoritairement tropicale. Ecologiquement, elle est la principale famille dans les régions afrotropicale et malgache, où elle ne cède le premier rang aux Hydropsychidae que dans les forts courants des torrents ou des rapides. En nombre d'espèces et en nombre de genre, elle domine nettement la faune afrotropicale, où elle représente, à elle seule, le tiers des espèces ; un pourcentage qui monte à 40% si l'on ne considère que la république d'Afrique du Sud (Moor, 1997), alors qu'en Australie il est de 17% (Neboiss, 1986) et dans le reste du monde il varie peu autour de 10%. Biologiquement, elle est très diverse, les lignées qui la composent jouent des rôles écologiques divers.

La famille est divisée en deux sous-famille, les Leptocerinae de distribution mondiale (34 genres) et les Triplectidinae (14 genres) principalement présents en Australie et en Nouvelle-Zélande, mais également en Amérique du Sud et, marginalement en Asie du Sud-est. Le développement tropical de la famille est associé, comme souvent, à une situation taxinomique parfois confuse et à des lacunes graves dans nos connaissances biologiques.

A Madagascar, les Leptoceridae sont, comme les Hydropsychidae, présents dans toutes les zones géographiques (figure 6-62). Leur profil écologique indique qu'ils occupent la totalité des gradients d'altitude et de distance de la source, autant sur le versant occidental que sur le versant oriental (figure 6-63). Les genres malgaches appartiennent tous à la sous famille des Leptocerinae et se classent en six tribus : les Oecetini, les Setodini, les Leptocerini, les Triaenodini, les Nectopsychini et les Athripsodini (ces tribus ont été redéfinies par Morse en 1981).

### 8.2.1. Oecetini

Les larves colonisent aussi bien les milieux lotiques que lentiques. Elles sont souvent posées sur le fond, elles grimpent le long de la végétation ou de divers autres substrats auxquels elles s'accrochent. La nage a été parfois signalée chez des jeune stades. La plupart des recherches les indiquent comme prédatrices (Shapas & Hilsenhoff, 1976).

Cette tribu ne comprend que deux genres *Ptochoecetis* Ulmer, 1931, créé pour une espèce africaine et surtout *Oecetis* McLachlan, 1877, qui est un grand genre, très varié, alternativement morcelé puis rétabli, ce qui engendre une situation taxinomique confuse. Une partition des *Oecetis* en sept genres a été proposée, mais sa publication tarde quelque peu (Morse, *in litt.*).

Le genre *Oecetis* a une répartition mondiale, il est très riche en espèces dans la région afrotropicale. Gibbs (1973) l'indique comme le plus important de la faune du Ghana. A Madagascar, il est également bien représenté, présent dans toutes les régions et tous les milieux. Nous l'avons étudié en utilisant les groupes définis par Schmid (1995a, 1995b et 1995c) et en créant deux nouveaux groupes (Randriamasimanana & Gibon, 1999). La faune malgache comprend vingt-quatre espèces réparties dans trois groupes de répartition mondiale : *testacea*, *lais* et *setodellina*, ainsi que deux groupes endémiques *oliae* et *marojejensis*.

- Le groupe *testacea* comprend sept espèces (Randriamasimanana & Gibon, 1998a et 2000). Elles sont distribuées sur l'ensemble de l'île, absente des forêts humides primaires et rares sur les Hautes-Terres centrales (figure 6-64).
- Le groupe *lais* comprend neuf espèces (Randriamasimanana & Gibon, 1998b et 2000). Il est rare et sporadique, mais distribué sur l'ensemble de l'île (figure 6-65).
- Le groupe *oliae* comprend quatre espèces (Randriamasimanana & Gibon, 1999 et 2000). Il est rare avec une tendance potamique (figure 6-66).
- Le groupe *marojejensis* comprend deux espèces (Randriamasimanana & Gibon, 1999). Elles sont forestières et localisées, l'une sur le massif du Marojezy, l'autre dans la forêt littorale de Tampolo (figure 6-66).
- Le groupe *setodellina* comprend deux espèces (Randriamasimanana & Gibon, en préparation). En dehors des forêts primaires, elles sont distribuées sur l'ensemble des milieux jusqu'à une altitude de 1500 m (figure 6-67).

### 8.2.2. Setodini

Les larves de *Setodini* habitent les cours d'eau de toutes les tailles et quelques espèces sont lacustres. Elles s'enfouissent, au moins partiellement, dans les substrats meubles. Le fourreau, constitué de petits fragments de roche, est ouvert aux deux extrémités et la larve aurait la possibilité de se retourner, bloquant l'ouverture supérieure par des plaques anales sclérifiées et épineuses. Les larves collectent divers matériaux

organiques déposés dans les zones calmes où elles vivent. Les tubes digestifs contiennent de fines particules mais également de fragments végétaux et de petits sclérites.

D'origine orientale, le genre *Setodes* a une vaste répartition, n'est absent que de l'Amérique tropicale. Il est morphologiquement hétérogène et probablement polyphylétique (Schmid, 1987). Sur le continent africain, outre le genre *Setodes*, on rencontre quelques genres très voisins : *Hemileptocerus*, *Trichosetodes* et *Sericodes*. A Madagascar, seul le genre *Setodes* est signalé.

L'étude morphologique détaillée des *Setodes* nous a montré que les cinq espèces malgaches constituent un groupe (*sensu* Schmid) homogène, endémique, proche des *Trichosetodes* africains et d'origine asiatique (Randriamasimanana & Gibon, sous presse). Il s'agit d'un exemple supplémentaire de colonisation de la Grande Ile à partir du sous-continent indien.

Le genre *Setodes* est fréquent à Madagascar (capturé sur 52% des sites étudiés). Les cinq espèces présentes ont été décrites récemment par Randriamasimanana & Gibon (sous presse 2).

- *S. madagasca* (figure 6-69) est l'espèce la plus commune. Elle a été capturée sur 142 stations (chez les Trichoptères, seul *Macrostemum graphicum* est plus fréquent avec 194 captures). Elle occupe toute la gamme altitudinale et toute celle de la distance aux sources. Elle est rare dans deux zones : d'une part, les petites rivières (moins de dix kilomètres des sources), d'autre part, les basses altitudes du versant occidental (en dessous de l'isoligne des 1.000 m). A l'exception de quelques rares captures de *S. reynae*, *S. madagasca* est la seule espèce présente au-dessus de 1.000 m sur le versant occidental (région des Hautes Terres Centrales) et la seule espèce au-dessus de 250 m sur le versant oriental.
- *S. reynae* (figure 6-68) est également une espèce fréquente. De ce fait, elle partage une partie de la répartition de *S. madagasca*. Sur 91 sites de captures, 32 sont communs avec cette dernière. Mais, nous observons un net décalage vers les basses altitudes. Sur le versant oriental, *S. reynae* est, à de rares exceptions, cantonnée à la plaine côtière. Sur le versant occidental, elle est fréquente et régulière en dessous de 1.000 m. Au-dessus, sa présence est rare et occasionnelle. Une situation inverse de celle observée chez *S. madagasca*. *S. reynae* occupe tout le gradient de distance aux sources.

La comparaison des profils écologiques de *S. reynae* et de *S. madagasca* (figure 6-68 et 6-69) illustre bien la nécessité de distinguer les deux versants. La figure 6-70 indique la distribution des températures de l'eau, relevées à 18 heures lors des captures. C'est une

mesure ponctuelle, qui présente trop d'aléas pour remplacer l'altitude dans les profils écologiques. Mais, pour des espèces très fréquentes, comme les *Setodes*, la distinction des distributions est nette. Il se traduit sur chaque versant, par un décalage altitudinal. Ces décalages ne sont pas situés au même niveau en raison d'une différence de température (plus de 2°C, figure 5-3). Un profil qui confondrait les deux versants, masquerait une grande partie du phénomène.

- *S. fabriennae* (figure 6-71) n'est présent que sur le versant occidental (27 stations). Elle est cantonnée en-dessous de l'isoligne des 1.000 m, sa distribution est un peu plus centrée sur les rivières moyennes que celle de *S. reynae*.
- Contrairement aux espèces précédentes, *S. orientalis*, est une espèce rare (5 stations). Elle colonise des fleuves côtiers ou leurs affluents dans la plaine littorale (figure 6-72).
- *S. heryae* (11 stations) colonise surtout des milieux lenticules de la côte occidentale (figure 6-72). Mais la moitié des sites de capture sont de petits cours d'eau en situation protégée (des milieux où les eaux sont peu chargées en sédiments du fait d'une couverture végétale relictuelle ou secondaire). *S. heryae* est, par exemple, capturée sur les petits ruisseaux aux eaux claires du versant occidental de l'Isalo et, en particulier, dans les zones marécageuses qui constituent les sources ; les eaux y sont peu profondes, presque stagnantes mais toujours claires. Elle est également présente dans les rares cours d'eau du massif forestier de Zombitse. En revanche, elle est absente des cours qui descendent des Hautes-Terres ou des collines dénudées du Moyen Ouest. Ces localisations écologiques ressemblent beaucoup à celles de *S. orientalis*. Ces sites sont souvent riches en espèces. Ainsi sur trois de ces stations, nous rencontrons, ensemble, les quatre *Setodes* de l'Ouest malgache (*S. madagasca*, *reynae*, *fabriennae* et *heryae*).

### 8.2.3. Leptocerini

Les larves habitent les touffes de plantes aquatiques à l'intérieur desquelles elles se déplacent en nageant grâce aux longues soies des pattes métanotales et à la légèreté du fourreau entièrement élaboré à base de soie. L'alimentation est constituée de fines particules de matière organique, récoltées sur les végétaux.

Le genre *Leptocerus* est surtout oriental et afrotropical, il est présent dans la zone paléarctique et marginal dans la zone néarctique.

A Madagascar, l'inventaire a permis de découvrir sept espèces. Comme dans le cas du genre *Setodes*, les affinités phylogénétiques sont asiatiques (Gibon & Randriamasimanana, 2000). La distribution des *Leptocerus* malgaches est, comme celles

des *Helicopsyche*, centrée sur la transition forestière (figure 6-74). Cela se traduit par une distribution nettement plus rhithrique sur le versant occidental que sur le versant oriental. Les différentes espèces sont réparties sur tout le gradient altitudinal.

Nous pouvons remarquer qu'en Afrique occidentale, le genre *Leptocerus* est présent dans tous les types de milieu depuis le Sahel jusqu'aux grandes forêts ombrophiles. Les espèces malgaches constituent un ensemble écologiquement plus restreint. Elles sont également plus archaïques. Il est probable que les lignées plus évoluées, présentes en Afrique, ont développée des aptitudes à la colonisation des milieux sahéliens. Cet exemple illustre, d'une part, les difficultés des comparaisons inter-régionales, d'autre part l'intérêt d'une approche phylogénétique de l'écologie des taxons.

#### 8.2.4. Triaenodini

Cette tribu comprend, dans les régions afrotropicale et malgache, deux genres *Triaenodes* et *Adicella*.

*Adicella* est un petit genre, très homogène, ayant une nette préférence pour les eaux froides. Sa biologie est mal connue, il colonise les massifs montagneux des régions humides ; il est surtout signalé d'Afrique orientale. L'étude systématique, au niveau spécifique, du matériel malgache est encore en cours. Mais, la répartition géographique du genre et son profil écologique sont connus (figure 6-77). Le genre est rhithrique et cantonné aux forêts humides primaires. Mais, il occupe la totalité du gradient altitudinal. Ainsi, on le capture presque au niveau de la mer sur le bassin de l'Efaho, mais toujours sur des torrents en forêt primaire.

Les larves de *Triaenodes* colonisent autant les zones lotiques que lenticues et sont inféodées aux plantes aquatiques. Ces végétaux sont la source de leur alimentation. Les larves sont bonnes nageuses, grâce aux longues soies des tibias et tarse métanotaux, eux-mêmes allongés. Cette nage est facilitée par un fourreau léger, à base de fragments végétaux.

Le genre présente une vaste répartition qui n'exclut que la partie méridionale de la zone néotropicale. Plus d'une centaine d'espèces sont décrites, auxquelles il faut ajouter une quarantaine d'espèces australiennes (Neboiss et Wells, 1997) et une dizaine d'espèces africaines (Andersen et Holzenthal, sous-presse) en cours de description.

A Madagascar, l'inventaire mené par le L.R.S.A.E. a découvert quinze espèces. Des recherches sont en cours pour les comparer aux types des trois espèces décrites par Navàs (1930 et 1933).

Sans être aussi fréquent que *Chimarra*, *Cheumatopsyche* ou *Macrostemum*, *Triaenodes* est présent dans toutes les régions et sur la totalité des gradients d'altitude et de distance de la source (figure 6-75). La figure 6-76 indique les répartitions et profils écologiques de quelques espèces remarquables.

- *Triaenodes* sp. A est l'espèce « sahélienne » qui colonise la plaine occidentale et les Hautes-Terres centrales où elle atteint 1500 m. On la rencontre également sur la côte orientale, dans les régions où la déforestation est ancienne : zones basses des bassins de la Manampatrana et de la Matitanana, fossé tectonique du Mangoro-Alaotra.
- *Triaenodes* sp. B est une espèce caractéristique du front de déforestation. Nous ne l'avons capturée que sur les bassins du Rianila et de la Namorona, mais sa répartition est probablement plus large.
- *Triaenodes* sp. K est une espèce caractéristique des formations d'altitudes à Ericaceae. Nous l'avons capturée dans les formations primaires (versant occidental du massif de l'Andringitra) et dans les formations secondaires qui remplacent sur les zones sommitales la forêt humide d'altitude.

Sur cet exemple, les profils des espèces sont bien distincts ; il souligne, une fois de plus, les limites d'une étude éco-géographique au niveau générique.

#### 8.2.5. Nectopsychini

La tribu n'est représentée dans les régions afrotropicale et malgache que par un seul genre : *Parasetodes*, lequel est très homogène et ne comprend qu'un petit nombre d'espèces. Leur biologie est assez mal connue. Ils sont surtout abondants dans les milieux lenticques ou riches en macrophytes (Marlier, 1962).

Une seule espèce, *Parasetodes* sp. A, est présente à Madagascar. Elle est très proche de *P. sudanensis*, qui colonise une grande partie des savanes du continent africain (cf. chapitre 4). *Parasetodes* sp. A est également une espèce très fréquente en dehors des forêts humides primaires. Elle possède une distribution et un profil écologique intermédiaires entre ceux de *Setodes madagasca* et de *S. reynae* (figure 6-73).

#### 8.2.6. Athripsodini

Les larves d'Athripsodini colonisent tous les milieux, autant lotiques que lenticques, mais la plupart des espèces sont strictement localisées sur ce gradient (au moins les espèces nord-américaines, Resh et Unzicker, 1975). Elles sont, dans les milieux lenticques, posées



sur les fonds meubles, où elles se nourrissent de débris organiques. Dans les milieux lotiques, elles s'accrochent assez fortement aux rochers, où elles collectent le périphyton. La biologie de la plupart des groupes africains est mal connue et il est probable que ce groupe développe de nombreuses spécialisations comme certaines *Ceraclea* nord-américaines qui se nourrissent à partir des Spongillidae (Lemkuhl, 1970 ; Resh, 1976).

Ce sont des espèces massives et d'assez grande taille, aux genitalia complexes et apparents. La distinction des espèces ne pose généralement pas de difficulté particulière. En revanche la nervation alaire varie peu. La situation taxinomique aux niveaux générique et subgénérique n'est pas encore clairement établie et, en conséquence, la phylogénie et l'histoire du groupe sont encore confuses.

Les Athripsodini constituent, à Madagascar, la tribu la plus nombreuse. Nous avons inventorié 130 espèces<sup>2</sup>, ce qui est exceptionnel comparé aux quarante deux espèces de la république sud-africaine (de Moor, 1993), déjà considérée comme riche. Elles se répartissent dans les genres *Athripsodes* (37 espèces), *Ceraclea* (27 espèces) et *Leptocerina* (5 espèces) ainsi que dans deux nouveaux genres en cours de description, *Ambrea* (4 espèces) et *Lolondrano* (56 espèces).

#### 8.2.6.1. « *Ambrea* »

Cette lignée comprend quatre espèces. Elle se distingue par la fusion des appendices préanaux avec le dixième segment abdominal. Ce dernier est très développé, plus ou moins divisé en son milieu. Les appendices intermédiaires sont présents, robustes et très allongés. Une étude est en projet pour comparer *Ambrea* au genre *Leptorussa* (seul représentant des Leptorussini), genre australien considéré comme le plus archaïque des Leptocerinae (Morse, 1981).

Le genre est rhithrique et forestier, son profil écologique est voisin de celui du genre *Adicella* (figure 6-78). Le nombre de captures sur le versant occidental est dû à la fréquence de captures élevée de deux espèces, l'une dans les forêts de la Montagne d'Ambre, l'autre dans celles d'Anjozorobe. La station du Sud-ouest est une source dans le massif de l'Isalo.

#### 8.2.6.2. *Leptocerina*

Les genres voisins *Leptocerina* et *Axiocerina* constituent une lignée isolée au sein des Athripsodini, surtout si l'on considère les caractères larvaires (Moor, 1997). Elle nous

---

<sup>2</sup> *A. madagassicus* (Ulmer, 1907), que nous n'avons pas recapturée, n'est pas comprise dans ce total.

intéresse particulièrement car elle est endémique à l'Afrique et à la zone des Mascareignes. La phylogénie a été revue par Morse (1983).

*Axiocerina* est une branche spécialisée de *Leptocerina*, endémique des Mascareignes, qui comprend une espèce réunionnaise et une mauritienne dont l'origine est certainement malgache.

*Leptocerina mauritii* (île Maurice) et *L. pauliani* (île de La Réunion) initialement décrites dans le genre *Athripsodes* ont été placées par Morse dans le genre *Leptocerina*, dont elles constituent la branche des Mascareignes. Les autres espèces, continentales, en constituent la branche africaine, également monophylétique et comprenant une quinzaine d'espèces. La découverte du genre à Madagascar était donc un événement probable. Les premières observations indiquent une forte parenté avec la branche des Mascareignes mais certaines caractéristiques de la branche africaine sont également présentes. S'il est certain que l'île de la Réunion et l'île Maurice ont été colonisées depuis Madagascar, nous ne savons pas encore déterminer, entre la branche de l'Afrique continentale et celle de Madagascar, la plus ancienne. Ceci nécessite une révision détaillée des espèces africaines, qui est programmée (Morse, comm. pers.).

En Afrique occidentale, les distributions des *Leptocerina* étaient centrées sur la zone de transition forêt-savane. C'est, dans une conception très large de cette notion, le cas des *Leptocerina* malgaches (figure 6-79). Le genre est présent sur tout le versant oriental, mais absent des petits cours d'eau des forêts humides primaires. Sur le versant occidental, il reste cantonné aux Hautes-Terres centrales, à l'exception probable des forêts de l'Ankarafantsika. Les profils écologiques des espèces sont assez distincts.

- *Leptocerina* sp. CM (figure 6-81) présente une tendance potamique marquée. C'est l'espèce des Hautes-Terres où elle tolère les fortes charges sédimentaire dues à l'érosion et à la riziculture. Sa limite occidentale est donc bien un effet de la température. Sur le versant oriental, elle descend jusqu'à la zone littorale.
- *Leptocerina* sp. CK (figure 6-80) est rhithrique et cantonné aux altitudes élevées. Sur les Hautes-Terres, il colonise les cours d'eau situés en amont des rizières, alors que *Leptocerina* sp. CM colonise l'aval, la comparaison de leurs deux profils est nette. *L.* sp. CK est une espèce caractéristique des formations d'altitudes à Ericaceae. *Triaenodes* sp. A (figure 6-76) ou *Goerodes* sp. I (figure 6-56) en sont d'autres exemples. Nous observons, chez ces formes d'altitude qui ne sont pas forestières, des distributions qui s'étendent sur un gradient latitudinal important. Ainsi, à Madagascar, le micro-

endémisme des Trichoptères, qui est souvent lié aux forêts ombrophiles, l'est beaucoup moins à l'altitude.

- *Leptocerina* sp. CN (figure 6-80) est caractéristique du front de déforestation. Elle se rencontre, sur le versant oriental, en aval de la zone des forêts humides primaires.
- *Leptocerina* sp. A et *Leptocerina* sp. O (figure 6-82) sont deux espèces rares et localisées, la première sur les Hautes-Terres au Nord de Tananarive, la seconde à la Montagne d'Ambre.

#### 8.2.6.3. « *Lolondrano* ».

Il existe un groupe important d'espèces malgaches qu'un premier tri, dans le piège permet de séparer à la fois de *Ceraclea* et d'*Athripsodes*. Ils sont plus grands, mais également plus fins et plus élancés, plus clairs également. L'aile est souvent d'un jaune pâle avec une série de taches noires au niveau des nervules. Ces espèces présentent une absence complète de la suture médio-craniale, caractère que l'on rencontre exceptionnellement chez les *Athripsodes* (Gibon, 1991c), alors que les *Ceraclea* ont conservé les prolongements latéro-antérieurs. Le quatrième article des palpes maxillaires n'est pas modifié, or cette modification est l'une des caractéristiques principales de la diagnose du genre *Ceraclea*. On pourrait donc intégrer ce groupe malgache dans le genre *Athripsodes*, qui n'est, actuellement, pas très clairement défini, si les genitalia n'étaient du type *Ceraclea*. Ils présentent, en particulier, des appendices préanaux élargis en plaque, souvent fusionnés à la base, et un dixième segment abdominal entier en forme de plaque massive au-dessus de l'appareil phallique. La structure de ce dixième segment se retrouve chez le genre *Leptoceriella*, récemment décrit par Schmid (1993) de l'Inde du Sud. Ce dernier place le genre au voisinage de *Ceraclea*, tout en soulignant une curieuse association de caractères primitifs et spécialisés, remarque qui pourrait s'appliquer exactement à *Lolondrano*, à cette nuance près que les caractères en question ne sont pas les mêmes. Ainsi chez *Leptoceriella*, les appendices préanaux sont petits, globuleux et bien séparés, les paramères de l'appareil phallique ont disparu, alors qu'ils sont souvent très développés chez *Lolondrano*.

*Lolondrano* comprend maintenant 56 espèces recensées à Madagascar. Une telle richesse spécifique est due à l'existence d'un grand nombre de formes rhithriques, forestières et localisées. La répartition du genre comprend les forêts humides primaires, mais également quelques rares stations sur les Hautes-Terres centrales et sur le littoral oriental. Mais, en regard des 56 espèces, la carte de répartition du genre (figure 6-83) n'indique que très peu de sites de captures. Le genre est réparti sur tout le gradient

altitudinal. Quelques espèces ont une distribution étendue, qui est souvent associée à une légère tendance potamique. Aucune espèce n'est fréquente, la figure 6-84 indique la localisation des captures et le profil écologique de trois d'entre elles.

- *Lolondrano* sp. DB est la moins rhithrique des espèces forestières, sa répartition est la plus vaste (Andringitra, Périnet, Mandraka et Ankazobe).
- *Lolondrano* sp. AD et sp. BI sont des espèces localisées sur des sites relativement protégés du versant occidental.

Nous avons souvent signalé les genres dont la valeur indicatrice était très faible, mais où une étude au niveau spécifique permet, à elle seule, de bâtir une biotypologie des cours d'eau (*Macrostemum* en est le cas le plus net). *Lolondrano* est un bon exemple de la situation inverse. Le genre est un bon indicateur global du milieu. Mais, au niveau spécifique, l'information est trop riche et variée. Il y a souvent sept ou huit espèces sur le même site ; certaines ne se retrouvent nulle part ailleurs, mais d'autres sont également capturées sur un autre bassin ou sur l'autre versant, avec de légères variations morphologiques qui compliquent singulièrement l'étude systématique.

#### 8.2.6.4. *Ceraclea*

Pendant près d'un siècle, *Ceraclea*, qui avait pourtant été décrit par Stephens dès 1829 a été considéré comme un synonyme d'*Athripsodes* (Billberg, 1820). Les deux genres n'ont été redéfinis que par Morse en 1975. Le genre *Ceraclea* comprend trois sous-genres : *Athripsodina*, *Ceraclea* et *Pseudoleptocerus*. La lignée *Athripsodina* se serait individualisée la première ; elle est présente dans les régions afrotropicale, orientale et holarctique. L'autre lignée a donné naissance à *Ceraclea* (*Ceraclea*), oriental et holarctique, ainsi qu'à *Pseudoleptocerus*, endémique afrotropical. Les espèces malgaches n'appartiennent à aucune de ces lignées, elles présentent une combinaison de caractères des sous-genres *Ceraclea* et *Pseudoleptocerus*. Elles seront décrites dans un nouveau sous-genre, endémique malgache (*Ranaivodes*). Leur découverte représente une augmentation de 34% de la richesse spécifique du genre *Ceraclea*.

La figure 6-85 indique la localisation des captures et le profil écologique du genre. Il ne comprend « que » vingt-sept espèces, mais est beaucoup plus fréquent que *Lolondrano*. Il est absent de la plaine occidentale, ce qui apparaît nettement sur la carte, et relativement rare sur les Hautes-Terres, ce qui apparaît sur le profil écologique.

Les différences observées entre *Ceraclea* et *Lolondrano* sont dues essentiellement à deux espèces (figure 6-86).

- *Ceraclea* sp. CO qui colonise, d'une part, les hauteurs qui enferment le bassin du Mandrare, d'autre part, les reliefs qui marquent la transition occidentale entre le socle cristallin et les terrains sédimentaires (la limite entre les Hautes-Terres et la plaine occidentale).
- *Ceraclea* sp. K qui colonise, en aval de la zone des forêts, les collines des bassins du Rianila, de la Namorona et de la Mananjary.

Parmi les espèces qui ne sont pas trop localisées, il faut signaler :

- *Ceraclea* sp. AJ, une espèce forestière capturée dans la région de Périnet et celle d'Anjozorobe (figure 6-87) ;
- *Ceraclea* sp. G une espèce occidentale, assez nettement potamique, dont les sites de captures sont très dispersés (figure 6-87) ;
- *Ceraclea* sp. AI, caractéristique de la zone de déforestation, capturée uniquement dans les régions de l'Andringitra et de Ranomafana (figure 6-88) ;
- *Ceraclea* sp. I une seconde espèce occidentale, potamique et présente sur quelques localités dispersées (figure 6-88).

#### 8.2.6.5. *Athripsodes*

Le genre *Athripsodes*, tel qu'il est actuellement reconnu, est vraisemblablement paraphylétique, surtout si l'on considère les caractères larvaires peu utilisés faute d'un nombre suffisant d'associations sûres avec le stade adulte (Scott, *in litt.*, de Moor, *in litt.*). Le genre est présent dans les régions afrotropicale, orientale et paléarctique, mais l'Afrique méridionale est la zone où il offre la diversité maximale (Moor, 1997). Il n'est donc pas surprenant qu'*Athripsodes* soit présent à Madagascar, où il est particulièrement riche puisque nous avons maintenant découvert trente-six espèces (une augmentation de 44% de la richesse mondiale).

La clé de la phylogénie du genre *Athripsodes* se situe certainement dans la Province du Cap. En Afrique occidentale, où ce genre est également très présent, nous n'avons pu que constater l'hétérogénéité des espèces et mettre en évidence cinq groupes de manière tout à fait empirique et sans pouvoir établir l'histoire de ces groupes (Gibon, 1991c). Il en est de même à Madagascar, où nous distinguons quatre lignées qui, dans le présent travail, sont dénommées D, J, B et *furcifer*. Ces groupements n'ayant fait l'objet d'aucune publication, nous en donnons une diagnose succincte.

L'ensemble du genre présente une distribution générale sur Madagascar (figure 6-89). Il occupe l'intégralité des gradients d'altitude et de distance de la source, on note cependant une certaine rareté sur les très petits cours d'eau.

**Groupe D** : le deuxième article est présent aux appendices inférieurs ; le dixième segment abdominal est composé d'un élément central qui porte, en position latéro-ventrale deux branches symétriques bien développées.

Le groupe comprend huit espèces (figure 6-93).

- Quatre sont forestières, rhithriques et strictement localisées (*Athripsodes* sp. G dans l'Andringitra, *Athripsodes* sp. T et *Athripsodes* sp. V à Andohahela, *Athripsodes* sp. BS dans les forêts d'Anjozorobe).
- *Athripsodes* sp. D est également forestière, mais un peu moins rhithrique (figure 6-94). Sa répartition est plus large, elle comprend l'Andringitra, les forêts de Périnet-Lakato, celles d'Ankazobe sur les Hautes-Terres ainsi que les marais côtiers de la région de Tamatave.
- Deux espèces (*Athripsodes* sp. K et *Athripsodes* sp. X) sont localisées dans ces complexes marécageux de la côte orientale. Nous les avons peu prospectés, ce qui est regrettable, car les eaux y circulent beaucoup et sont souvent claires et humiques.
- Enfin, *Athripsodes* sp. M présente une tendance potamique. Elle est cantonnée aux basses altitudes dans l'extrême Sud-est (figure 6-94).

**Groupe J** : le deuxième article est présent aux appendices inférieurs ; le dixième segment abdominal est divisé en deux éléments centraux symétriques, chacun portant, en position latéro-ventrale une longue branche distale.

Ce groupe comprend douze espèces. Sa répartition à Madagascar est assez générale (figure 6-90) car les profils écologiques des différentes espèces sont variés.

- *Athripsodes* sp. J (Andringitra), *Athripsodes* sp. S (Périnet-Lakato) et *Athripsodes* sp. CR (Ankazobe) forment le petit groupe des espèces forestières, rhithriques et strictement localisées.
- *Athripsodes* sp. CS (figure 6-91), *Athripsodes* sp. P et *Athripsodes* sp. CT (figure 6-92) sont également forestières, elles sont un peu moins rhithriques. Leurs répartitions sont plus larges ; *Athripsodes* sp. CS est capturée dans les forêts d'Andohahela, de l'Andringitra, de Périnet-Lakato et celles d'Anjozorobe sur les Hautes-Terres ; *Athripsodes* sp. P est capturée dans les forêts de l'Andringitra et de Ranomafana.

*Athripsodes* sp. CT est endémique de l'extrême Sud-est (bassins de l'Efaho et de la Manampanihy).

- Deux espèces sont caractéristiques des savanes et des milieux ouverts au climat sahélien (figure 6-92). *Athripsodes* sp. CQ colonise l'ensemble des régions occidentales situées en dessous de 800 m. Elle occupe, comme la plupart des espèces de profil « sahélien », la totalité du gradient de distance de la source. *Athripsodes* sp. CU, la région de la Montagne d'Ambre, en aval des forêts humides primaires du sommet.
- *Athripsodes* sp. L présente une distribution et un profil écologique caractéristique, elle colonise toute la plaine côtière orientale. Elle est présente dans les cours d'eau de toutes tailles, mais ne s'élève pas au dessus de 200 m.

**Groupe B** : le deuxième article est présent aux appendices inférieurs ; le dixième segment abdominal est composé d'un élément unique plus ou moins divisé en son milieu, dépourvu de toute branche latérale.

Le groupe comprend douze espèces.

- *Athripsodes* sp. R (forêts de Lakato), *Athripsodes* sp. U (Andohahela), *Athripsodes* sp. (Ranomafana), *Athripsodes* sp. Q (Andohahela), *Athripsodes* sp. BY (Marojezy, figure 6-98) et *Athripsodes* sp. CA (Marojezy, figure 6-96) constituent le groupe des espèces forestières, rhithriques et strictement localisées.
- A l'opposé, *Athripsodes* sp. CV (figure 6-97) est présent partout en dehors des forêts et en dessous de 1000 m d'altitude. C'est l'*Athripsodes* le plus répandu à Madagascar.
- *Athripsodes* sp. B (figure 6-98) présente une répartition qui ressemble à celle d'*Athripsodes* sp. L (figure 6-91) mais s'élève jusqu'à 1000 m.
- *Athripsodes* sp. F (figure 6-96) est une espèce potamique, elle est rare. Quelques captures sporadiques dans l'Ouest et sur le bassin de l'Efaho constituent les seules localités connues.
- *Athripsodes* sp. N (figure 6-98) est moins potamique qu'*Athripsodes* sp. F, mais sa répartition est analogue. Elle est très rare dans l'Ouest, un peu plus fréquente sur le Sud-ouest. L'une comme l'autre sont probablement des reliques d'une ancienne zonation qui disparaît suite à la transformation générale du milieu. Elles cèdent la place à des espèces comme *Athripsodes* sp. CQ (figure 6-92) ou *Athripsodes* sp. CV (figure 6-97). On notera que les formes rares, que nous supposons vestigiales, paraissent localisées de façon plus précise le long du gradient de distance de la source, que les espèces communes, supposées envahissantes, réparties sur tout le réseau.

- *Athripsodes* sp. E (figure 6-96) est probablement potamique, sa distribution est limitée à la région de l'Alaotra-Mangoro.

**Groupe *furcifer*** : les appendices inférieurs sont dépourvus de deuxième article ; le dixième segment abdominal est composé d'un élément unique plus ou moins divisé en son milieu, dépourvu de toute branche latérale ; la partie basale des appendices inférieurs porte une longue et fine branche dorsale.

Le groupe ne comprend que quatre espèces. Nous ne l'avons jamais rencontré dans le Nord de l'île (figure 6-99). Le profil écologique indique une préférence pour les basses altitudes et une tendance potamique.

- *Athripsodes furcifer* (figure 6-100) est caractéristique des savanes et des milieux ouverts au climat sahélien. Sa répartition est limitée au grand Sud-ouest.
- *Athripsodes* sp. CX (figure 6-100) est une espèce forestière, qui, comme *Athripsodes* sp. D (figure 6-94) n'est pas cantonnée aux plus petits cours d'eau. La plupart de ses localités de capture sont situées aux alentours de dix kilomètres des sources. Ceci s'accompagne d'une répartition géographique plus étendue (forêts de Périnet, de Ranomafana et de l'Andringitra).
- *Athripsodes* sp. CY (figure 6-101) se situe, le long du gradient de distance de la source, en aval d'*Athripsodes* sp. CX, c'est à dire dans la zone de déforestation et de formation secondaire dense. Ceci s'accompagne d'une répartition géographique encore plus étendue.



## **Chapitre 7**

# **Analyse du peuplement de Trichoptères des hydrosystèmes malgaches**



# 1. Les données et les méthodes

## 1.1. Les taxons

Le micro-endémisme rencontré dans plusieurs groupes (Paulianodiinae, Pisuliidae...) exclut une approche globale au niveau spécifique. Nous avons donc réalisé cette analyse à un niveau taxinomique qui, à quelques exceptions près est le niveau générique.

Une première catégorie d'exceptions concerne des genres qui ont été divisés en lignées : *Athripsodes*, *Oecetis*, *Cheumatopsyche* et *Chimarra*. Ils présentent, chacun, les caractéristiques suivantes :

- une richesse spécifique élevée (*Athripsodes* : 36 espèces, *Oecetis* : 31 espèces, *Cheumatopsyche* : 47 espèces et *Chimarra* : 60 espèces) ;
- des répartitions géographique et écologique très étendues (chapitre 6) ;
- une fréquence de capture élevée (ils se classent parmi les six genres les plus fréquents avec *Macrostemum* et *Setodes*) ;
- ils sont, à Madagascar, polyphylétiques, c'est-à-dire constitués de lignées distinctes, qui devraient être élevées au niveau générique dans un avenir plus ou moins proche. Ce travail est en cours pour les *Oecetis* (Morse & Chen) et pour les *Athripsodes* (de Moor).

Ce choix, loin d'introduire une hétérogénéité dans le tableau de données, le rend plus homogène et permettra une interprétation plus fine.

Une deuxième exception concerne des genres qui ont été groupés, il s'agit, d'une part, de *Wormaldia* et *Dolophilodes* chez les Philopotamidae, d'autre part, de *Pisulia* et *Dyschimus* chez les Pisuliidae. *Dolophilodes* est présent sur trois stations, il est très voisin de *Wormaldia* ; ces deux genres constituent la sous-famille des Philopotaminae à Madagascar. *Dyschimus* est quant à lui présent sur une seule station, il est regroupé avec les autres Pisuliidae qui appartiennent tous au genre *Pisulia*.

Enfin, les Hydroptilidae ont été exclus de l'analyse car leur étude systématique est à peine amorcée.

Il en résulte une liste de cinquante unités taxonomiques (tableau 7-1), que nous allons utiliser pour obtenir une première image synthétique des hydrosystèmes malgaches.

## **1.2. Les sites étudiés**

Nous n'avons retenu que les stations où plus de deux taxons étaient présents. Elles sont au nombre de 359, réparties en deux sous-ensembles correspondant aux versants oriental (184 stations) et occidental (175 stations). Chaque versant a donné lieu à une analyse indépendante.

## **1.3. Les méthodes utilisées**

L'interprétation est réalisée en classant les stations en fonction de trois indicateurs de milieu :

1. l'altitude
2. la distance de la source
3. la végétation dominante autour de la station.

Pour chacun de ces indicateurs, nous avons établi une répartition des stations en classes dont les définitions et les limites sont indiquées par les figures 7-2 (altitude, versant oriental), 7-4 (distance de la source, versant oriental), 7-7 (végétation, versant oriental), 7-12 (altitude, versant occidental), 7-14 (distance de la source, versant occidental) et 7-16 (végétation, versant occidental). Les différentes partitions ont été étudiées par projection sur le plan factoriel 1X2. Chaque station est reliée par un trait au centre de sa classe, ce qui fournit une projection en étoile (les centres des classes sont également figurés indépendamment pour faciliter la lecture). Nous indiquons ensuite les inerties interclasses et intraclasses, ainsi que les résultats d'un test réalisé par permutations aléatoires des stations entre les classes. Une analyse sur variable instrumentale a été enfin réalisée pour vérifier que nos descripteurs permettaient la reconstruction des deux premiers axes. Enfin, étant donné la prépondérance du premier axe observée lors de l'étude de chaque versant, nous avons projeté chaque taxon, y compris l'amplitude et la fréquence des occurrences, sur ce seul axe, qui résume l'organisation générale du peuplement de Trichoptères.

## **2. Le Versant oriental**

### **2.1. Les résultats et leur expression graphique**

La figure 7-1 représente la projection des taxons dans le plan formé par les axes factoriels 1 et 2, ainsi que le graphe des valeurs propres. La première valeur propre est nettement supérieure aux autres. Elle représente 10,2% de l'inertie du tableau, la seconde

n'atteint que 5,7%. Il s'agit donc d'une structure à une dimension dominante. Les projections des taxons dans le plan factoriel 1X2 indique d'ailleurs une situation assez proche d'un effet Guttman (cet effet est caractéristique des situations où un facteur est prépondérant. Le premier axe répartit les taxons en fonction de ce facteur, il oppose les deux extrêmes ; le deuxième axe est en grande partie redondant, il oppose les éléments moyens aux extrêmes).

La figure 7-2 représente les projections, dans le plan factoriel 1X2, des stations classées en fonction de l'altitude. Les centres des classes sont alignées le long du premier axe. Mais on observe également un important recouvrement de toutes les classes intermédiaires. Seules les classes extrêmes (0 à 100 m et 1.500 à 2.000 m) sont relativement distinctes. L'inertie interclasse ne représente que 7,9% de l'inertie totale, mais cette contribution est très significative (figure 7-3).

La figure 7-4 représente les projections, dans le plan factoriel 1X2, des stations classées en fonction de la distance de la source. Les centres des classes sont parfaitement alignées le long du premier axe. Ici encore, nous observons des recouvrements importants, qui nous permettent de distinguer grossièrement trois groupes : moins de 2 km, 2 à 10 km et plus de 10 km de la source. L'inertie interclasse représente 8% de l'inertie totale, une contribution très significative (figure n°7-5).

La figure 7-6 représente les projections, dans le plan factoriel 1X2, des stations classées en fonction de la végétation. Les huit classes de végétation constituent trois groupes :

1. les forêts primaires,
2. les forêts dégradées et les formations secondaires denses du type savoka,
3. toutes les autres classes, c'est-à-dire les milieux ouverts (savanes, rizières) et les paysages de culture y compris les zones de plantations.

Ce classement, contrairement aux deux précédents, est qualitatif, l'ordre des classes ne présente donc aucune signification particulière. Néanmoins nous remarquons que le gradient correspond à la couverture du sol. Nous remarquons également les plantations (en particulier les caféiers) sont confondues avec les savanes et les cultures alors que les savoka se distinguent peu des forêts dégradées. L'inertie interclasse représente 8% de l'inertie totale et, comme précédemment, cette contribution est remarquablement significative.

## 2.2. Interprétation et discussion

Ces figures permettent de comprendre l'importance du premier axe. Il correspond à l'évolution simultanée des trois principaux facteurs : la végétation, la distance de la source et l'altitude. La géomorphologie du versant oriental, assez abrupt, renforce le lien entre l'altitude et les faibles distances aux sources. Sur chacun de ces bassins, la déforestation a commencé en plaine pour remonter progressivement dans les collines et vers l'escarpement. Les zones les plus hautes, qui sont également les plus escarpées, sont les moins favorables aux activités agricoles et constituent le refuge des forêts ombrophiles. Notre premier axe, le seul que nous interprétons, décrit l'évolution du peuplement depuis les petits torrents des forêts humides d'altitude jusqu'aux rivières des plaines côtières agricoles. Une telle structure générale du milieu n'est pas favorable à la mise en évidence du ou des facteurs écologiques réellement déterminants.

L'analyse sur variable instrumentale ne fait que confirmer cette conclusion (figure 7-8 et 7-9). Cette analyse n'est pas significative. Ce qui est prévisible. Notre tableau de données est organisé suivant un seul gradient, le reste des variations est supposé inhérent à la technique d'échantillonnage. Il existe probablement une variabilité provenant de différences faunistiques latitudinales à l'intérieur des forêts primaires, par exemple l'absence de Philopotaminae sur la Montagne d'Ambre, l'absence de Glossosomatidae dans la moitié Nord ou de Sericostomatidae dans la moitié Sud. Ce sont d'ailleurs des phénomènes de ce type qui constituent les axes 2, 3 et 4. Ils sont présentés au chapitre précédent, mais ne sont que des hypothèses de travail. Notre travail sur le terrain n'est pas suffisant pour que l'on puisse conclure maintenant sur des absences locales à l'intérieur des forêts, d'autant qu'il n'existe aucun élément antérieur. Mathématiquement, reconstituer un axe dominant à partir de trois facteurs ne pose pas de difficulté, le test (figure 7-9) nous le confirme. En revanche, l'analyse sous contrainte nous restitue assez fidèlement le premier axe, beaucoup moins le second (figure 7-8).

L'étude des contributions des taxons à l'axe (tableau 7-2) permet une hiérarchisation plus fine des facteurs déterminants.

Au préalable, il faut d'abord noter qu'un certain nombre des taxons ont des contributions relatives extrêmement faibles. Cela concerne des taxons rares (groupes D et F des *Athripsodes*, *Oecetis* du groupe de *oliae*) mais également des taxons fréquents (*Triaenodes*, *Pseudoneureclipsis*, *Helicopsychidae*) et, entre autres, le genre le plus fréquent (*Macrostemum*). Ce résultat est important, il signifie une homogénéité assez forte du peuplement du versant oriental. Evidemment, ce phénomène que nous observons au

niveau générique disparaîtrait lors d'une analyse réalisée au niveau spécifique. L'exemple du genre *Macrostemum* est particulièrement caractéristique. Nous avons vu (chapitre 5) qu'il est présent partout mais que les différentes espèces ont des profils distincts, certains strictement forestières, d'autres potamiques etc... Il permettrait, à lui seul, d'élaborer une typologie biologique des cours d'eau plus précise que celle que nous discutons ici.

Les plus fortes contributions absolues indiquent une opposition entre, d'une part, *Tinodes*, *Paulianodes*, *Leptonema*, *Cheumatopsyche* (groupe des espèces noires), *Chimarra* (groupe des géants), *Lolondrano* et les Philopotaminae, d'autre part, *Oecetis* (groupe *Setodellina*), *Parasetodes*, *Amphipsyche*, *Athripsodes* (groupe J). Les profils écologiques exposés au chapitre précédent, nous indiquent qu'il s'agit d'une opposition entre des taxons strictement forestiers et des taxons complètement absents des forêts primaires. Cette prépondérance du facteur forêt est confirmée par l'étude de la figure 7-10 qui représente la projection de la distribution des taxons sur l'axe 1 seul (la taille du cercle noir est proportionnelle à leur poids, celle du segment représente l'amplitude des occurrences).

Cette figure nous permet de répartir les taxons en quatre groupes.

1. Le premier est composé des Philopotaminae, *Paulianodes*, *Tinodes*, *Cheimacheramus*, *Adicella* et Glossosomatidae. Tous présentent le même profil écologique, ils sont strictement cantonnés aux forêts primaires et aux faibles distances des sources.
2. Le deuxième est composé de taxons forestiers qui se maintiennent dans la zone de transition forestière et sont parfois rencontrés dans les formations secondaires denses. Ceci s'accompagne, sur le réseau hydrographique, d'une progression vers des distances de la source plus élevées.
3. La rupture avec le troisième groupe est nette. Ce dernier est composé de genres qui sont présents en forêt, mais qui sont surtout présents en dehors, en particulier sur de grandes rivières.
4. Le quatrième est composé de *Potamyia*, *Oecetis* (groupe de *testacea* et *setodellina*), *Setodes*, *Chimarra* (groupe de *cereris*), *Athripsodes* (groupe J et B), *Parasetodes*, *Amphipsyche*, *Ecnomus* et *Aethaloptera*). Leur présence sur les petites rivières des forêts ombrophiles est exceptionnelle. En dehors des forêts, ils sont soit répandus sur tout le gradient source-embouchure (groupe de *cereris*, groupes J et B des *Athripsodes*), soit potamiques (*Amphipsyche*, *Aethaloptera*).

L'analyse met donc en évidence deux ensembles faunistiques distincts. Le premier est constitué par la faune des forêts primaires (ensembles 1 et 2), le second par celle des

autres milieux (ensemble 3 et 4). Cette opposition n'est pas tranchée, il y a un fort recouvrement. En forêt, nous pouvons distinguer quelques genres strictement forestiers (ensemble 1) et, en conséquence, strictement rhithriques. En dehors des forêts, nous mettons en évidence une préférence potamique chez quelques genres (ensemble 4).

### **3. Le versant occidental**

Afin de permettre une comparaison aisée, nous avons adopté pour le versant occidental une démarche identique à celle utilisée lors de l'analyse du versant oriental.

#### **3.1. Les résultats et leur expression graphique**

La figure 7-11 représente la projection des taxons dans le plan formé par les axes factoriels 1 et 2, ainsi que le graphe des valeurs propres. La première valeur propre est nettement supérieure aux autres. Elle représente 11,8% de l'inertie du tableau, la seconde n'atteint que 6,7%. Ces valeurs sont un peu supérieures à ce qui était observé précédemment, mais la structure générale est semblable et nous observons encore une analyse à une dimension dominante. Toutefois, il n'y a plus aucune ressemblance entre la projection des taxons et la disposition en parabole d'un effet Guttman.

La figure 7-12 représente les projections, dans le plan factoriel 1X2, des stations classées en fonction de l'altitude et la figure 7-13 les résultats du test par permutations aléatoires. La corrélation avec l'altitude est significative, l'inertie interclasse (9%) est un peu supérieure à celle observée sur le versant oriental. Les différentes classes se résument en trois groupes (moins de 500 m, 500 à 1.000 et plus de 1.000 m), avec un recouvrement important. Les altitudes supérieures sont bien identifiées sur le second axe.

La figure 7-14 représente les projections, dans le plan factoriel 1X2, des stations classées en fonction de la distance de la source et la figure 7-15 les résultats du test par permutations aléatoires. La corrélation est significative, l'inertie interclasse (8%) est un peu supérieure à celle observée sur le versant oriental. Les différentes classes se résument en deux ensembles. Les faibles valeurs (moins de 10 km des sources) sont centrées sur les valeurs négatives du premier axe mais réparties sur l'ensemble du nuage. Les valeurs supérieures (plus de 10 km des sources) sont centrées sur des valeurs faiblement positives du premier axe et nettement groupées sur la partie droite du nuage.



La figure 7-16 représente les projections, dans le plan factoriel 1X2, des stations classées en fonction de la végétation et la figure 7-17 les résultats du test par permutations aléatoires. Nous observons toujours une corrélation très significative. L'inertie interclasse atteint 18% de l'inertie totale, le double de la valeur observée sur le versant oriental. Schématiquement les onze classes de végétation se répartissent en deux ensembles.

- Le premier comprend trois classes à fortes valeurs négatives sur le premier axe, à savoir : les forêts humides d'altitude (4c), les forêts sèches d'Andohahela (4a) et les formations à Ericaceae des Hautes-Terres centrales (4e) qui incluent à la fois les formations climaciques à *Philippia* que les fourrés bas et denses qui remplacent la forêt humide d'altitude.
- Le second comprend toutes les autres formes de paysage végétal. Les classes sont centrées sur des valeurs faiblement positives sur le premier axe. On observe que les forêts dégradées appartiennent à ce second ensemble et ne sont pas en position intermédiaire comme elles le sont sur le versant oriental. Les forêts sclérophylles à *Uapaca* de même que les forêts décidues occidentales (4b) appartiennent également à cet ensemble. Il est vrai qu'elles sont très peu échantillonnées car le réseau hydrographique y est peu dense et souvent intermittent. A l'intérieur de cet ensemble, le second axe distingue, d'une part, les savanes (4h) et les rizières (4i) qui ont une projection positive, d'autre part, les forêts décidues (4b) et les milieux marécageux (4g) qui ont une projection négative. Ceci nous confirme que ce second axe est corrélé à l'altitude, ce qui était déjà visible sur la figure 7-12. En effet rizières et savanes sont les formations végétales dominantes des Hautes-Terres Centrales, alors que les forêts décidues, les formations de type bush et les marécages sont situées sur la plaine littorale.

### 3.2. Interprétation et discussion

Le premier axe est évidemment le même que celui qui a été observé sur le versant oriental. Il correspond à un gradient d'altitude des Hautes-Terres centrales vers la plaine côtière occidentale. Il correspond également à un gradient de distance à la source lié à la variation altitudinale. Il correspond enfin à une opposition marquée entre, d'un côté, les forêts humides des Hautes-Terres et les formations à Ericaceae, de l'autre, l'ensemble des autres paysages. Or ces deux formations végétales individualisées sont, l'une comme l'autre, des formations d'altitude. Elles ne sont jamais très étendues parce qu'elles sont soit des reliques (forêt d'Anjozorobe ou d'Ankazobe) soit situées sur des massifs montagneux ; en conséquence leur réseau hydrographique n'est constitué que de petits tributaires.

Comme sur le versant oriental, les trois facteurs susceptibles de créer des domaines faunistiques distincts sont donc superposés, ce qui explique la dominance du premier axe.

En revanche, alors que, sur le versant oriental, seul le premier axe pouvait être interprété, ici le second axe présente une signification écologique assez nette. En réalité, nous observons le même phénomène que dans l'analyse effectuée sur les données d'Afrique occidentale. L'altitude et le gradient forêts humides - autres formations végétales correspondent aux bissectrices des axes. Les deux ensembles auxquels se résument les classes d'altitude sont bien discriminés sur la deuxième bissectrice (figure 7-12). Les trois ensembles auxquels se résument les classes de végétation sont discriminés sur la première bissectrice (figure 7-16). Elle permet de distinguer les forêts humides d'altitude des formations à Ericaceae, qui sont très claires (fourrés à *Philippia*) voire ouvertes. Ces formations constituent une transition faunistique entre la forêt humide et l'ensemble des autres paysages végétaux, un rôle qui est assumé, sur le versant oriental par les forêts dégradées et les savoka.

Ainsi, le paysage végétal permet d'expliquer les variations faunistiques sur les petites rivières d'altitude, qui sont les seuls cours d'eau à présenter des divergences importantes de peuplement. La figure 7-12 est, de ce point de vue, démonstrative ; nous observons une grande amplitude des deux classes supérieures (1f : plus de 1.500m, 1e : 1.000 à 1.500 m), alors que toutes les zones basses sont groupées et donc moins structurées. Le contraste est identique sur la figure 7-14 entre une grande dispersion de la faune des petites rivières (2a à 2d, c'est-à-dire 0 à 10 km des sources) et l'homogénéité des grandes rivières.

La figure 7-20 résume l'organisation du peuplement de Trichoptères sur le versant occidental. Elle nous permet un changement de perspective. Cette typologie distingue des lambeaux de forêt humide et des formations à Ericaceae d'altitude, la majorité des autres sites est relativement homogène. Cette question mériterait des recherches plus approfondies. Plusieurs facteurs locaux contribuent à cette uniformité. La nature des roches intervient peu ou pas ; Chaperon *et al.* (1993) notent « l'importance des couches d'altération fait passer au second plan l'influence de la nature pétrographique des roches mères ... les différences de structure, de composition chimique des roches composant le socle n'ont que peu d'incidence sur les caractéristiques hydrologiques des grandes rivières malgaches. » Mais le principal facteur d'homogénéisation sont les modifications du milieu aquatique consécutives à l'aménagement généralisé des bas-fonds en terrasses rizicoles. Ces transformations sont le résultat de travaux d'aménagement qui datent de plusieurs

siècles et se poursuivent aujourd'hui (Rakoto-Ramiarantsoa, 1981). Elles incluent des changements topographiques, notamment du profil en long et du profil transversal, afin de créer des parcelles horizontales. Les eaux de source, ou de ruissellement des tanety, sont soit récupérées directement dans des parcelles de tête de vallon ou lohasaha, soit recueillies dans des bassins permettant leur réchauffement, lorsque leur température ne convient pas au riz (Blanc-Pamart et Ratoko-Ramiarantsoa, 1993). Les parties supérieures des réseaux hydrographiques ont disparu, l'eau passant d'une parcelle à l'autre par des brèches aménagées dans les diguettes, puis elles sont transformées en petits canaux collecteurs, jusqu'à reconstituer plus en aval un réseau hydrographique privé des têtes de bassin. Ces aménagements et les effets de certains épisodes cultureux, notamment la mise en boue, ont forcément des conséquences importantes sur la faune dulçaquicole des hydrosystèmes Hautes-Terres, qui constitueraient une voie de recherche originale.

L'analyse sur variables instrumentales reconstitue parfaitement le premier axe et, avec quelques légères modifications, le second (figure n°7-18). En revanche et il s'agit là d'une différence tranchée avec le versant oriental, le test est significatif (à un peu plus de 95%, figure 7-19). Cette analyse correspond à 28% de l'inertie totale, ce qui est remarquable comparé aux 18% du versant oriental.

La figure 7-21 représente la projection de la distribution des taxons sur l'axe 1 seul. Elle permet d'observer, comme sur le versant oriental, une rupture nette entre deux faunes.

1. La faune des forêts humides d'altitude et des formations plus ou moins ouvertes à Ericaceae. A l'intérieur de cet ensemble on peut distinguer les taxons caractéristiques (des *Paulianodes* aux *Tinodes*) de ceux qui colonisent également une zone de transition (des *Chimarra* du groupe des géants aux *Nyctiophylax*).
2. La faune commune du versant occidental (des *Pseudoneureclipsis* aux *Aethaloptera*).

Cette représentation était particulièrement intéressante pour le versant oriental parce que ce dernier est une structure à une seule dimension. Elle est, dans le cas du versant occidental, plus réductrice mais, comme l'interprétation de l'axe est identique, elle permet une comparaison précise des deux versants.

Les deux listes diffèrent très peu. Trois taxons n'ont pas été capturés sur le versant occidental. (1) Les Philopotaminae sont très rhéophiles et donc moins fréquents dans les forêts humides occidentales, qui sont moins accidentées que celles de l'escarpement. (2) Les genres *Hydropsyche* et (3) *Polymorphanisus* sont monospécifiques à Madagascar ce qui limite leur répartition géographique et rend leur profil écologique plus étroit. Nous les supposons forestiers et potamiques (chapitre 6). Or les grandes rivières de la forêt

ombrophile n'existent plus sur les bassins orientaux où nous avons travaillé (certaines subsistent autour de la Baie d'Antongil et sur la presqu'île de Masoala). Elles n'existent plus sur les Hautes-Terres centrales et n'ont jamais existé, dans un passé géologique récent, dans la plaine côtière occidentale, à l'exception du Sambirano, qui demeure une région inconnue en ce qui concerne les Trichoptères.

La position des taxons est globalement similaire sur les deux versants. Nous observons cependant deux types de dissemblances.

- La première est le glissement d'un ensemble de taxons (*Athripsodes* du groupe D, *Leptocerus*, *Leptocerina*, *Helicopsyche*, *Psychomyiellodes*, *Oecetis* du groupe *oliae*) qui occupent à l'Ouest une position caractéristique (des forêts humides et des formations à Ericaceae, sur les Hautes-Terres Centrales) mais, à l'Est, une position moyenne centrée sur la transition forestière. C'est une situation que nous avons régulièrement mise en évidence lors de l'étude analytique (chapitre 6). Des familles (Helicopsychidae, Pisuliidae), des genres (*Goerodes*, *Leptocerina*) des groupes (*Chimarra* groupe des géants, *Athripsodes* du groupe D) ou des espèces (*Chimarra* sp. AK, *Cheumatopsyche* sp. L, *Oecetis rivieri*) sont localisés en altitude sur le versant occidental (grossoirement au dessus de 1.000 m) mais descendent jusqu'au niveau de la mer sur le versant oriental. L'explication de cette situation tient à la différence climatique entre les deux versants, le versant oriental est plus humide mais surtout humide tout au long de l'année, il est également plus frais (2 à 3°C en moyenne). Si l'interprétation du premier axe est la même sur chaque versant, l'amplitude de la variation est évidemment bien plus forte sur le versant occidental où l'on passe des forêts ombrophiles au milieu sahélien.
- La seconde est constituée de deux situations contrastées. Ainsi les *Chimarra* du groupe archaïque sont forestiers sur le versant oriental (Ci1 sur la figure 7-10) et caractéristiques des milieux ouverts (Ci1 sur la figure 7-21) sur le versant occidental. Il s'agit d'une opposition totale, qui ne s'explique que par l'approche spécifique. Le groupe est constitué de cinq espèces forestières principalement répandues à l'Est et de deux espèces savaniques uniquement localisées à l'Ouest. Les résultats des analyses sont donc parfaitement conformes à l'étude analytique. Nous mesurons, sur cet exemple, l'ampleur des problèmes posés par une étude au niveau du genre ou de la famille. Le second cas est celui des *Athripsodes* du groupe F qui nous offrent une situation analogue. L'une des espèces (*A. furcifer*) est caractéristique du milieu sahélien et absente du versant oriental où l'on rencontre quelques espèces localisées dans la zone de transition forestière (notamment *A. sp. CX* et *A. sp. CY*).

De façon plus générale, les cas de ces *Chimarra* et de ces *Athripsodes* illustrent un inconvénient souvent sous-estimé du choix des taxons supérieurs. Outre une part inévitable d'arbitraire dans leur définition, ainsi qu'une forte hétérogénéité (en terme de richesse et de diversité spécifique), ils sont mal adaptés à des études géographiques à grande échelle, parce qu'ils ne représentent rien de plus que l'ensemble des espèces qui leur appartiennent dans une région donnée. En comparant la situation malgache avec celle de l'Afrique occidentale, nous retrouvons des difficultés identiques à celles que nous observons en comparant les deux versants entre eux. Ainsi le genre *Amphipsyche* nous apparaît à Madagascar comme l'un des moins forestiers à l'Est (figure 7-10) comme à l'Ouest (figure 7-21) parce qu'il ne comprend qu'une seule espèce : *A. senegalensis*, alors qu'en Afrique occidentale existe également *A. beneri*, espèce forestière, qui donne au genre une répartition écologique et géographique bien plus large. Le genre *Polymorphanus* offre un exemple analogue : *P. guttatus*, seule espèce malgache du genre, est très rare, probablement du fait de la transformation de son habitat. Si la déforestation se poursuit, le genre disparaîtra de Madagascar. En Afrique occidentale, les savanes sont colonisées par *P. angustipennis*, qui, du fait de la transformation progressive du milieu, doit gagner du terrain sur *P. hargreavesi*, l'espèce de la transition forestière. La biologie des *Polymorphanus* est donc parfaitement compatible avec des conditions hydrologiques sahéliennes et *P. angustipennis* se développerait probablement très bien dans l'Ouest malgache (où il retrouverait par exemple *Amphipsyche senegalensis*). On mesure ici le danger des généralisations.

#### 4. Conclusion

En Afrique occidentale, nous avons observé un espace faunistique organisé en fonction de deux facteurs principaux : l'altitude et la végétation. Cette première étude malgache est beaucoup moins favorable pour deux raisons. (1) La première est que, travaillant au niveau du genre, nous masquons un certain nombre de changements faunistiques. (2) La seconde est que les variations de la végétation, de l'altitude et de la distance de la source sont mieux corrélées.

Malgré ces difficultés, l'analyse du versant occidental nous fournit un schéma fondé sur une transition forestière, d'une part, l'altitude, d'autre part, c'est-à-dire sur les mêmes facteurs fondamentaux qu'en Afrique occidentale. L'analyse du versant oriental est dominée par la déforestation, elle distingue la faune des forêts ombrophiles, celle des formations secondaires de celle de l'ensemble des autres paysages végétaux.

Sur le versant occidental, des régions entières offrent un climat sahélien et une absence de couverture végétale du sol qui datent de la dernière glaciation. En revanche, sur le versant oriental, la déforestation est récente et d'origine anthropique. Le climat a été peu modifié : les charges en matière sédimentaire sont plus importantes et la variabilité hydrologique a probablement augmenté (c'est un point qui mériterait des recherches particulières), mais la pluviométrie n'a sensiblement pas varié. Ceci nous explique les différences entre les deux analyses. Ces différences concernent peu les taxons et encore moins les facteurs écologiques fondamentaux. Sur le versant occidental, les résultats sont mieux structurés et plus significatifs, parce que nous observons un gradient plus large installé depuis longtemps. Sur le versant oriental, la structure est moins nette et les résultats moins significatifs, parce que nous observons un gradient plus restreint et plus récent.

Au niveau générique (ou proche du niveau générique), le peuplement de Trichoptères est modifié par la déforestation. Ces modifications sont tellement apparentes qu'elles masquent d'autres phénomènes éventuels de moindre ampleur, elles correspondent à la perte d'un tiers des taxons. Cette évolution n'est pas catastrophique ; elle l'est encore moins si l'on opte pour un point de vue fonctionnel. Nous pouvons nous interroger sur le nombre d'ordres entomologiques capables de maintenir une telle diversité lors de la transformation des forêts ombrophiles en pseudo-steppes à *Aristida* et conclure que, bien que fortement déterminés par les caractéristiques du bassin versant, les hydrosystèmes ont une résistance qui leur est propre. Pour mieux analyser ces phénomènes, nous allons procéder maintenant à une analyse au niveau spécifique.

## **Chapitre 8**

# **Analyse zoosociologique des Philopotamidae malgaches**

---





Le choix de la famille des Philopotamidae est fondé sur trois éléments remarquables.

- La richesse spécifique est élevée, nous disposons de données sur quatre vingt dix espèces malgaches. Ces espèces sont classées en genre, puis en lignées phylogéniques (ou groupes *sensu* Schmid, 1986), clairement distinctes. Le tableau 8-1 fournit un état récapitulatif de la faune malgache, ainsi que les codes utilisés lors des analyses.
- Les répartitions sont larges, qu'il s'agisse de la répartition géographique, du profil écologique ou du gradient forêt humide / milieux ouverts mis en évidence lors de l'analyse au niveau générique.
- La famille présente une forte homogénéité écologique, surtout trophique. Ce dernier point est particulièrement intéressant dans le cadre de notre problématique centrée sur la diversité des espèces et qui n'est pas un essai de validation du River Continuum concept.

Notre inventaire a mis en évidence un phénomène qui va compliquer la suite de l'analyse. Il s'agit de la forte proportion d'espèces rares, qui s'explique, en partie, par le microendémisme des espèces forestières (tableau 6-3). Ceci nous amène à réaliser une série d'analyses séparées par bassin hydrographique, plus exactement par groupe de bassins ; les limites correspondent aux lignes de partage des eaux et sont indiquées sur la figure 5-8.

Nous envisagerons d'une part le versant occidental avec les analyses suivantes :

- le Sud-ouest,
- l'Ouest (Betsiboka et Tsiribihina),
- la région de la Montagne d'Ambre.

Sur le versant oriental les analyses régionales seront :

- le bloc Namorona et Mananjary,
- le bloc Manampatrana et Matitanana,
- le bassin de la Lokoho,
- le Sud-est.

## 1. Le Sud-ouest.

### 1.1. Présentation générale des bassins hydrographiques

Cette analyse concerne l'ensemble des bassins situés entre le Mangoky et la Tarantsy. C'est une région dont la superficie est d'environ 130.000 km<sup>2</sup>, les deux principaux bassins en sont le Mandrare (12.500 km<sup>2</sup>) et le Mangoky (55.000 km<sup>2</sup>).

Les hauts cours du Mandrare, situés en altitude sur le versant occidental du massif d'Andohahela ont des caractéristiques encore proches de celles des bassins orientaux, bien que la forêt primaire ait pratiquement disparu, remplacée par des prairies d'altitude et des galeries forestières parfois assez denses. Les cours supérieurs septentrionaux ont un régime proche de celui des Hautes Terres méridionales. En revanche, la majeure partie du bassin, ainsi que ceux du Manambovo, Menarandra, Linta et Onilahy, offrent des conditions très proches de celles des milieux sahéliens. Ils reposent sur l'extrémité du socle cristallin au Nord-est, mais surtout sur des formations sédimentaires dont l'âge varie du jurassique au quaternaire. Le climat est aride, les précipitations annuelles sont inférieures à 600 mm, les températures moyennes annuelles comprises entre 20 et 25°C. Les écoulements sont les plus faibles de l'île, ils sont généralement compris entre 1 et 5 l/s/km<sup>2</sup>. Mais surtout, la variabilité intra-annuelle est très forte et les crues sont rapides et brutales. Les étiages sont très faibles, 0,5 à 1 l/s/km<sup>2</sup> dans les secteurs amont de grands bassins, nuls sur les petits bassins ou certains secteurs aval. Il faut cependant noter que, si la saison sèche est longue, puisque l'essentiel de l'écoulement se situe entre mi-décembre et mi-mars, elle peut être interrompue par des précipitations irrégulières et épisodiques dues à la proximité de l'océan.

Le Mangoky est le plus vaste des bassins hydrographiques malgaches. Quatre régions se distinguent d'Est en Ouest.

- Les hauts cours sont situés sur les socles cristallins des hauts plateaux du Betsileo (gneiss et migmatites), la Zomandao, l'un des principaux affluents prend sa source vers 2.500 m d'altitude sur le Pic Boby (point culminant du massif de l'Andringitra). La pluviométrie est comprise entre 1.000 et 1.500 mm. On observe quelques lambeaux de forêts dégradées en altitude. La végétation est surtout constituée de savanes pauvres (savanes à *Aristida*), et de zones rizicoles.

- Des plaines situées entre 600 et 900 m, sur un socle cristallin. La pluviométrie est comprise entre 900 et 1.000 mm. La végétation est essentiellement constituée de savanes (plateau de l'Horombe).
- Des cuestas sédimentaires et notamment le massif gréseux de l'Isalo. La pluviométrie est comprise entre 700 et 900 mm. La végétation est composée de savanes à hautes herbes (savanes à *Heteropogon*), avec souvent un boisement très peu dense de palmiers. On note également des formations arbustives dans les zones de relief et quelques forêts sèches relictuelles (Isalo). Enfin on y observe les forêts sempervirentes sclérophylles (Zombitse).
- Une plaine côtière, au relief faible, sur alluvions sablo-argileux et sables. La pluviométrie annuelle est faible (de 700 à 500 mm). La végétation est dominée par des forêts sèches décidues assez ouvertes et des formation de type « bush » (Didiereaceae, Euphorbiaceae).

## 1.2. Les données et leur analyse

Dix-huit espèces ont été inventoriées sur 60 des 93 sites étudiés. Le tableau de présence-absence a été traité par analyse factorielle des correspondances. Les stations ont été classées en fonction de quatre descripteurs<sup>1</sup> : (1) l'altitude, (2) la distance à la source, (3) la pluviométrie, (4) le paysage végétal. Les limites des différentes classes sont indiquées sur les résultats des analyses.

La figure 8-1 représente les projections des espèces dans le plan formé par les deux premiers axes, les valeurs propres de l'analyse ainsi que les projection, sur le même plan 1x2, des centres des classes de stations pour les partitions (1) altitude, (2) distance de la source et (3) végétation.

La figure 8-2 représente les projections des espèces dans le plan 1x3 ainsi que les projection, sur le même plan 1x3, des centres des classes de stations pour les partitions (1) altitude, (2) distance de la source et (3) végétation.

La figure 8-3 représente les résultats des tests de simulation pour les descripteurs (1) altitude et (2) distance de la source.

La figure 8-4 représente les résultats des tests de simulation pour les descripteurs (1) pluviométrie et (2) végétation.

---

<sup>1</sup> Ce terme est utilisé de préférence à facteur qui présuppose un mécanisme actif direct.

### 1.3. Interprétation

L'analyse factorielle fournit cinq axes principaux dont la somme des valeurs propres atteint 65% (figure 8-1). L'examen des contributions absolues permet l'interprétation de ces axes.

- L'axe 1 oppose deux ensembles d'espèces : (1) le premier est constitué de *Chimarra* sp. I et de *C. sp. AU*, mais *C. sp. AF*, *C. sp. AG* et *P. sp. A* ont également de fortes contributions, (2) le second est constitué de *C. sp. AI* et de *C. sp. AH*.
- Le deuxième axe crée un ensemble de trois espèces : *C. sp. AK*, *C. sp. A* et *C. sp. AW* qui s'oppose à *C. sp. C*. Le troisième axe oppose *C. sp. C*, *C. sp. Y* et *C. sp. E* à *C. sp. O* et *C. sp. B*.
- Le quatrième est un peu redondant avec le troisième, il oppose *C. sp. O* et *C. sp. B* à *C. sp. BI* et *C. sp. AS*.
- Enfin, alors que les axes 2 à 4 n'ont concerné que les espèces qui avaient des coordonnées négatives ou faiblement positives sur l'axe 1, l'axe 5 distingue, à l'intérieur de l'ensemble des espèces à coordonnées fortement positives, un sous-ensemble constitué de *C. sp. AF*, *C. sp. AG* et *P. sp. A*, principalement opposé à *C. sp. I*.

L'interprétation peut être réalisée de deux manières. Dans un premier temps, nous examinerons la position sur les différents axes des relevés classés en fonction des descripteurs ; dans un second temps, nous nous reporterons aux profils écologiques pour vérifier l'adéquation des sous-ensembles définis au cours de l'analyse avec les grands types de profil.

La partition des stations en classes d'altitude est trop fine pour cette analyse. Seule la classe supérieure (plus de 1.000 m) est nettement distinguée sur le premier axe, et la classe immédiatement inférieure (800 à 1.000m) sur le second. Malgré cela l'inertie interclasse correspond à 18% de l'inertie totale, cette correspondance est tout juste significative (deux simulations sur mille présentent une inertie supérieure à la valeur observée).

La partition des stations en classes de distance de la source est plus discriminante. L'inertie interclasse atteint 25% et le test est très significatif. Les différentes classes sont alignées le long de l'axe 1, mais on note que les classes c (2 à 5 km) et d (5 à 10) sont presque confondues, de même que les classes e (10 à 40) et f (plus de 40). L'axe 2 traduit également une partie de cette inertie. En revanche, nous n'observons rien de particulier sur l'axe 3.

L'examen de la pluviométrie n'apporte aucun élément supplémentaire, les valeurs maximales correspondent aux zones d'altitude élevée, ce qui était prévisible, mais l'inertie interclasse n'est pas très élevée (9,2%) et le test est tout juste significatif.

Enfin, l'examen des classes de végétation donne un résultat particulièrement intéressant puisque l'inertie interclasse est très forte (41%) et le test significatif.

#### **1.4. Discussion et conclusion**

Cette première analyse permet la mise en évidence de plusieurs sous-ensembles parmi les Philopotamides.

- L'ensemble « Trafonaomby » (*C. sp. I*, *C. sp. AU*, *C. sp. AF*, *C. sp. AG* et *P. sp. A*) est un groupement d'espèces de hautes et moyennes altitudes, aux affinités nettement rhithriques, mais qui sont également liées aux forêts, aux formations secondaires ou aux formes de transition qui les remplacent. On y distingue deux sous-ensembles. Le premier (*C. sp. I* et *C. sp. AU*) est caractéristique des lisières forestières d'altitude et des formations à Ericaceae qui leur sont associées, les localités typiques sont les pâturages d'altitude du Trafonaomby dans la réserve d'Andohahela et ceux de l'Andringitra. Le second (*C. sp. AF*, *C. sp. AG* et *P. sp. A*) est encore très mal connu, ce sont des espèces des forêts occidentales d'Andohahela

- L'ensemble « sahélien » (*C. sp. AH*, *C. sp. AI*) est constitué des deux espèces les plus communes dans l'Ouest. Elles colonisent tous les types de cours d'eau, sont très tolérantes aux fortes charges en matières sédimentaires et aux fortes variations de débit. En revanche, elles n'atteignent ou ne dépassent qu'exceptionnellement les 1.000 m en altitude.

- Les espèces de l'ensemble « Isalo » (*C. sp. AW*, *C. sp. AK* et *C. sp. A*) sont souvent abondantes sur de petites et moyennes rivières et sont nettement moins tolérantes que celles du groupe précédent aux charges sédimentaires et à la variabilité hydrologique. Les localités typiques sont le réseau hydrographique du massif de l'Isalo.

- Les espèces de l'ensemble « Zombitse » (*C. sp. O*, *C. sp. B*) sont cantonnées près des sources aux basses altitudes. Ceci est visible sur leur profil écologique mais n'apparaît pas dans l'analyse (axe 3, descripteur distance de la source) car on ne les capture que rarement. Mais ces captures ne sont pas aléatoires, elles sont liées à une meilleure couverture végétale du bassin et ceci, en revanche, est mis en évidence par l'analyse (axe 3, descripteur végétation). La localité typique est un petit cours d'eau voisin du massif forestier de Zombitse (forêt sempervirente sclérophylle).

•L'ensemble « Anadabolava » (*C. sp. C*, *C. sp. E* et *C. sp. Y*) est hétérogène. *C. sp. C* présente un profil écologique très similaire à celui des espèces du groupe 2, il est un peu plus potamique. En revanche le cas de *C. sp. E* et de *C. sp. Y* est particulier : ce sont des espèces potamiques de basse altitude, mais elles sont très rares. Nous les avons caractérisées (chapitre Faune de Madagascar) comme des espèces de piémont. Sur le bassin du Mandrare, ce phénomène est particulièrement net et concerne également les Hydropsychidae (Gibon & Andriambelo, 1999). La zone correspond à la seconde transition de stress hydraulique de Statzner & Higler (1986).

•Deux espèces isolées : *C. sp. AS* dont la répartition des captures dans le Sud-ouest malgache reste inexplicée et *C. sp. D*, qui est rare et que l'on peut associer au groupe 5.

## **2. Les bassins de la Betsiboka et de la Tsiribihina.**

### **2.1. Présentation générale des bassins hydrographiques**

Ce sont, après le Mangoky, les deux plus grands fleuves, la Betsiboka draine 49.000 km<sup>2</sup> et la Tsiribihina 49.800. Mais, si l'on considère les débits, ce sont, respectivement, les deux premiers. Les bassins supérieurs sont situés dans les Hautes Terres Centrales, sur le socle cristallin et les bassins inférieurs dans la plaine côtière sur les formations sédimentaires. Sur les Hautes Terres, les pentes sont fortes (10 m par km), ce qui crée de nombreux rapides. La transition avec la plaine est brutale, les pentes y sont de l'ordre de 1 m par km. La pluviométrie est supérieure à 2.000 mm sur le versant occidental de l'Ankaratra, varie autour de 1.300 mm dans la plaine de Tananarive, remonte jusqu'à 1.800 mm sur les Tampoketsa (Ankazobe), puis diminue régulièrement jusqu'à la côte (1.200 mm). Les sols sur altérites du socle cristallin permettent le maintien des débits d'étiage pendant la saison sèche, mais dans la plaine sédimentaire de nombreux petits tributaires sont temporairement asséchés.

### **2.2. Les données et la représentation graphique de leur analyse**

Les Philopotamidae sont présents sur 29 des 97 stations échantillonnées, ce qui représente un taux de 30%, le plus faible observé parmi les régions malgaches étudiées. En effet, cette région recouvre largement les deux situations où les Philopotamides sont rares,

voire quasiment absents, les grandes rivières de plaine de la côte occidentale et les Hautes Terres Centrales. Quinze espèces ont été identifiées. L'une d'entre elles (*C. sp. BE*) est isolée, c'est à dire qu'elle n'a été capturée que sur un seul site, où aucune autre espèce n'est présente, nous l'avons donc écartée de l'analyse proprement dite, qui concerne donc 14 espèces réparties sur 28 stations. Il s'agit d'une petite analyse où les perturbations stochastiques sont fortes.

La figure 8-5 représente les projections des espèces dans le plan formé par les deux premiers axes, les valeurs propres de l'analyse ainsi que les projections, sur le même plan 1x2, des centres des classes de stations pour les partitions (1) altitude, (2) distance de la source (3) pluviométrie et (4) végétation.

La figure 8-6 représente les résultats des tests de simulation pour les descripteurs (1) altitude et (2) distance de la source.

La figure 8-7 représente les résultats des tests de simulation pour les descripteurs (1) pluviométrie et (2) végétation.

### 2.3. Interprétation et discussion

L'analyse porte sur un nombre plus restreint de relevés. Seuls les deux premiers axes sont interprétables, les axes suivants ne nous apportent qu'une information ponctuelle car ils sont dominés par une seule espèce. Le premier axe (27% de l'inertie) isole un groupe de quatre espèces, *Paulianodes sp. M* et *P. sp. L*, *Chimarra sp. I* et *C. sp. AV*. Elles sont opposées aux espèces *C. sp. AI* et *C. sp. AH*. L'axe 2 (17% de l'inertie) correspond également à un groupe de quatre espèces, *C. sp. AK*, *C. sp. A*, *C. sp. AW* et *C. sp. AS*. Elles sont opposées principalement à *C. sp. AI* et *C. sp. AH*.

La pluviométrie se révèle un mauvais descripteur, l'inertie interclasses est de 8% et le test montre qu'elle n'est absolument pas significative. Les trois autres sont tous significatifs : l'altitude de justesse puisque la corrélation observée a une chance sur mille d'être due au hasard, la distance de la source et la végétation de manière beaucoup plus significative. Les inerties interclasses sont élevées : 37% pour l'altitude, 48% pour la distance de la source et 47% pour la végétation. Nos descripteurs ne sont pas indépendants et, dans le cas particulier de cette analyse, les corrélations sont fortes. L'axe 1 correspond aux hautes altitudes (plus de 1.200 m), aux petits cours d'eau, aux reliques forestières des Hautes-Terres centrales et aux formations végétales à Ericaceae. L'axe deux correspond à une zone altitudinale un peu inférieure (800 à 1.000 m) et à des distances aux sources un peu supérieures. Il est également étroitement associé aux savanes, mais il est probable que

cette association soit due à l'échantillonnage. Sur ces deux bassins, la forêt est marginale, la végétation des zones hautes est une savane très pauvre. A plus basse altitude, dans les plaines occidentales, cette savane fait place à des formations arbustives claires. Notre analyse reflète bien cette correspondance des savanes et des régions d'altitude. Le reste du tableau ne peut être analysé correctement.

## 2.4. Conclusion

Notre analyse permet de reconnaître trois sous-ensembles espèces et un reliquat relativement indistinct.

•Le sous-ensemble constitué par *C. sp. AV*, *C. sp. I*, *P. sp. L* et *P. sp. M* correspond au sous-ensemble « Trafonaomy » de l'analyse du Sud-ouest. Il caractérise des stations situées dans, ou à la limite, des reliques de la forêt humide, c'est à dire la forêt d'Anjozorobe et celle d'Ambohitantely. Outre une situation écologique semblable, nous observons une forte similitude faunistique chez les *Chimarra*. Seul *C. sp. AU* est ici absent. Cette absence résulte d'un échantillonnage trop faible car *C. sp. AU* est présent sur la Mandraka, une rivière d'altitude dans des forêts dégradées situées à proximité de la ligne principale de partage des eaux. Nous avons donc un ensemble de trois espèces caractéristique des forêts humides d'altitude ainsi que des zones de transition forestière (formations à *Ericaceae*, zone de dégradation par le pâturage des troupeaux de zébus en semi-liberté). *C. sp. BE* provient de la forêt d'Anjozorobe ; contrairement aux trois espèces précédentes, qui sont ce que l'on pourrait appeler des formes de lisière, c'est une espèce strictement forestière, ce qui, à Madagascar, est toujours associé à une répartition géographique limitée.

•Le sous-ensemble *C. sp. AH*, et *C. sp. AI* est le sous-ensemble « sahélien » de l'analyse du Sud-ouest.

•Le sous-ensemble *C. sp. AW*, *C. sp. AK* et *C. sp. A* est le sous-ensemble « Isalo » de l'analyse du Sud-ouest. On notera que *C. sp. AS* leur est, ici, assez fortement associé (sa contribution relative à l'axe 2 est importante), alors que c'était une espèce nettement indépendante dans le Sud-ouest. Il apparaît quelques divergences spécifiques. Ainsi, *C. sp. AW*, qui d'une part monte un peu plus haut en altitude, d'autre part supporte des niveaux de turbidité un peu plus élevés que *C. sp. A* et *C. sp. AK*, se rencontre parfois dans les canaux rizicoles des Hautes Terres Centrales où il est le seul *Chimarra* présent. Dans la région d'Ankazobe, la zone de savane à *Ericaceae*, le terme de lande serait probablement plus exact, une formation végétale qui se rencontre en altitude, à proximité



des lambeaux forestiers humides des Hautes Terres Centrales, est peuplée par *C. sp. AK*, *C. sp. A* et *C. sp. AS*. A Anjozorobe, dont l'altitude est supérieure, on ne rencontre plus que *C. sp. I*.

Les données sont insuffisantes pour poursuivre l'analyse. Il subsiste donc des espèces rares de basse altitude, que l'axe 3 de l'analyse Sud-ouest avait nettement pris en compte. La similitude faunistique paraît ici moins importante. Mais si l'on considère le fait que *C. sp. V* est une forme vicariante très proche de *C. sp. O* et que *C. sp. AA* une forme vicariante très proche de *C. sp. B* (voir chapitre « Faune de Madagascar », la seule divergence est l'absence de *C. sp. E* et de *C. sp. D*.

### **3. La Montagne d'Ambre**

#### **3.1. Présentation générale**

La montagne d'Ambre est un massif volcanique quaternaire qui occupe l'extrémité nord de l'île. Le sommet est à 1.474 m, moins haut que les autres grands massifs montagneux malgaches (Tsaratanana, Ankaratra, Andringitra) qui dépassent les deux mille mètres. Ce massif est constitué de basaltes fissurés, les sols sont ferrallitiques. Le sommet est recouvert d'une belle forêt ombrophile assez dense, dont l'essentiel est protégé par le statut de Parc National. Mais cette forêt est peu étendue, la base du massif et les zones côtières sont une mosaïque de prairies sèches, de savanes boisées, claires à tendance xérophytique et de cultures. La limite de la forêt ombrophile est nette, il n'y a pratiquement pas de formations secondaires ou intermédiaires. Cette situation est due à un fort gradient pluviométrique dû à l'altitude (3.300 m au sommet, 1.500 à la base).

Le réseau hydrographique rayonne à partir du sommet, les bassins sont très étroits, leurs superficies sont réduites. Nous disposons de stations échantillonnées sur les bassins de la Saharenana, de l'Antongombato et de l'Irodo. Les débits de base sont soutenus en saison des pluies, les valeurs d'étiage ne descendent pas de 2 à 6 l/s/km<sup>2</sup>. Les fortes pentes causent des crues violentes, cependant atténuées par l'importance des infiltrations dans les basaltes, dont la perméabilité, dues aux fissures est élevée.

#### **3.2. Les données**

Dans cette étude sont réunis les petits bassins qui prennent leur source sur le volcan de la Montagne d'Ambre. Seuls les versants Nord et Est ont été échantillonnés, ce qui

représente 21 stations. Les Philopotamidae sont présents sur 19, ce qui représente un taux de présence de 90%, tout à fait exceptionnel. Deux raisons peuvent être évoquées pour expliquer cette abondance régionale.

- Les bassins hydrographiques sont petits, leur superficie varie entre mille et deux mille km<sup>2</sup>, ce qui peut favoriser une spéciation sur le bassin. Leur pente générale est forte et ils offrent peu de grands biefs calmes, ce qui est favorable aux Philopotamides qui sont rhéophiles.
- La région est soumise à des influences océaniques fortes, ce qui permet le développement d'une végétation arbustive et la présence d'une meilleure couverture végétale.

### 3.3. Les résultats et leur expression graphique

La figure 8-8 représente le cladogramme des espèces. Il est établi en transformant la matrice de présence/absence en matrice de distance (indice de Jaccard) et en utilisant la distance moyenne pour calculer la hiérarchie.

La figure 8-9 représente les cartes de distribution des espèces dans la région de la Montagne d'Ambre.

### 3.4. Discussion et conclusion

Il apparaît deux sous-ensembles, chacun constitué autour d'un noyau dur. L'interprétation est immédiate à partir des cartes de la figure 8-9. Le premier sous-ensemble correspond aux espèces de la forêt humide primaire du sommet de la Montagne d'Ambre. Toutes les stations sont situées dans ou en bordure du Parc National. Le second correspond au piémont et à la plaine côtière.

- La faune forestière inclut deux *Paulianodes*, trois *Chimarra* (*C. sp. AC*, *C. sp. Z* et *C. sp. AM*) strictement forestiers et probablement endémiques du massif (ou au moins du nord de l'île), enfin *C. sp. AU* et *C. sp. AV*, caractéristiques des forêts ou transitions forestières du versant occidental. Cet ensemble est donc constitué à partir d'espèces strictement forestières et du sous-ensemble 1 mis en évidence dans le Sud-ouest et dans l'Ouest, seule l'absence de *C. sp. I* est à noter.
- La faune du piémont et des plaines littorales est constituée d'un noyau dur comprenant *C. sp. AW*, *C. sp. AI*, *C. sp. C* et *C. sp. Q*. Cet ensemble de quatre espèces est relativement constant dans la région de la Montagne d'Ambre. Pourtant, si on le

compare aux résultats obtenus sur le versant occidental, *sensu stricto*, on note : (1) *C. sp. AI* appartient au sous-ensemble 2, (2) *C. sp. AW* appartient au sous-ensemble 3, (3) *C. sp. C* appartient au sous-ensemble 5. Quant à *C. sp. Q*, il s'agit d'une forme vicariante très proche morphologiquement de *C. sp. O*, qui appartient au sous-ensemble 4. Le noyau du peuplement des cours inférieurs est donc constitué d'un pot-pourri des divers sous-ensembles mis en évidence lors de l'étude du Sud-ouest. On peut également noter que *C. sp. AH* (sous-ensemble 2) est présente de façon marginale, de même que *C. sp. AA* (forme vicariante de *C. sp. B*, sous-ensemble 4).

## 4. Le versant occidental, essai de synthèse

### 4.1. Les données

Le cas de la Montagne d'Ambre doit être traité à part, non seulement les différences spécifiques sont importantes, mais les conditions climatiques et géomorphologiques y sont particulières. De plus, les milieux ouverts sont isolés de ceux du versant occidental *sensu stricto* par la région forestière humide du Sambirano. En revanche, les analyses du Sud-ouest et de l'Ouest sont trop semblables pour ne pas tenter une étude globale. Pour cela il faut renoncer à une partie de la précision zoologique, qui introduit trop de variations dans les données, en regroupant quelques formes vicariantes. Ainsi, nous pouvons traiter les *Paulianodes* au niveau générique, ce qui ne posera pas de problème d'interprétation car ils sont tous strictement inféodés aux petits cours d'eau des forêts humides primaires. Par ailleurs les espèces sont si localisées qu'à cette échelle de travail, leur identification n'apporte qu'une information purement géographique. Nous pouvons également prendre en considération les vicariances suivantes : *C. sp. O* et *C. sp. V*, d'une part, *C. sp. B* et *C. sp. AA*, d'autre part. Dans le premier cas il s'agit de deux espèces proches du sous-groupe AN (groupe de *digitata*), dans le second cas de deux espèces proches du sous-groupe AA (groupe de *digitata*).

### 4.2. Les résultats et leur expression graphique

Nous avons réalisé une analyse factorielle des correspondances du tableau des occurrences. Quatre partitions des stations ont été introduites en fonction des descripteurs altitude, distance de la source, pluviométrie et végétation. Les inerties intra et interclasses ont été calculées et les partitions testées à l'aide de simulations aléatoires. La figure 8-12 présente les principaux résultats :

La figure 8-10 représente les projections des espèces dans le plan formé par les deux premiers axes, les valeurs propres de l'analyse ainsi que les projections, sur le même plan 1x2, des centres des classes de stations pour les partitions (1) altitude, (2) distance de la source et (3) végétation.

La figure 8-11 représente les projections des espèces dans le plan 1x3 ainsi que les projections, sur le même plan 1x3, des centres des classes de stations pour les partitions (1) altitude, (2) distance de la source et (3) végétation.

La figure 8-12 représente les résultats des tests de simulation pour les descripteurs (1) altitude et (2) distance de la source et la figure 8-13 ceux des tests de simulation pour les descripteurs (1) pluviométrie et (2) végétation.

A ce stade, le principal intérêt est de mettre en évidence la similitude des structures observées entre les analyses Ouest et Sud-ouest. Cependant si le nombre de taxons n'a que peu varié, nous disposons d'un nombre de stations bien supérieur, ce qui nous permet une approche statistique plus poussée. Nous avons donc réalisé une analyse sur variables instrumentales, dans le but de tester, non plus chaque descripteur séparément mais le groupe des trois descripteurs principaux (altitude, distance de la source, végétation) qui avait été utilisé pour l'Afrique occidentale. La figure 8-14 présente les principaux résultats. Elle comporte trois éléments.

- Les projections des espèces dans le plan factoriel constitué par les axes 1 et 2 de l'analyse sur variables instrumentales (les stations sont positionnées en fonction de l'analyse du tableau stations x descripteurs, puis les espèces positionnées, sous contrainte, en fonction des stations où elles ont été capturées). A ces projections, nous avons superposé les positions des espèces (axes 1 et 2) obtenues par l'analyse du tableau des occurrences. La position d'une espèce obtenue par l'analyse sur variables instrumentales est figurée en clair (cercle) et reliée par une flèche à la position obtenue dans l'analyse factorielle des correspondances du tableau des occurrences (extrémité de la flèche).
- Les superpositions des projections des espèces dans le plan factoriel (axes 1 et 3) de l'analyse sur variables instrumentales et des projections des espèces dans le plan factoriel (axes 1 et 3) de l'analyse factorielle des correspondances du tableau des occurrences.

Un test réalisé à partir de mille permutations aléatoires permet d'évaluer la probabilité que la coïncidence observée soit due au hasard (figure 8-15).

### 4.3. Discussion et conclusion

L'analyse du tableau des occurrences nous fournit exactement la structure qui a été décrite lors de l'analyse Sud-ouest. Pour les deux premiers axes, qui étaient les mêmes dans les analyses Ouest et Sud-ouest, ce résultat était attendu. En ce qui concerne le troisième, nous obtenons la confirmation de l'insuffisance des données provenant des bassins de la Betsiboka et de la Tsiribihina pour le mettre en évidence. Ces résultats confirment que les quelques vicariances utilisées lors de la construction du tableau sont d'origine géographique.

L'analyse sur variables instrumentales est tout juste significative (98%), mais elle correspond à 48% de l'inertie totale, ce qui, compte tenu du fait que l'échantillonnage est limité à un piège par station, est plutôt inespéré. Notre but était la mise en évidence des grands traits de la répartition des espèces et nous obtenons, à partir de trois indicateurs simples, une bonne probabilité de prévision. Si l'on considère les superpositions graphiques, on remarque que les décalages importants concernent l'axe trois et, tout particulièrement, les espèces *C. sp. O*, *C. sp. Y*, *C. sp. D* et *C. sp. E*. La difficulté provient de la coexistence, aux basses altitudes, d'espèces communes et d'autres rares voire exceptionnelles. Pour illustrer ce phénomène, nous avons représenté (figure 8-16) sur le plan factoriel formé par les axes 1 et 3, les occurrences des espèces. Nous avons également distingué les groupes d'origine malgache (groupes des espèces archaïques, groupe des géants, groupe de *digitata*, espèces isolées) des groupes originaires du continent africain (groupe de *cereris*, groupe de *dybowskina*, groupe d'*hoogstrali*). Cette projection met en évidence plusieurs phénomènes. Nous pouvons d'abord examiner le lien entre la fréquence des captures et l'origine géographique des groupes.

- Les espèces rares sont toutes d'origine malgache, elles comprennent l'intégralité des ensembles 1, 4 et 5, ainsi que des deux espèces isolées *C. sp. AS* et *C. sp. D*.
- Toutes les espèces appartenant aux lignées africaines sont fréquentes.
- *C. sp. AI* est une exception remarquable. D'une part elle appartient à une lignée malgache, d'autre part elle est très fréquente.

Nous pouvons également prendre en considération l'ensemble des espèces ayant une origine commune et, ici encore, les situations sont contrastées.

- Les espèces d'origine malgache constituent un réseau qui occupe l'ensemble de l'espace faunistique. Ce réseau possède une faible densité mais il est présent partout.

- Les espèces d'origine continentale sont beaucoup moins distinctes, nous observons plutôt des paquets d'occurrences largement superposés.
- *C. sp.* AI est encore une exception par le nombre des occurrences.

Interpréter ces situations nécessite de faire intervenir deux processus de nature historique et géographique.

1. Le premier est un mouvement de colonisation provenant du continent africain. C'est l'un des avantages de travailler sur une île, l'immigration y est plus apparente. Il est probable que les phénomènes d'extinction et de colonisation soient plus fréquents et plus nombreux que ne laisse supposer leur prise en considération par la recherche écologique. Les espèces qui atteignent Madagascar en provenance du continent ont une forte probabilité d'être caractéristiques des milieux ouverts, des savanes et des plaines de basse altitude. Ce que nous vérifions aisément dans le cas particulier du genre *Chimarra*. Il faut se rappeler que l'axe 1 est un axe altitudinal.
2. Le second est la déforestation récente (à l'échelle de quelques siècles) des Hautes Terres Centrales et d'une grande partie de la côte occidentale. Que le principal déterminisme de ce processus soit climatique ou anthropique reste un objet de controverses. Les modifications hydrologiques induites sont considérables et nous avons vu, lors de l'étude de l'Afrique occidentale, à quel point les conséquences faunistiques de ce processus de savanisation sont importantes.

Les peuplements de Philopotamidae de la côte occidentale sont donc la résultante de deux phénomènes inverses, d'une part la disparition progressive d'une faune autochtone à la suite de l'évolution générale du couvert végétal des bassins hydrographiques, d'autre part l'installation d'une faune en majeure partie allochtone, plus tolérante aux conditions hydrologiques des savanes.

Certaines des conditions qui permettent le maintien de la faune autochtone ont déjà été discutées. Il s'agit bien évidemment des reliques forestières, celles des Hautes Terres Centrales et dans une moindre mesure celles de l'Ouest. Dans les savanes du Moyen Ouest, les cours supérieurs prennent parfois naissance dans des vallons qui conservent un léger boisement. Ce phénomène concerne surtout des espèces de petites rivières. A l'opposé, nous avons constaté que l'effet piémont permet ici ou là le maintien d'espèces plus potamiques.

Nous ne disposons pas de validation historique de cette théorie (du moins pas encore), nous ne disposons pas non plus d'estimation de la vitesse du phénomène. En

revanche, nous disposons de validations indirectes, dans la mesure où nous pouvons expliquer certains phénomènes constatés antérieurement.

Ainsi, la faune autochtone déclinante est présente sur tout le gradient altitudinal. En revanche les espèces tolérantes en expansion sont des formes de basse altitude exigeant des eaux relativement chaudes. L'absence de Philopotamidae doit donc s'accroître, sur le versant occidental au dessus de 1.000 mètres, zone où le déclin des espèces autochtones n'est pas compensé. Phénomène que l'on observe parfaitement sur le profil écologique des Philopotamidae malgaches (figure 6-3) et qui se traduit également sur la carte de répartition (figure 6-2), dans la mesure où cette zone écologique correspond en grande partie aux Hautes Terres Centrales.

## Le versant oriental

Les bassins hydrographiques sont limités à l'ouest par les falaises qui marquent le rebord des Hautes Terres Centrales, et s'écoulent vers la côte Est. Dans la moitié Sud, cet escarpement est bordé d'une pénéplaine vallonnée. La forme du réseau hydrographique y prend souvent une allure rectangulaire caractéristique. Vers Tamatave (bassins du Mangoro et du Rianila), l'escarpement de l'Angavo, qui borde les Hautes Terres, domine la plaine du haut Mangoro et du lac Alaotra. Plus à l'Est, un plateau au relief accidenté, situé entre 1.200 et 1.400 m, domine un second escarpement. Ce dernier, appelé falaise Betsimisaraka, domine des collines douces, situées entre 300 et 600 m, qui s'étendent jusqu'à une petite plaine côtière. Le long du littoral, les cours d'eau de faible importance aboutissent dans des réseaux marécageux, lagunaires, qui ont été mis en communication par le canal des Pangalanes. Ces bassins reposent principalement sur le socle cristallin altéré. Les terrains sédimentaires ne se rencontrent que sur la plaine littorale

Ils sont situés dans la zone climatique humide. Les apports annuels sont très abondants, les écoulements médians sont de l'ordre de 50 l/s/km<sup>2</sup>. L'irrégularité saisonnière est faible, les étiages restent importants (de 15 à 30 l/s/km<sup>2</sup>). Cependant, en raison de la pente très forte des cours supérieurs et des dépressions tropicales, les crues peuvent être importantes (plus de 2.000 l/s/km<sup>2</sup> pour certains débits décennaux).



## **5. Le massif du Marojezy, bassin de la Lokoho**

### **5.1. Les données**

Les données proviennent de deux missions, l'une organisée par le W.W.F. dans le Parc National du Marojezy, l'autre par le L.R.S.A.E. en dehors des zones de forêts. Les cinq sites échelonnés de 400 à 1800 m sont sur le bassin secondaire de la Manantenina, affluent de la Lokoho, qui draine le versant méridional du Marojezy ; ils sont tous situés en forêt humide primaire. Le site de piémont est sur la Manantenina dans la zone de transition, mosaïque de plantations et de formations secondaires. Les autres sites sont sur la Lokoho qui draine toute la cuvette d'Andapa. A l'intérieur de la forêt, il n'est pas possible de prendre en considération de façon rigoureuse la distance de la source. Cependant, la mission ayant été réalisée dans une seule vallée, le gradient se superpose au gradient d'altitude. En conséquence, la présence des espèces a été figurée en fonction de ce seul descripteur (tableau 8-2).

### **5.2. Discussion et conclusion**

Bien que les données ne soient pas très nombreuses, elles mettent en évidence une structuration forte en fonction de l'altitude. Cette structuration est d'autant plus forte qu'elle correspond également à la distance à la source et que le changement de végétation consécutif à la déforestation, correspond à une limite altitudinale. Il n'y a, en particulier aucun recouvrement entre la faune des sites forestiers des cours supérieurs (tous inclus dans le Parc National) et celle des cours inférieurs en milieu anthropisé.

Concernant l'identité des espèces présentes, nous pouvons observer les points suivants :

- En dehors de la forêt, la faune est plutôt pauvre. Deux espèces sont capturées, toutes deux appartenant à la faune du piémont de la Montagne d'Ambre. L'une d'elle (*C. sp. C*) est une espèce à affinités potamiques largement répandue sur tout le versant occidental.
- En forêt, la richesse spécifique est nettement supérieure. La plupart de ces espèces ne sont connues que du massif. Il faut cependant remarquer que nous nous trouvons dans une région qui a été peu étudiée dans le cadre du programme d'inventaire. Il est possible que certaines de ces espèces soient présentes sur le Tsaratanana, dans la péninsule de Masoala ou sur les hauteurs qui encadrent la Baie d'Antongil. Les deux espèces connues

du massif du Tsaratanana, *P. pauliani* et *W. tsaratananae*, n'ont pas été capturées au cours de ces missions et cela laisse supposer que les aires de distribution sont probablement faibles.

- Trois espèces forestières ont une distribution étendue du nord au sud de l'île. *C. sp. I* appartient au sous-ensemble Trafonaomby qui est caractéristique des lisières forestières des Hautes Terres Centrales et des formations végétales de haute montagne. *C. sp. AO* offre une écologie voisine, nous la retrouvons à 1.700 m sur le massif de l'Ankaratra, au coeur des Hautes Terres, dans la petite forêt relictuelle de Majakatempo. La troisième espèce, *C. sp. AS* a une présence sporadique sur le versant occidental, nous l'avons décrite comme une espèce en déclin à la suite de la déforestation, occupant à la fois en altitude et en distance de la source une position moyenne, intermédiaire entre celle de l'ensemble Trafonaomby et celle des ensembles de basse altitude Zombitse et Anadabolava. Nous l'observons ici dans une situation où l'anthropisation est nulle, elle apparaît sur la station forestière la plus éloignée des sources. C'est probablement une espèce des grandes et moyennes rivières de forêt. L'altitude est ici un peu plus faible, si l'on ne tient compte que du facteur température, 400 m sur le versant oriental correspondent grossièrement à 1.000 sur le versant occidental.

Cette première étude détaillée d'une région forestière met en évidence une zonation altitudinale nette à l'intérieur des forêts humides. En outre ces observations s'inscrivent bien dans la dynamique décrite sur le versant occidental. Nous avons mis en évidence (chapitre faune malgache) un microendémisme marqué des espèces forestières. Les limites de ce phénomène ont deux origines distinctes : d'une part, des espèces de haute altitude, que nous retrouvons sporadiquement à l'Ouest (*C. sp. I*, *C. sp. AO*) et qui ont une grande distribution latitudinale; d'autre part, *C. sp. AS* une espèce des rivières moyennes et qui occupe une position originale sur le versant occidental. Le mouvement de colonisation par des lignées allochtones est ici limité à une seule espèce *C. sp. C* que nous avons rencontrée sur toutes les stations situées en dehors des forêts primaires.

## **6. Le massif de l'Andringitra, bassins de la Manampatrana et de la Matitanana.**

### **6.1. Présentation générale**

La zone comprend les deux bassins côtiers de la Manampatrana et de la Matitanana. Le réseau hydrographique de la Matitanana offre un aspect très particulier, les affluents formant des quadrilatères remarquablement réguliers.

Au Sud de la Matitanana, la Manampatrana draine le versant oriental du massif de l'Andringitra, c'est-à-dire l'ancienne Réserve Intégrale n° 5, aujourd'hui Parc National. Cette région est couverte de forêts ombrophiles d'altitude.

### **6.2. Les données**

La Manampatrana draine le versant oriental du massif de l'Andringitra, L'échantillonnage a été réalisé en deux étapes. Une première mission a été consacrée à l'étude des forêts. Cette expédition, réalisée à pied avec portage du matériel, est partie du versant occidental et a été consacrée à cinq niveaux altitudinaux. Les caractéristiques générales du massif et de la mission ont été présentées par Goodman et Lewis (1996), le climat par Goodman et Andrianarimisa (1996), les milieux aquatiques, les sites étudiés, ainsi que les méthodes d'échantillonnage utilisées par Gibon et al. (1996). Deux missions automobiles ont été effectuées pour échantillonner toute la zone située entre la bande des forêts humides et la côte, mais elles n'ont pu atteindre le pied du massif. Nous disposons donc pour cette région, d'une part, de données très localisées concernant la forêt, d'autre part, de données récoltées de façon plus extensive en dehors de la zone du Parc National.

Pour analyser les données, nous avons établi une matrice de distances à partir du tableau des occurrences, en utilisant l'indice de Jaccard, puis une classification ascendante hiérarchisée en utilisant la distance moyenne. Les deux modes de représentation utilisables ont été utilisés, à savoir le cladogramme (figure 8-18) et une analyse en coordonnées principales qui permet de retrouver la logique de l'analyse des correspondances (figure 8-17). Le tableau 8-3 offre une analyse détaillée restreinte au massif forestier, il est extrait de Gibon (2000). Les stations ont été classées en six groupes en fonction de l'altitude et de l'ordre fluvial. Un seul niveau altitudinal, celui des 800 m est subdivisé en trois ordres fluviaux distincts. La présence des espèces dans d'autres zones géographiques a également été présentée, ainsi que les altitudes de ces captures.

### 6.3. Discussion et conclusion

Il n'y a aucun recouvrement faunistique entre le massif forestier et les zones déforestées ou côtières. Ce phénomène est identique à ce que nous avons observé sur le bassin de la Lokoho et, à une espèce près, sur la Montagne d'Ambre. Comme dans le cas des deux études précédentes, il n'y a pas eu d'échantillonnage direct de la zone de transition, ce qui renforce la brutalité de cette observation. Nous pouvons donc poursuivre l'analyse en examinant indépendamment chaque sous-région.

Le cladogramme offre une image structurée des peuplements forestiers qui est explicitée par le tableau 8-3. Nous observons à nouveau :

- une stratification altitudinale forte,
- une micro-endémicité importante.

Sur les treize espèces observées, deux sont également signalées sur le massif d'Andohahela, situé à moins de trois cent kilomètres au Sud et quatre sont signalées des forêts du Parc National de Ranomafana, situé à une centaine de kilomètres au nord.

Nous découvrons également dans le niveau altitudinal des 800 m, une discrimination en fonction de l'ordre fluvial. Le peuplement des petits cours d'eau (ordre fluvial 1 et 2) est plus proche de celui du niveau altitudinal supérieur, alors que le peuplement de la grande rivière est plus proche de celui du niveau altitudinal inférieur. Ce phénomène a souvent été mis en évidence, en particulier par Décamps (1967 et 1968) dans les Pyrénées.

En dehors des forêts primaires, nous distinguons deux ensembles d'espèces.

- Le premier est constitué de *C. sp. AN*, *C. sp. C*, *C. sp. AH* et *C. sp. AS*. Il y a trop d'aléas dans les captures de la zone pour distinguer des tendances à l'intérieur de l'ensemble. Mais nous observons, d'une part, la présence de *C. sp. AS*, qui était l'espèce des forêts du Marojezy la plus liée aux grandes distances de la source, d'autre part, l'association *C. sp. AN* et *C. sp. C* qui caractérisait les cours d'eau de piémont du Marojezy (*C. sp. AN* est une forme vicariante très proche de *C. sp. Q*), alors que *C. sp. C* colonisait seul les zones potamiques. La seule différence faunistique avec la transition forestière et les régions de cultures du bassin de la Lokoho est la présence de *C. sp. AH*. Cette espèce, la plus commune aux basses altitudes du versant occidental, est rare à la Montagne d'Ambre et paraît absente des plaines littorales du Nord-est, mais elle colonise une grande partie du versant oriental depuis Fort-Dauphin jusqu'à Sainte-Marie.

- Le second est constitué de deux espèces très rares : *C. sp. AX* et *C. sp. AQ*. Le fait que les captures aient été réalisées sur grande rivière, que leur rareté soit difficilement explicable, sauf à faire intervenir des phénomènes locaux et enfin la proximité phylogénique de *C. sp. AQ* et de *C. sp. Y* (*C. sp. AX* est très isolée, dans l'état actuel de nos connaissances) nous amène à l'hypothèse que nous mettons ici en évidence un équivalent oriental de l'ensemble Anadabolava.

## 7. La Namorona et la Mananjary

### 7.1. Présentation générale

La Mananjary draine une partie des Hautes Terres, dans le pays betsileo (région de Fandriana). La partie occidentale est située sur des migmatites, la partie orientale sur des gneiss et micaschistes. Ces roches sont profondément latérisées en sols ferrallitiques rouges. La majeure partie des hauts cours est située dans la forêt ombrophile, elle recouvre une partie du Parc National de Ranomafana, qu'elle partage avec la Namorona. Au niveau de Ranomafana (de 600 à 700 m d'altitude), la forêt est défrichée pour la culture du riz pluvial sur brûlis (système du tavy), vers l'Est, elle fait place à des formations secondaires souvent assez dense qui atteignent la plaine côtière.

La Namorona est située au Sud de la Mananjary. Elle draine également une partie des Hautes Terres (au Nord de Fianarantsoa). Mais, elle est surtout le principal cours d'eau de la falaise de Ranomafana. La partie occidentale est située sur des gneiss et micaschistes, la partie orientale sur des roches basiques volcaniques du crétacé. La forêt ombrophile des cours supérieurs est en pleine phase de défrichement. Autour de la ville de Ranomafana, elle cède la place à des formations secondaires, qui s'étendent nettement moins vers l'Ouest que celles de la Mananjary.

Ce bloc de deux bassins contigus est situé dans les mêmes conditions géologiques, morphologiques et climatiques que le bloc constitué par la Manampatrana et la Matitanana. Leur étude est celle d'un transect du versant oriental malgache, qui comprend schématiquement, d'Ouest en Est, les zones suivantes :

- les forêts humides sempervirentes d'altitude du premier escarpement,
- la zone de déforestation et de culture sur brûlis (tavy),

- une région de plantations (bananiers, caféiers) et de formations secondaires arbustives (savoka),
- les collines du second escarpement, dont la végétation est une savane de graminées et de fougères avec une présence occasionnelle de *Ravenala*,
- la plaine littorale, où l'on retrouve un boisement important (arbres fruitiers) et les marécages côtiers.

## 7.2. Les données

Quarante trois sites ont été échantillonnés sur ces deux bassins, les Philopotamides sont présents sur 35, soit un taux de présence de 81%. La stratégie de répartition des stations sur les différentes zones écologiques des bassins a été assez différente de ce qui avait été mis en oeuvre sur le bloc Manampatrana et Matitanana. Pour des raisons logistiques, et également administratives, nous avons peu pénétré à l'intérieur des forêts. L'échantillonnage y est nettement moins diversifié que dans l'Andringitra. En revanche, la zone de transition, qui correspond au front de déforestation (et à la périphérie du Parc National) a été bien étudiée. Du fait de cette meilleure continuité entre les zones de travail, le tableau des occurrences a pu donner lieu à une analyse factorielle des correspondances. Nous avons constitué trois partitions des stations en fonction des descripteurs altitude, distance de la source et végétation. Dans ces régions très humides le gradient de pluviométrie ne présente pas d'intérêt particulier.

La figure 8-19 représente les principaux résultats de cette analyse :

- les projections des espèces dans le plan factoriel formé par les axes 1 et 2,
- la projection des centres des classes (stations) dans le plan factoriel constitué par les axes 1 et 2 pour l'étude de l'altitude,
- la projection des centres des classes (stations) dans le plan factoriel constitué par les axes 1 et 2 pour l'étude de la distance de la source,
- la projection des centres des classes dans le plan factoriel constitué par les axes 1 et 2 pour l'étude des zones de végétation,
- les projections des espèces dans le plan factoriel formé par les axes 1 et 3,
- la projection des centres des classes (stations) dans le plan factoriel constitué par les axes 1 et 3 pour l'étude de la distance de la source

- les valeurs propres de l'analyse.

Les trois descripteurs écologiques ont été testés au moyen de permutations aléatoires. L'inertie interclasses correspondant à l'altitude est de 30% (fig. 8-20). L'inertie interclasses correspondant à la distance de la source est de 23%, la situation observée a une probabilité d'être due au hasard de 0,2% (fig. 8-20). L'inertie interclasse correspondant à la végétation est de 16% (fig. 8-21). Les trois tests sont significatifs.

Par ailleurs, les espèces ont été classées en fonction de deux critères. Le premier, géographique, concerne la distribution latitudinale :

- espèces à distribution latitudinale complète (signalées du Nord au Sud de l'île),
- espèce à répartition latitudinale limitée (signalée de deux ou trois blocs forestiers),
- espèces microendémiques (capturées uniquement sur les bassins de la Namorona et de la Mananjary)

Le second, historique, concerne l'origine de la lignée :

- lignées autochtones, *Wormaldia* et *Paulianodes*,
- lignées autochtones, *Chimarra*,
- lignées allochtones autres que le groupe de *cereris*,
- lignée allochtone (groupe de *cereris*).

La figure 8-22 représente, dans le plan formé par les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances, les projections des espèces groupées en fonction du critère distribution latitudinale et du critère phylogénique. Chaque espèce est reliée à la position moyenne de la classe. Le critère de distribution latitudinale correspond à une inertie interclasse de 18%, le test est significatif (16 simulations sur 1.000 fournissent une inertie supérieure à la valeur observée, figure 8-23). Le critère phylogénique correspond à une inertie interclasse de 28%, le test est significatif (7 simulations sur 1.000 fournissent une inertie supérieure à la valeur observée, figure 8-23).

### 7.3. Discussion

L'axe 1 montre une forte opposition entre les forêts de Ranomafana et la plaine côtière. Nous reconnaissons ici la corrélation forte entre les hautes altitudes, les forêts primaires et les faibles distance de la source qui avait constitué l'essentiel de l'analyse réalisée au niveau du genre. A l'extérieur de la forêt, l'axe 2 distingue la zone de transition (et le cours principal de la Namorona) des tributaires de la plaine côtière. A l'intérieur de la

forêt, l'axe 3 distingue, d'une part, les zones très proches des sources, voire des suintements, d'autre part, les petits ruisseaux.

Les forêts de Ranomafana, n'ont été échantillonnées que sur une amplitude altitudinale faible. Nous y distinguons schématiquement, les ordres fluviaux 1 et 2, caractérisés par *C. sp. AE*, *C. sp. P* et *P. sp. P*, l'ordre fluvial 3 caractérisé par *W. sp. E*, *C. sp. U* et *C. sp. T*. enfin l'ordre fluvial 4 où apparaissent *W. sp. F*, *C. sp. J* et *C. sp. L*. C'est un échantillonnage plus léger que ceux du Marojezy ou de l'Andringitra. Il est néanmoins suffisant pour observer, une fois de plus, l'originalité faunistique des forêts primaires et esquisser le début d'une zonation longitudinale, dont l'étude devra être poursuivie. En revanche, la zone de déforestation, située au-dessous des forêts, a été bien étudiée. Il n'y a plus aucun effet de la distance de la source, les trois catégories supérieures sont confondues sur les axes 1, 2 et 3. En revanche, sur l'axe 1, le passage de la forêt aux formations secondaires, est remarquable. On note successivement :

- *C. sp. AS* une relique des forêts d'altitude moyenne sur les Hautes Terres Centrales et l'espèce des plus grands cours d'eau des forêts du Marojezy,
- *C. sp. L*, une espèce des grandes rivières forestières de l'Andringitra,
- *C. sp. AN*, l'espèce caractéristique des zones de culture sur brûlis,
- des espèces appartenant aux lignées allochtones et qui colonisent, sur le versant occidental, la majorité des zones de basse altitude et d'altitude moyenne, en particulier *C. sp. C*, l'espèce du cours principal de la Lokoho, de la Matitanana et de la Manampatrana.

L'axe 2 constitue, par rapport aux précédentes, l'originalité de cette analyse. Cet axe est, faunistiquement, identique à l'axe de l'analyse « Sud-ouest ». Il est constitué des trois mêmes espèces *C. sp. A*, *C. sp. AK* et *C. sp. AW*, l'ensemble de l'Isalo. Il s'oppose à *C. sp. C* et *C. sp. AH*, qui sont plus potamiques mais également plus tolérants aux fortes charges sédimentaires et donc présents sur le cours principal de la Namorona et dans la zone de transition. L'ensemble de l'Isalo est donc assez caractéristique des petits et moyens tributaires des collines du deuxième escarpement et de la plaine littorale.

Deux espèces isolées ont été rencontrées au cours de cette étude.

- *C. sp. AD* n'a été capturé qu'une seule fois sur un tout petit tributaire de la Mananjary (à peine une vingtaine de centimètres en largeur) dans un escarpement forestier à l'intérieur de la station de recherche agricole de Kianjavato, à la limite de la plaine littorale. Cette localité est donc, à la fois à cause de son relief et de son statut juridique un petit îlot



forestier épargné. Nous sommes plus bas que dans les forêts de Ranomafana, et en fonction de la stratification altitudinale, les espèces présentes devaient être différentes. Nous sommes loin des forêts de basse altitude d'Andohahela au Sud ou de Mananara au Nord et, en fonction de la stratification latitudinale, dans une zone faunistique différente. Si notre interprétation de la mise en place des peuplements actuels est exacte, les *Chimarra* forestiers de la région ont disparu. Le petit ruisseau de Kianjavato est une localité refuge, ce n'est probablement pas la seule.

- *C. sp. S* est, elle aussi, forestière et cantonnée aux petits cours d'eau mais à plus haute altitude (900 m), elle est connue du Parc de Ranomafana et du massif du Marojezy. Elle appartient à un petit ensemble d'espèces qui ont un profil écologique semblable et une répartition latitudinale presque complète.

Les deux critères utilisés pour caractériser les espèces, à savoir la distribution latitudinale et l'origine phylogénique fournissent un résultat extrêmement tranché (figure n°8-22). Nous observons réellement deux mondes, d'un côté, les forêts primaires orientales avec une faune autochtone constituée d'espèces très localisées, de l'autre, les régions ayant subi, ou subissant une déforestation, peuplées d'une faune d'origine continentale constituée d'espèces à vaste répartition. L'opposition est, dans cette région, plus nette que partout ailleurs. Par rapport au versant occidental, il faut noter l'absence, sur toute la côte Est, de *C. sp. AI* la seule espèce appartenant aux lignées autochtones ayant colonisé les milieux de type sahélien. Il faut noter également l'absence (dans notre échantillonnage) de toute espèce potamique relicte, alors qu'elles sont rares mais présentes sur le versant occidental et que, sur le bassin de la Manampatrana, *C. sp. AQ* et *C. sp. AX* correspondent à ce profil.

#### **7.4. Conclusion**

Aucune des analyses réalisées sur le versant oriental n'est complète. En revanche, elles s'inscrivent toute dans un même schéma général et en développent certains aspects. L'étude de la Namorona et de la Mananjary permet, d'une part, l'analyse faunistique de la zone de transition forestière, d'autre part, la mise en évidence de l'ensemble de l'Isalo. L'opposition faunistique entre les forêts primaires et les zones ayant subi une déforestation est plus brutale que sur le versant occidental. Ceci est contraire à ce que l'on pouvait prévoir dans la mesure où, en raison de la pluviométrie et de sa répartition, la région conserve globalement une végétation plus dense et plus verdoyante que celle des zones sahéliennes de l'Ouest. En réalité, si à l'arrivée des premiers habitants, le versant oriental

était entièrement couvert par des forêts humides, le versant occidental était, au moins dans le Moyen-ouest, en savane. D'autre part, les régions du Sud-ouest étaient couvertes d'un bush qui laisse une grande partie du sol nu, ces régions ont naturellement des régimes hydrologiques de type sahélien, caractérisés par une forte variation annuelle et des charges sédimentaires élevées. On doit supposer que certains éléments de la faune aquatique autochtone s'y sont adaptés aux conditions des savanes et qu'ils subsistent aujourd'hui malgré une aggravation progressive de la situation, voire même en profitent (*C. sp. AI*). En revanche, pour une faune qui habite les petits cours d'eau des forêts humides primaires, la déforestation et la culture du riz pluvial créent un bouleversement irrémédiable du milieu.

## 8. Le bassin du Mangoro

Le Mangoro prend sa source dans le sud de la dépression du lac Alaotra, qui est située entre deux escarpements, à l'est la falaise de l'Angavo qui borde les forêts d'Anjozorobe, situées sur les Hautes Terres Centrales, à l'Ouest le plateau Betsimisaraka qui est partiellement couvert par les forêts du complexe Mantadi-Périnet. Cette dépression est occupée par des sols alluviaux peu évolués reposant sur le socle granitique. La pluviométrie est voisine de 1.500 mm. Les affluents principaux sont l'Antsapazana (rive gauche) et la Mandraka (rive droite). Ils coulent depuis les rebords des plateaux, occupés par des forêts sempervirentes humides, en voie de dégradation rapide. La dépression elle-même est occupée par une mosaïque de savanes (*savoka*), reboisements (*pin*), rizières et marécages.

Plus au Sud (à 200 km de la source), a lieu la confluence avec l'Onive. Ce dernier est l'affluent principal, il vient des Hautes Terres Centrales où il draine le versant oriental de l'Ankaratra et les plaines situées entre Tananarive et Antsirabe. Le bassin de l'Onive a une superficie de 4.860 km<sup>2</sup>. Le massif de l'Ankaratra est d'origine volcanique récente (roches basiques), il repose sur les roches cristallines du socle (gneiss et migmatites). Sur les sommets subsistent quelques lambeaux de la forêt sempervirente humide de haute altitude et divers reboisements. Ils font rapidement place aux prairies à *Aristida* et, dans les zones basses, à des rizières et des cultures.

Après le confluent Mangoro-Onive, la direction du fleuve présente un coude brusque et il franchit le second escarpement pour atteindre les collines et plaines littorales.

Sur ce bassin (le plus important en débit et superficie de la côte orientale), nous ne disposons que de quelques données éparses, que nous exposerons brièvement en montrant leur correspondance avec les analyse précédentes.

- Les régions sommitales de l'Ankaratra.

Trois espèces y ont été capturées : *P. sp. I* à 1.800 m, *C. sp. AO* et *C. sp. AS* à 1.700m. Comme tous les *Paulianodes*, *P. sp. I* est une forme micro-endémique. *C. sp. AO* est, en dehors de l'Ankaratra, connue des forêts du Marojezy, où elle a été capturée à plusieurs niveaux altitudinaux, mais pas aussi haut. C'est l'une des quelques espèces forestières d'altitude à présenter une large distribution latitudinale. Nous observons là un ensemble vicariant de l'ensemble Trafonaomby qui caractérise les lambeaux forestiers sur le versant occidental, et en particulier celui d'Anjozorobe. Quant à *C. sp. AS*, c'est l'espèce de transition entre l'ensemble Trafonaomby et les ensembles des moyennes et basses altitudes. Elle est ici à la limite supérieure de sa distribution altitudinale.

- La plaine de l'Onive.

Aucune capture de Philopotamidae n'y a été réalisée, malgré la proximité de la capitale. Nous sommes dans la zone d'absence qui a été discutée antérieurement.

- La falaise de l'Angavo.

Une seule espèce y est signalée : *C. sp. AU*. Elle appartient à l'ensemble Trafonaomby. Elle est donc connue des lisières et zones de dégradation forestière du versant occidental. Sa présence sur la Mandraka, dans un secteur de forêts en cours de défrichement confirme ce profil écologique.

- La plaine du Mangoro.

Le Mangoro et les cours inférieurs de quelques affluents échantillonnés dans la plaine entre le pied du premier escarpement et le plateau Betsimisaraka (Moramanga) offre un peuplement assez riche : (1) *C. sp. C*, caractéristique des zones déforestées de la Côte orientale, (2) *C. sp. AW* et *C. sp. AK*, deux espèces du groupe de l'Isalo, (3) *C. sp. AJ* une espèce locale dont l'écologie est mal connue, mais qui est peut-être un équivalent écologique de *C. sp. AN*, c'est-à-dire une espèce caractéristique de la zone de déforestation, (4) *C. sp. AL*, connue des régions de l'Andringitra et de Ranomafana où elle apparaît comme une espèce des grandes rivières forestières, elle n'est ici présente que sur les affluents. Nous pouvons considérer cette région comme un écotone.

## 9. La région du Rianila

Le Rianila prend sa source sur le plateau Betsimisaraka, il est séparé de l'escarpement qui borde les Hautes Terres (falaise de l'Angavo), par la plaine du haut

Mangoro. Les cours supérieurs sont moins élevés que ceux des bassins orientaux typiques, la source est située à 1.450 m. Il est constitué de quatre rivières principales. Nous avons plus particulièrement étudié :

- les cours supérieurs de la Vohitra, surtout son affluent principal, la Sahatandra dans les massifs forestiers de Lakato et de Périnet (zone 1 sur la carte de la figure 8-24) ;
- l'Iaroka et ses affluents (zone 2) ;
- la Rongaronga dans la plaine côtière (zone 3).

L'échantillonnage réalisé est insuffisant pour aboutir à une bonne synthèse d'une région assez complexe. Néanmoins l'analyse de la matrice de distance (indice de Jaccard, distance moyenne) des dix-sept espèces observées permet, à la lumière des résultats précédents, d'identifier quelques peuplements types.

Le cladogramme distingue les trois zones échantillonnées, ce qui est dû, d'une part, aux différences altitudinales, d'autre part, au caractère plus forestier des hauts cours de la Vohitra. Dans cette région, *Paulianodes* sp. J et *C.* sp. AV caractérisent les rivières forestières ; *C.* sp. AK, *C.* sp. AS et *C.* sp. H la zone de transition. Le bassin de la Iaroka présente deux ensembles qui rappellent bien ceux mis en évidence en dehors des forêts sur le bassin de la Namorona. A savoir :

- *C.* sp. AN, *C.* sp. AH et *C.* sp. C, c'est-à-dire les deux espèces du groupe de *cereris* et l'espèce caractéristique du tavy ;
- *C.* sp. A, *C.* sp. AW, *C.* sp. W, *C.* sp. AR, *C.* sp. AY, c'est-à-dire deux des trois espèces du groupe de l'Isalo et trois endémiques du bassin du Rianila, que nous supposons être des espèces forestières relictuelles.

Sur la Rongaronga, nous pouvons distinguer :

- *C.* sp. AN, *C.* sp. AH et *C.* sp. C, à nouveau présent ;
- un ensemble composé de trois endémiques (*C.* sp. AJ, *C.* sp. X et *C.* sp. BJ) et d'une espèce forestière plutôt potamique, *C.* sp. AL.

En conclusion, nous constatons la présence d'un petit ensemble forestier strict (*P.* sp. J et *C.* sp. AV), celle des deux ensembles rencontrés en dehors des forêts sur les autres régions de la côte orientale, à savoir l'ensemble de l'Isalo (*C.* sp. A, *C.* sp. AW et *C.* sp. AK) et l'ensemble *C.* sp. AH, *C.* sp. C et *C.* sp. AN. Enfin, trois ensembles qui sont soit des transitions, soit des formes relictuelles : *C.* sp. H qui est une transition rhithrique

d'altitude élevée, *C. sp. W*, *C. sp. AR* et *C. sp. AY* une transition rhithrique d'altitude moyenne et *C. sp. AJ*, *C. sp. AL*, *C. sp. X* et *C. sp. BJ* une transition potamique de basse altitude.

## **10. Les bassins du Sud Est.**

### **10.1. Présentation générale**

Les bassins du Sud Est sont la Manampanihy, la Efaho et quelques petits bassins côtiers autour de Fort-Dauphin. Ils drainent les versants Est et Sud des chaînes anosyennes. Ces montagnes sont constituées de gneiss précambrien et de granite. Elles sont abruptes et offrent des pentes fortes sur un gradient altitudinal qui va du niveau de la mer jusqu'à 1.900 m. Elles sont situées à la limite entre les versants orientaux et occidentaux de Madagascar ; cet écotone est l'un des plus marqués au monde (Paulian et al., 1973). La pluviométrie annuelle passe de moins de 600 mm à plus de 1.500 en moins de 60 km (Donque, 1972). D'après Goodman et al. (1997) la transition est encore plus brusque mais, en l'absence de poste météorologique, elle est difficile à préciser. Notre étude ne porte que sur le versant humide. Les données du versant occidental ont été analysées lors de l'étude Sud-ouest (elles sont situées sur les bassins du Mandrare et de la Tarantsy). Une analyse globale des Trichoptères du massif a été publiée par Gibon et Andriambelo (1999).

La Manampanihy est le fleuve le plus méridional de la côte orientale. Elle prend sa source dans les forêts ombrophiles du massif d'Andohahela, puis coule dans une vallée tectonique orientée vers le Nord-est et dont la végétation est encore peu dégradée. La pluviométrie du bassin est estimée à 2.500 mm. Le bassin de la Efaho est lui majoritairement situé sur le versant méridional du massif. Les cours supérieurs sont situés dans des forêts ombrophiles qui descendent jusqu'à une altitude de 100 m sur des pentes très accentuées, la plaine littorale est, en grande partie, agricole.

### **10.2. Les données et leur expression graphique**

Vingt-quatre sites ont été échantillonnés, les Philopotamidae sont présents sur vingt de ces sites, ce qui représente un taux de présence de 83%, que l'on peut expliquer, comme dans le cas de la Montagne d'Ambre, par la petite superficie des bassins, associée à des pentes générales fortes.

La figure 8-25 représente :

- la projection des espèces dans le plan factoriel formé par les axes 1 et 2,
- la projection des stations dans le plan factoriel 1x2, classées en fonction de (1) l'altitude, (2) la distance de la source et (3) la végétation,
- le graphe des valeurs propres de l'analyse.

### 10.3. Interprétation et discussion

Nous avons toujours une opposition fondamentale entre les forêts primaires et les autres zones de végétation. C'est un phénomène qui est partout l'élément majeur de l'analyse. En revanche, chacune des deux zones apparaît morcelée et nous ne disposons pas de données suffisantes pour approfondir de façon satisfaisante l'étude de chacune d'entre elles.

En forêt, on peut identifier trois ensembles :

- *P. sp. K*, *P. sp. F*, *C. sp. AG* et *C. sp. AP*, plus en altitude sur des torrents aux pentes très fortes de la vallée de la Manampanihy,
- *D. sp. C*, *W. sp. D* et *P. sp. A* légèrement plus bas, sur le même type de torrents, mais dans la vallée de la Efaho,
- *C. sp. G*, *C. sp. AF*, *C. sp. F* et *C. sp. AS* sur des ruisseaux forestiers aux pentes moins accentuées, en particulier dans les secteurs proches de la limite de la forêt.

En plaine et sur la transition forestière, on observe quelques ensembles déjà connus mais mal circonscrits, on note ainsi :

- l'ensemble de l'Isalo auquel est associée *C. sp. AW* (comme sur le Rianila) et *C. sp. AV* (comme sur la transition forestière du versant occidental),
- l'ensemble Zombitse (*C. sp. O* et *C. sp. B*),
- *C. sp. AN*, l'espèce caractéristique des zones de défrichement et *C. sp. AQ* que nous avons identifié comme une espèce potamique relique sur le bassin de la Manampatrana,
- *C. AH* et *C. sp. C* sont également présents mais moins fréquents que dans les autres secteurs du versant oriental.

Il faut comparer cette analyse à celle de la Montagne d'Ambre. L'effort d'échantillonnage et la superficie des zones étudiées sont équivalents. Mais alors que, dans le Nord, nous observons une situation très tranchée avec une zone de piémont relativement homogène, dans le Sud nous observons une mosaïque de petits peuplements très divers.

Ces résultats correspondent assez bien à la géographie des milieux. La montagne d'Ambre est un îlot de forêt ombrophile dans une région climatique très proche des conditions du versant occidental. Sur le terrain la limite des forêts est remarquablement nette. En revanche, le Sud-est est une zone de transition où convergent toutes les frontières phytogéographiques. De plus, une pluviométrie très élevée et bien répartie tout au long de l'année permet le maintien d'une végétation souvent dense. La région peut être décrite comme un vaste écotone en mosaïque et le peuplement de Philopotamides nous renvoie bien l'image de cette confusion.

## 11. Conclusion

L'étude, au niveau spécifique, de la famille des Philopotamidae aboutit à la même conclusion que celle, au niveau générique, des Trichoptères, à savoir l'importance déterminante des forêts sempervirentes humides primaires. Il y a deux régions faunistiques quasiment indépendantes, d'une part les forêts tropicales humides, d'autre part les milieux ouverts et les milieux anthropisés. Par ailleurs, nous observons un phénomène d'écotone faible et marginal.

Ces zones sont faunistiquement bien caractérisées. Hors effet de marge, le recouvrement réel est faible, une seule espèce (*C. sp. AS*) est dans cette position. Mais la différence ne se borne pas à un remplacement d'espèces, la façon dont elles occupent les hydrosystèmes diffère également d'une zone à l'autre. En forêt, il y a une zonation longitudinale classique, renforcée par un étagement altitudinal des espèces. Ce phénomène est bien observé sur le Marojezy, constaté dans l'Andringitra et soupçonné à Ranomafana. C'est un résultat attendu et qui ne soulève pas de difficulté particulière. Nous ne pouvons plus connaître la situation des grandes rivières, mais nous supposons qu'un certain nombre d'espèces rares sont les vestiges de cette zonation forestière. Dans les milieux non-forestiers et hors espèces vestigiales, la structure est beaucoup moins nette. Le cas extrême est celui des zones à climat sahélien où la variabilité hydrologique est telle au cours du cycle annuel qu'il n'y a aucun effet de la distance de la source. Nous observons, aussi bien sur le versant occidental que sur le versant oriental, des positionnements différents de l'ensemble sahélien et de l'ensemble Isalo, le premier est indifférent, le second est plus cantonné aux petites rivières.

La question du microendémisme est complexe, mais on observe quelques grandes tendances. Il concerne la zone forestière. Dans les milieux non-forestiers, les espèces colonisatrices qui profitent des évolutions consécutives à la déforestation, ont naturellement de grandes aires de répartition (*C. sp. AH*, *C. sp. AI*, *C. sp. C*, *C. sp. AW* etc.). La colonisation de milieux temporaires est permise par le développement des capacités de dispersion. En forêt, l'environnement est moins variable, mais surtout le milieu s'oppose considérablement au déplacement des adultes, que ces déplacements soient volontaires ou forcés par le vent. Cet effet mécanique s'atténue autour des grandes rivières. De fait, nous observons une atténuation du microendémisme chez les espèces les plus liées aux longues distances de la source. C'est le cas notamment de *C. sp. AL*, mais surtout celui de *C. sp.*



AS. Enfin les espèces potamiques vestigiales du versant oriental (*C. sp. E*, *C. sp. Y* et *C. sp. D*) avaient des distributions générales. Ce phénomène est également observé dans d'autres groupes notamment chez les *Macrostemum*. Mais ce qui est plus curieux, c'est que la disparition du microendémisme chez un certain nombre d'espèces forestières de haute altitude, notamment *C. sp. AV*, *C. sp. AU*, *C. sp. S* et *C. sp. AO*. Le cas le plus net est celui de *C. sp. I*, mais ce n'est plus une espèce forestière stricte, elle est plus fréquente dans les formations végétales de haute altitude, au-dessus de la limite des forêts.

Il faut pour comprendre cette situation, se rappeler qu'à la fin du Pléistocène, l'extension de la végétation d'altitude (aujourd'hui confinée au-dessus de 2.000 m sur les principaux sommets : Tsaratanana, Ankaratra, Andringitra) était bien supérieure et aurait, au moins, atteint l'isoligne des 1.000 m d'altitude (Burney, 1996). Un tel mouvement est bien mis en évidence par les recherches palynologiques entreprises au Lac Tritrivakely (Gasse et al., 1994). La forêt tropicale humide est alors considérablement réduite et repoussée sur la côte orientale, elle ne remontera le long de l'escarpement oriental que vers 9.500 B.P. L'extension d'un climat froid et de la végétation éricoïde en un vaste continuum couvrant au moins toutes les Hautes Terres Centrales et relié avec la région du Tsaratanana et du Marojezy explique l'homogénéité de la faune des zones sommitales, que nous observons aujourd'hui. Il faut de plus remarquer que la végétation d'altitude s'oppose moins à la dispersion que la forêt pluviale des étages immédiatement inférieurs. Repoussée sur la côte orientale, les forêts humides ont pu être fragmentées. Il est possible que les fleuves eux-mêmes aient constitué des barrières à la dispersion des espèces rhithriques. Les lignées les plus rhéophiles (*Paulianodes*, *Wormaldia*) n'ont pu coloniser la plaine côtière et leur aire de répartition a été morcelée. Récemment, Betsch (2000) a expliqué de cette façon la sectorisation latitudinale des collemboles de basse altitude. Si l'on n'envisage que l'altitude, le versant oriental malgache est schématiquement composé de trois niveaux :

1. un niveau inférieur peuplé d'espèces à vaste répartition, soit très communes, soit caractéristiques de la zone de défrichement
2. un niveau peuplé d'espèces microendémiques et correspondant aux forêts humides,
3. un niveau supérieur peuplé de quelques espèces d'altitude mais répandues du Nord au Sud de l'île.

Nous avons commencé l'étude des Philopotamidae en soulignant la richesse spécifique élevée et l'importance du microendémisme. Ceci nous a amené à traiter la question sous forme de sous-analyses régionales et à renoncer à l'homogénéité méthodologique. Néanmoins, il en résulte un ensemble concordant. Si tous les

phénomènes observés ne peuvent être mis en évidence dans chaque sous-analyse, il n'apparaît aucune contradiction entre ces dernières, bien au contraire. De plus des explications cohérentes, bien que parfois encore hypothétiques, sont disponibles pour les questions soulevées par certains résultats.

Au moment de conclure, il faut insister sur un phénomène, qui a été sous-estimé, aussi bien lors de la mise en place de ces recherches à Madagascar, que dans nombre de travaux précédents sur cette thématique typologique. Il s'agit de la dynamique temporelle. A Madagascar, nous assistons au remplacement d'une faune par une autre, à la suite du mouvement général de déforestation. Nous ignorons tout de la vitesse de ce phénomène, mais il n'est ni immédiat, ni régulier. D'une part, la faune ancienne subsiste dans certaines situations où la savanisation elle-même ou ses conséquences sont atténuées, d'autre part, le mouvement de colonisation par la faune nouvelle est ralenti par des capacités de dispersion insuffisantes ou des barrières naturelles.

# **Conclusion**



La biologie de la conservation a pour but, soit de fournir des connaissances, soit d'évaluer des stratégies. Mais, elle ne peut décider des objectifs et répondre à la question : que faut-il conserver ? Dans le cas des invertébrés benthiques, deux approches sont possibles ; l'une est économique, elle vise le maintien du fonctionnement des hydro-écosystèmes, l'autre est éthique, elle vise la transmission d'un patrimoine. Contrairement aux idées reçues, les pays de culture anglo-saxonne se préoccupent des deux approches, alors que nous privilégions une approche économique plus ou moins orientée vers le vaste domaine de la qualité des eaux de surface.

En dehors de quelques considérations plus théoriques, ce travail et les phases d'inventaire qui l'ont précédé visent non pas la conservation des taxons, ce qui serait trop optimiste et trop ambitieux, mais une évaluation de l'érosion de la biodiversité.

Son résultat essentiel est d'avoir montré que des études au niveau spécifique sont, non seulement possibles, mais encore pertinentes chez les invertébrés. De ce point de vue, le choix du terrain malgache, bien que de nature à susciter l'enthousiasme d'un biologiste, est difficile. La richesse spécifique y est le principal obstacle, nous ne l'avons que partiellement franchi. Le travail purement systématique qui reste à accomplir pour décrire les espèces citées ici est important. Il a été commencé avec l'aide d'étudiants de l'Université d'Antananarivo et va se poursuivre maintenant avec la collaboration d'universités et de musées nord-américains et européens. Ce passage de relais nécessitait un bilan dont l'essentiel a été exposé ici. Malgré les aléas et les difficultés rencontrées, il nous paraît toujours important de défendre l'idée que la meilleure stratégie pour poursuivre l'inventaire biologique consiste à former des étudiants sur leur terrain.

Si l'inventaire biologique est la clé de voûte de la conservation, il est inutilisable sans une information géographique importante. Cette information peut être fournie par la cartographie des données de capture ou d'observation. Mais, pour des groupes zoologiques et des régions inconnues, nous avons besoin de modèles simples pour synthétiser une information biologique complexe, l'évaluer et la généraliser avec un minimum de fiabilité. C'est le but de l'approche biotypologique. Des efforts importants sont déployés par la communauté internationale pour inventorier les vestiges des grandes forêts malgaches. Dans le cas particulier des hydrosystèmes, nous ne pouvons évaluer la faune des aires protégées indépendamment de celle de l'ensemble du réseau hydrographique qui traverse tous les paysages et franchit toutes les frontières administratives.

Dans la plupart des zones tempérées, la succession longitudinale des peuplements le long du continuum fluvial est la structure biogéographique fondamentale

(la nature du déterminisme demeure un débat scientifique). Le point de départ de ce travail est la mise en évidence d'une zonation longitudinale atténuée et atypique sur un fleuve côtier de l'Afrique occidentale. Cette exception s'est révélée être un phénomène régional, les variations annuelles du régime hydrologique sahélien empêchant toute spécialisation des espèces en fonction d'une position sur le réseau hydrographique. Cependant, la région est loin d'être faunistiquement homogène, car le passage du Sahel à la grande forêt ombrophile s'accompagne de modifications profondes du milieu hydrologique, qui, à leur tour, provoquent un bouleversement faunistique total et dominant toute autre évolution. Nous avons mis en évidence ce phénomène chez les Trichoptères, sa généralisation à d'autres groupes et l'étude du mécanisme en cause restent deux voies de recherches ouvertes. Bien qu'ils soient importants, les changements faunistiques ne sont pas simultanés, aussi observons-nous un continuum au sein duquel la faune se renouvelle sans que l'on puisse déterminer de brusques discontinuités. Les Trichoptères de cette région se répartissent donc en fonction de deux facteurs écologiques dominants, l'altitude et la végétation du bassin versant.

Dans une telle situation, les zonations longitudinales des cours d'eau existent, mais elles sont variables. Les conditions géomorphologiques déterminent la position et le sens de l'écoulement dans un espace à deux dimensions, l'altitude et la végétation du bassin versant. Ces deux facteurs écologiques déterminent à leur tour un espace zoologique, que nous décrivons ici. La faune de Trichoptères d'une localité donnée peut ainsi être prévue indépendamment de toute référence au cours d'eau lui-même.

A Madagascar, la situation est plus complexe. Il faut cependant remarquer, que nous avons pu y échantillonner l'intérieur des forêts humides primaires, ce qui n'avait pas été réalisé en Afrique occidentale. Néanmoins, les facteurs écologiques dominants, altitude et transition forestière, sont les mêmes.

L'étude au niveau générique du versant oriental ne met en évidence que l'impact de la déforestation. Les taxons s'ordonnent, selon un seul gradient, en fonction de leur présence dans les forêts humides primaires, les forêts dégradées, les savanes et les formations anthropisées. L'altitude et la distance des sources sont fortement corrélées à ce gradient et leur effet ne peut pas être distingué de cette corrélation. Cette région représente un cas très particulier. Elle était complètement couverte de forêts ombrophiles et la déforestation qui dure depuis un peu plus de mille ans, ne s'est accélérée que depuis deux siècles. Il s'agit donc d'une transformation du milieu, non seulement drastique mais encore récente.

Nous sommes encore dans l'incertitude sur l'étendue exacte que les forêts occupaient sur le versant occidental lors du développement des premières activités

agricoles<sup>1</sup>. La forêt humide d'altitude couvrait les Hautes-Terres centrales, mais elle était moins homogène que sur le versant oriental. Très dense dans les vallées, elle s'éclaircissait sur les sommets et les plateaux, à la fois pour des raisons climatiques et pédologiques. Certains secteurs du Moyen-ouest étaient recouvertes de savanes boisées très claires et probablement déjà de pseudo-steppes. Enfin le Sud-ouest est une zone sahéenne pré-anthropique. Cette situation antérieure plus variée explique que l'analyse au niveau générique aboutisse à un résultat plus structuré que celle du versant oriental. Nous observons un schéma similaire à celui de l'Afrique occidentale. Les reliques de forêt humide primaire des Hautes-Terres centrales créent la transition zoologique principale et les zones de haute altitude couvertes de formation à Ericaceae créent une transition secondaire.

Mais, ces deux analyses illustrent également l'homogénéité faunistique des eaux courantes malgaches, surtout due aux groupes dominants (Philopotamidae, Hydropsychidae, Ecnomidae, Leptoceridae).

Le passage au niveau spécifique, qu'il s'agisse d'études analytiques (chapitre 6) ou synthétiques (chapitre 8) renforce ces grandes tendances. Il permet d'observer une séparation presque totale entre, d'une part, les forêts humides primaires, d'autre part, l'ensemble des autres paysages végétaux. Les espèces forestières sont différentes de celles des autres milieux et il existe dans la plupart des groupes des formes caractéristiques du front de déforestation. C'est là un gradient forêt-savane identique à celui mis en évidence en Afrique occidentale.

En outre, nous découvrons, dans les deux zones, une tendance à une différenciation faunistique en fonction de la position sur le réseau hydrographique. En forêts, la plupart des espèces sont cantonnées aux très petits affluents et sont géographiquement localisées, ce qui explique, en grande partie, la richesse spécifique très élevée de l'île. Lorsque la distance des sources augmente, apparaissent d'autres espèces, qui ont des répartitions géographiques un peu plus vastes. Sur les petits ruisseaux des forêts sempervirentes, la végétation est un obstacle à la dispersion des adultes qui favorise l'endémisme local, les espèces qui colonisent des cours d'eau de taille supérieure, qui ne sont plus enfermés dans la végétation, ont probablement des dispersions et des échanges plus faciles. C'est généralement à ce niveau qu'apparaît le front de déforestation. La faune forestière est alors remplacée par les espèces caractéristiques de l'écotone, puis par les espèces ubiquistes des milieux ouverts ou anthropisés. Nous mesurons l'intérêt qu'il y aurait, maintenant, à étudier une zonation jusqu'aux zones potamiques dans les dernières régions où subsistent de grandes rivières presque forestières (Sambirano, baie d'Antongil). Sur le versant occidental, des espèces

---

<sup>1</sup> Le Sambirano et la région du Tsaratanana sont exclus de ce travail.

de grande rivière subsistent çà et là, souvent en situation de piémont ou sur les petits reliefs de la transition entre le socle cristallin et les terrains sédimentaires. Ces localités témoignent d'une époque où la végétation du versant était plus dense, elles sont maintenant isolées dans une région dont la faune est dominée par des espèces provenant, soit du continent africain, soit de la zone sahéenne pré-anthropique du Sud-ouest. Quelle que soit leur origine, ces espèces sont indifférentes à la position sur le réseau hydrographique. En revanche, ce sont des espèces de faible altitude et donc « chaudes » ; elles s'élèvent peu au-dessus de mille mètres, ce qui explique la pauvreté des Hautes-Terres centrales. Les *Cheumatopsyche* du groupe justement baptisé « des Hautes-Terres » constituent la seule exception remarquable à ce schéma.

Pour conclure, il faut souligner qu'il existe une forte corrélation entre l'habitat forestier et l'ancienneté du groupe sur l'île. Les taxons caractéristiques des forêts étaient présents à Madagascar avant son isolement (*Paulianodes*, *Wormaldia*, groupe des espèces noires du genre *Cheumatopsyche*, *Lolondrano*, Glossosomatidae etc.). La faune ubiquiste qui se développe actuellement est plus proche des lignées africaines (groupe *cereris* du genre *Chimarra*, espèces brunes du genre *Cheumatopsyche*, *Amphipsyche senegalensis*, *Aethaloptera*) ou indiennes (*Setodes*, *Potamyia*). C'est un élément important à considérer dans l'organisation d'une politique de conservation. Malheureusement les recherches phylogéniques indispensables sont difficiles à mettre en place. Nous misons actuellement sur l'étude de la spéciation plutôt que l'histoire des taxons supérieurs. Mais où est l'urgence ?



# **Bibliographie**



- Aldegheri M., 1972. Rivers and Streams on Madagascar. Pages 261 à 310 in Battistini R. et Richard-Vindard G. (eds.), *Biogeography and Ecology in Madagascar*. Dr. W. Junk Publishers, La Haye, Pays-Bas.
- Andersen T. et Johanson K. A., 1993. Caddisflies (Trichoptera) from a mountain rain forest in N. E. Tanzania. Pages 59 à 64 in C. Otto (ed.), *Proceedings of the 7th International Symposium on Trichoptera*. Backhuys Publishers, Leiden, Pays-Bas.
- Andersen T. et Holzenthal R., sous-presse. A review of the genus *Triaenodes* in West-Africa, with descriptions of new species.
- Andersen T. et Holzenthal R., sous-presse. West-african *Adicella* McLachlan, 1877 (Trichoptera, Leptoceridae). In W. Mey (ed.), *Proceedings of the 10th International Symposium on Trichoptera*. Berlin.
- Baker R. H.A., Guillet P., Seketeli A., Poudiougou P., Boakye D., Wilson M. D. et Bissan Y., 1990. Progress in controlling the reinvasion of windborne vectors into the western area of the Onchocerciasis Control Programme in West Africa. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Ser. B*, 328 : 731-750.
- Bales M. T. et Badcock R. M., 1987. Respiratory rates and distribution of caddislarvae in relation to acclimation to temperature. Pages 179-183 in M. Bournaud and H. Tachet (eds.), *Proceedings of the 5th International Symposium on Trichoptera*. Dr. W. Junk Publishers, La Haye, Pays-Bas.
- Banarescu P., 1995. Zoogeography of freshwaters, volume 3 : distribution and dispersal of freshwater animals in Africa, Pacific areas and South America. AULA-Verlag, Weisbaden.
- Barnard K. H., 1934. South African caddisflies (Trichoptera). *Trans. R. Soc. South Africa*, 21 : 291-394.
- Battistini R., 1996. Paléogéographie et variété des milieux naturels à Madagascar et dans les îles voisines : quelques données de base pour l'étude biogéographique de la région malgache. Pages 1 à 17 in W.R. Lourenço (ed), *Biogéographie de Madagascar*. Editions de l'Orstom, Paris.
- Beck R. A., Burbank D. W., Sercombe W. J., Riley G. W., Barndt J. V., Berry J. R., Afzal J., Kahn A. M., Jurgen H., Metje J., Chemma A., Shafique N. A., Lawrence R. D. et Khan M. A., 1995. Stratigraphic evidence for an early collision between northwest India and Asia. *Nature*, 373 : 55-58.
- Bell H. L., 1971. Effects of low PH on the survival and emergence of Aquatic insects. *Water Research*, 5 : 313-320.

- Bell H. L et Nebeker A. V., 1969. Preliminary studies on the tolerance of aquatic insects to low PH. *Jour. Kans. Entomol. Soc.*, 42 : 230.
- Benke A. C., 1990. A perspective on America's vanishing streams. *J. N. Am. Bentholog. Soc.*, 9, 77-88.
- Berthélemy C., 1966. Recherches écologiques biogéographiques sur les Plécoptères et Coléoptères d'eau courante (*Hydraena* et Elminthidae) des Pyrénées. *Ann. Limnol.*, 2 : 277-458.
- Bésairie H., 1946. La géologie de Madagascar. Annales du Service des Mines n°12, Paris.
- Betsch J.-M., 2000. Types de spéciation chez quelques Collemboles symphypleones Sminthuridae (Aptérygotes) de Madagascar. Pages 295-306 in W. R. Lourenço & S. M. Goodman (eds) : Diversité et Endemisme à Madagascar. Mémoires de la Société de Biogéographie, Museum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Blanc-Pamard C. & H. Rakoto-Ramiantsoa, 1993. Les bas-fonds des hautes terres centrales : construction et gestion paysanne. Pages 31 à 47 in Bas-fonds et riziculture. Editions du Cirad, Paris.
- Billberg G. J., 1820. Enumeratio insectorum in museo Gustav Johannes Billberg. Gadelianis, Stockholm.
- Bishop J. E., 1973. Limnologie of a small Malayan river : Sungai Gombak. Ed: Junk, La Haye.
- Blahnik R.J. et Holzenthal R.W., 1992a. Revision of the Neotropical genus *Chimarrhodella* Lestage (Trichoptera : Philopotamidae). *Systematic Entomology*, 17 : 109-132.
- Blahnik R.J. et Holzenthal R.W., 1992b. New species of *Chimarra* subgenus *Chimarra* Stephens from Costa Rica (Trichoptera : Philopotamidae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 94 (4) : 409-438.
- Borne V. D. M., 1877. Wie kann man unsere Gewässer nach den in ihnen vorkommenden Arten klassifizieren? *Cirk. Dt. Ver.* 4.
- Botosaneanu L., 1959. Recherches sur les trichoptères du massif de Retezat et des monts du Banat. *Bibl. Biol. Animala*, 1 : 1-165.
- Botosaneanu L., 1979. Quinze années de recherches sur la zonation des cours d'eau : 1963-1978. Revue commentée de la bibliographie et observations personnelles. *Bijdr. tot. Dierkunde*, 19 (1), 109-134.
- Botosaneanu L. et Sakal D., 1992. Ecological observations on the caddisflies (Insecta : Trichoptera) from Trinidad and Tobago (W. Indies). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 25 (3) : 197-207.

- Botosaneanu, L., 2000. A classical case of insular radiation : The *Hydroptila* species of La Réunion. In W. Mey (ed.), Proceedings of the 10th International Symposium on Trichoptera. Berlin.
- Bouchet P., 2000. L'insaisissable inventaire des espèces. *La Recherche*, 333 : 40-45.
- Bournaud M., Cellot B., Richoux P. et Berrahou A., 1996. Macroinvertebrate community structure and environmental characteristics along a large river : congruity of patterns for identification to species or family. *Journal of the North American Benthological Society*, 15 : 232-253.
- Bowman M.F. et Bailey R.C., 1997. Does taxonomic resolution affect multivariate description of the structure of freshwater benthic macroinvertebrate communities ? *Can. J. Aquat. Sci.*, 54 : 1802-1807
- Brindle A., 1958. Night activity of Trichoptera. *Entomologist's mon. Mag.*, 94 : 38-42.
- Brenon P., 1972. The Geology of Madagascar. Pages 27 à 86 in Battistini R. et Richard-Vindard G. (eds.), Biogeography and Ecology in Madagascar. Dr. W. Junk Publishers, La Haye, Pays-Bas.
- Brewin P. A., Newman T. M. et Ormerod S. J., 1995. Patterns of macroinvertebrates distribution in relation to altitude, habitat structure and land-use in streams of the Napalese Himalaya. *Arch. Hydrobiol.*, 135 : 79-100.
- Brundin L., 1967. Insects and the problem of austral disjunctive distribution. *Ann. Rev. Entomol.*, 12 : 149-168.
- Burney D. A., 1987. Late Quaternary stratigraphic charcoal records from Madagascar. *Quat. Res.*, 28 : 274-280.
- Burney D. A., 1993. Late Holocene environmental changes in arid southwestern Madagascar. *Quat. Res.*, 40 : 98-106.
- Burney D. A., 1996. Climate change and fire ecology as factors in the quaternary Biogeography of Madagascar. Pages 49 à 58, in W. R. Lourenço (éd.) : Biogéographie de Madagascar. Editions de l'ORSTOM, Paris.
- Burnham G. M., 1991. Onchocerciasis in Malawi. I Prevalence, intensity and geographical distribution of *Onchocerca volvulus* infection in the Thyolo highlands. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 85 : 493-496.
- Carmouze J.-P., Dejoux C., Durand J.-R., Gras R., Iltis A., Lauzanne L., Lemoalle J., Lévêque C., Loubens G. et Saint-Jean L., 1972. Grandes zones écologiques du lac Tchad. *Cah. ORSTOM sér. Hydrobiol.*, 6 (2) : 103-169.
- Carter J. L., Fend S. V. et Kennelly S. S., 1996. The relationships among three habitat scales and stream benthic invertebrate community structure. *Freshw. Biol.*, 35 : 109-124.

- Chantaramongkol P., 1985. Die Köcherfliegen von Sri Lanka : Taxonomische Grundlagen für ihre Verwendung als Gewässer-Indikatoren. *Diss. Univ. Wien*, 399 p.
- Chantaramongkol P. et Malicky H., 1989. Some *Chimarra* (Trichoptera, Philopotamidae) from Thailand (Studies of Caddisflies from Thailand n°2). *Aquatic Insects*, 11 (4) : 223-240.
- Chaperon P., Danloux J. et Ferry L., 1993. Fleuves et rivières de Madagascar. Editions de l'Orstom, Paris.
- Chessel D., Lebreton J. D. et Yoccoz N., 1987. Propriétés de l'analyse canonique des correspondances. Une utilisation en hydrobiologie. *Revue de Statistique Appliquée*, 35 (4) : 55-72.
- Chessel D., Dolédec S., Thioulouse J. et Olivier J.-M., 1997. Programmathèque ADE. Analyses des Données Ecologiques, Méthodes exploratoires et euclidiennes en Sciences de l'Environnement. Accessible sur Internet à <http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/>.
- Chvojka P. et Sykora J. L., 1999. Revision of the *Leptonema affine* group (Insecta : Trichoptera : Hydropsychidae) from Madagascar with description of a new species. *Casopis Národního muzea Rada přírodovědná*, 167 (1-4) : 25-33.
- Chutter F. M., 1968. On the ecology of the fauna of stones in the current in a South African river supporting a very large *Simulium* (Diptera) population. *J. Appl. Ecol.*, 5 : 531-561.
- Chutter F. M., 1969. The effects of silt and sand on the invertebrate fauna of streams and rivers. *Hydrobiologia*, 34 : 57-76.
- Chutter F. M., 1970. Hydrobiological studies in the catchment of Vaal Dam, South Africa. Part 1. River zonation and the benthic fauna. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 55 : 445-494.
- Connell J. H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199 : 1302-1310.
- Corbet P. S., 1962. A Biology of Dragonflies. Witherby, Londres.
- Corbet P. S., 1964. Temporal patterns of Emergence in Aquatic Insects. *Can. Ent.*, 96 : 264-279.
- Corbet P. S. et Tjonneland A., 1955. The flight activity of twelve species of East African Trichoptera. *Univ. Bergen. Arb. naturv. R.*, 9 : 1-149.
- Corkum L. D., 1989. Patterns of benthic invertebrate assemblages in rivers of northwestern North America. *Freshwat. Biol.*, 21 : 191-205.
- Corkum L. D., 1992. Spatial distributional patterns of macroinvertebrates along rivers within and among biomes. *Hydrobiologia*, 239 : 101-114.

- Crass R. S., 1969. The effects of land use on freshwater fish in South Africa, with particular reference to Natal. *Hydrobiologia*, 34 : 38-56.
- Cummins K. W., 1973. Trophic relations of aquatic insects. *A. Rev. Ent.*, 18 : 183-206.
- Cummins K. W., 1974. The structure and fonction of stream ecosystems. *Bioscience*, 24 : 631-641.
- Cummins K. W., 1992. Catchment Characteristics and River Ecosystems. In P.J. Boon, P. Calow et G.E. Petts (eds), River Conservation and management. J. Wiley and sons Ltd.
- Cummins K. W. et Klug M. J., 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10, 147-172.
- Davis J. A. et Barmuta L. A., 1989. An ecologically useful classification of mean and nearbed flows in streams and rivers. *Freshwater Biol.*, 21, 271-282.
- Décamps H., 1967. Introduction à l'étude écologique des Trichoptères des Pyrénées. *Annls. Limnol.*, 1 (1) : 51-72.
- Décamps H., 1968. Vicariance écologique chez les Trichoptères des Pyrénées. *Annls. Limnol.*, 4 (1) : 1-50.
- Digby P. G. N. et Kempton R. A., 1987. Multivariate Analysis of Ecological Communities. Ed. Chapman and Hall, London.
- Dobzhansky T., 1972. Species of *Drosophila*. New excitement in an old field. *Science*, 117 : 664-669.
- Dolédec S. et Statzner B., 1994. Theoretical habitat templets, species traits and species richness : 548 plant and animal species in the upper Rhône river and its floodplain. *Freshwat. Biol.*, 31 : 523-538.
- Donque G., 1972. The climatology of Madagascar. Pages 87 à 144 in Battistini R. et Richard-Vindard G. (eds.), Biogeography and Ecology in Madagascar. W. Junk editor, La Haye, Pays-Bas.
- Donque G., 1975. Contribution géographique à l'étude du climat malgache. Mémoire de thèse, Université de Tananarive, Tananarive.
- Dubois A., 2000. Nomenclature zoologique : quelques problèmes et besoins actuels. *Bulletin de la société française de systématique*, 24 : 13-23.
- Dudgeon D., 1984. Longitudinal and temporal changes in functional organisation of macroinvertebrate communities in the Lam Tsuen River, Hong-Kong. *Hydrobiologia*, 111, 207-217.
- Dudgeon D., 1988. The influence of riparian vegetation on macroinvertebrate community structure in four Hong Kong streams. *J. Zool. London*, 216 : 609-627.
- Dudgeon D., 1992. Patterns and processes in stream ecology. A synoptic review of Hong-Kong running waters. *Die Binnengewässer*, 29 : 1-147.

- Dudgeon D., 1997. Life histories, secondary production and microdistribution of hydroptychid caddisflies (Trichoptera) in a tropical forest stream. *J. Zool., Lond.*, 243 : 191-210.
- Dudgeon D., 1999. The population dynamics of three species of Calamoceratidae (Trichoptera) in a tropical forest stream. Pages 83-91 in Malicky H. et Chantaramongkol P. (eds.) : Proceedings of the 9th International Symposium on Trichoptera. Faculty of Science of the Chiang-Mai University, Chiang-Mai, Thaïlande.
- Du Puy D. J. et Moat J., 1996. 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. Pages 205 à 218, in W. R. Lourenço (éd.) : Biogéographie de Madagascar. ORSTOM, Paris.
- Edwards D., 1969. Some effect of siltation upon aquatic aquatic macrophyte vegetation in rivers. *Hydrobiologia*, 34 (1) : 29-37.
- Edington J. M. et Hildrew A. G., 1981. Caseless caddis larvae of the British Isles, with notes on their ecology. Freshwater Biological Association, Scientific Publication n° 43. Titus Wilson & Son Ltd, U. K.
- Elouard J.-M., 1983. Impact d'un insecticide organophosphoré sur les entomocénoses associées aux stades préimaginaux du complexe *Simulium damnosum s.l.* Théobald (Diptera : Simuliidae). Thèse Doct. Sci. Nat., Université Paris-Sud, Orsay, n° 2686.
- Elouard J.-M., 1987. Rhéopreferendums des stades préimaginaux de quatre espèces de Simulies ouest-africaines. Incidence des épandages répétés de téméphos. *Cah. ORSTOM, ser. Ent. Méd. et Parasitol.*, 25 : 3-11.
- Elouard J.-M. et Forge P., 1978. Emergence et activité de vol nocturne de quelques espèces d'Ephéméroptères de Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, ser. Hydrobiol.*, 12 (3-4) : 187-195.
- Elouard J.-M. et Hertu O., en préparation. Noé et Cartonnoé, logiciel dont la diffusion est à l'étude. On trouvera une présentation dans Elouard et Gibon (1995).
- Elouard J.-M. et Gibon F.-M., 1995. Un logiciel pour la gestion informatique de la biodiversité. Pages 26 à 29 in : *Bulletin de l'Académie nationale malgache, numéro spécial du 50ième anniversaire de l'ORSTOM*. Antananarivo, Madagascar.
- Elouard J.-M. et Simier M., 1990. Structure des peuplements d'insectes lotiques soumis aux épandages d'insecticides antisimulidiens dans le cadre du Programme de Lutte contre l'Onchocercose. *Rapp. OCP/VCU/HYBIO, ORSTOM Montpellier*, 22 : 1-64.



- Erwin T. L., 1982. Tropical forests : their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopt. Bull.*, 36 : 74-75.
- Erwin T. L., 1985. Beetles and other arthropods of the tropical forest canopies at Manaus, Brasil, sampled with insecticidal fogging techniques. Pages 59-75 in Sutton S. L., Whitmore T. C. & Chadwick A. C. (eds.), *Tropical Rainforests : Ecology and Management*. Blackwell, Oxford.
- Faramalala M. H., 1988. Etude de la végétation de Madagascar à l'aide des données spatiales. Thèse de doctorat, Université Paul Sabatier, Toulouse.
- Fittkau E. J., 1964. Remarks on limnology of central-Amazon rain-forest streams. *Verh. Int. Verein. theor. angew. Limnol.*, 15 : 1092-1096.
- Fittkau E. J. et Reiss F., 1983. Versuch einer Rekonstruktion der Fauna europäischer Ströme und ihren Auen. *Archiv. Hydrobiol.*, 97 : 1-6.
- Flint O.S., 1958. The larva and terrestrial pupa of *Ironoquia parvula* (Trichoptera, Limnephilidae). *J. N. Y. Ent. Soc.*, 66 : 59-62.
- Flint O. S., 1970. Studies of neotropical caddisflies, X : *Leucotrichia* and related genera from North and Central America (Trichoptera : Hydroptilidae). *Smith. Contr. Zool.*, 118 : 112-134.
- Flint O. S, Mcalpine J. F. et Ross H. H., 1987. A Revision of the Genus *Leptonema* Guérin (Trichoptera: Hydropsychidae: Macronematinae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 450 : 1-193.
- Fox H. M. et Sydney J., 1953. The influence of dissolved oxygen on the respiratory movements of caddis larvae. *Journal of experimental Biology*, 30 : 235-237.
- Fraser F. C., 1956. Faune de Madagascar. I Insectes Odonates Anisoptères. Institut de Recherche Scientifique de Tananarive-Tsimbazaza, Antananarivo, Madagascar.
- Fremling C. R., 1968. Documentation of a mass emergence of *Hexagenia* may-flies from the upper Mississippi River. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 97 (3) : 278-280.
- Friberg F., Nilsson L. M., Otto C., Sjostrom P. et Svensson B. W., 1977. Diversity of benthic invertebrate communities in South Swedish streams. *Arch. Hydrobiol.*, 2 : 129-154.
- Fröhlich F., 1996. La position de Madagascar dans le cadre de l'évolution géodynamique et de l'environnement de l'océan indien. Pages 19 à 26, in *Biogéographie de Madagascar*, ed. Orstom, Paris.
- Garms R., Cheke R. A. et Sachs R., 1991. A temporary focus of savanna species of the *Simulium damnosum* complex in the forest zone of Liberia. *Tropical Medicine and Parasitology*, 42 : 181-187.

- Gasse F. et Van Campo E., 1998. A 40.000 years pollen and diatom record from the southern tropics (Lake Tritrivakely, Madagascar Plateaux). *Quat. Research*, 49 : 299-311.
- Gasse F. et Van Campo E., 2000. Late-Quaternary environmental changes from a pollen and diatom record in the southern tropics (Lake Tritrivakely, Madagascar). *Palaeogeography, Palaeoecology, Palaeoclimatology*, sous-presse.
- Gasse F., Cortijo E., Disnar J.-R., Ferry L., Gibert E., Kissel C., Laggoun-Defarge F., Lallier-Verges E., Miskovsky J.-C., Ratsimbazafy B., Ranaivo F., Robison L., Tucholka P., Saos J.-L., Siffedine A., Taieb M., Van Campo E. et Williamson D., 1994. A 36 Ka environmental record in the southern tropics : Lake Tritrivakely (Madagascar). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 318 : 1513-1519.
- Gaston K. J. et May R. M., 1992. Taxonomy of Taxonomists. *Nature*, 356 (6367) : 281-282.
- Gibbs D. G., 1968. The larva, dwelling-tube and feeding of a species of *Protodipseudopsis* (Trichoptera, Dipseudopsidae). *Proc. Roy. Entomol. Soc. London (A)*, 43 (4-6) : 73-79.
- Gibbs D. G., 1973. The Trichoptera of Ghana. *Dtsch. Ent. Z., N. F.*, 20 : 363-424.
- Gibon F.-M., 1982. Quelques Trichoptères nouveaux d'Afrique Occidentale. *Revue fr. Ent.*, (N.S.), 4(2) : 72-76.
- Gibon F.-M., 1984. Recherches sur les Trichoptères d'Afrique de l'Ouest. 1 - Notes sur le genre *Leptocerus* (Leptoceridae). *Revue fr. Ent.*, (N.S.), 6 (4) : 159-162.
- Gibon F.-M., 1985a. Recherches sur les Trichoptères d'Afrique occidentale 3. Philopotamidae de Côte d'Ivoire. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18 (1), 23-30.
- Gibon, F.-M., 1985b. Recherches sur les Trichoptères d'Afrique Occidentale. 2 - *Stactobiini*. *Revue fr. Ent.*, (N.S.), 7 (4) : 149-155.
- Gibon F.-M., 1986a. Recherches sur les Trichoptères d'Afrique Occidentale. 4 - Notes sur le genre *Trichosetodes* (Leptoceridae). *Bull. Soc. Ent. Fr.* 91 (3-4) : 103-106.
- Gibon F.-M., 1986b. Recherches sur les Trichoptères d'Afrique Occidentale. 5 - Quelques espèces nouvelles du Haut-bassin du Niger (Leptoceridae, Philopotamidae). *Revue Zool. afr.* 100 : 161-169.
- Gibon F.-M., 1987a. Studies on west-african Trichoptera. 7 - Two new *Catoxyethira* from Guinea. *Aquatic Insects* 9 (2) : 115-118.
- Gibon F.-M., 1987b. Recherches sur les Trichoptères d'Afrique Occidentale. 8 - *Hydroptilini* (Hydroptilidae). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 20 (2) : 121-130.

- Gibon F.-M., 1991a. Trichoptères d'Afrique Occidentale et du Cameroun. Le genre *Trichosetodes* (Leptoceridae). *Bull. Soc. Ent. Fr.* 96 (4) : 347-353.
- Gibon F.-M., 1991b. Trichoptères d'Afrique Occidentale (13). Trois *Catoxyethira* nouvelles de Guinée (Hydroptilidae). *Revue fr. Ent.*, (N.S.) 13 (3) : 125-130.
- Gibon F.-M., 1991c. Trichoptères d'Afrique Occidentale. 10 - Les genres *Athripsodes* et *Homilia* (Leptoceridae). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 24 (3) : 159-181.
- Gibon F.-M., 1992. Trichoptères d'Afrique Occidentale et du Cameroun. Le genre *Leptocerus* (Leptoceridae). *Annl. Soc. Ent. Fr.* (N. S.), 28 (3) : 221-240.
- Gibon F.-M., 1992. Trichoptères d'Afrique Occidentale et du Cameroun. Les *Ecnomus* du groupe *natalensis* (Ecnomidae). *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, section A, 14 (3-4) : 705-743.
- Gibon F.-M., 1993 - Trichoptères du Cameroun. Un nouvel exemple de la richesse des *Catoxyethira* (Hydroptilidae). *Rev. Hydrobiol. trop.* 26 (3) : 199-211.
- Gibon F.-M., 2000. Biologie de la conservation et singularité des cours d'eau. L'exemple des Philopotamidae malgaches (Insecta, Trichoptera). Pages 319-330 in W. R. Lourenço & S. M. Goodman (eds) : Diversité et Endemisme à Madagascar. Mémoires de la Société de Biogéographie, Museum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Gibon F.-M., sous presse. Advances in the taxonomic, geographical and ecological knowledge of the genus *Chimarra* in western and central Africa (Trichoptera, Philopotamidae).
- Gibon F.-M. et Andriambelo P. Z., 1999. A regional analysis of species associations and distributions of two caddisfly families (Trichoptera : Hydropsychidae and Philopotamidae) in Southeastern Madagascar. *Fieldiana : Zoology, N.S.* 94 : 97-109.
- Gibon F.-M., Elouard J.-M. et Sartori M., 1996. Spatial Distribution of Some Aquatic Insects in the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar. *Fieldiana (Zoology) New series*, 85 : 109-120.
- Gibon F.-M., Guenda W. et Coulibaly B., 1994 - Observations sur la zonation dans les cours d'eau des savanes ouest-africaines : Trichoptères du Sud-Ouest du Burkina Faso. *Annl. Limnol.* 30 (2), 101-121.
- Gibon F.-M. et Ranaivoharindriaka, 1995. Présence du genre *Catoxyethira* à Madagascar et description des premières espèces (Trichoptera, Hydroptilidae). *Revue fr. Ent.*, (N.S.), 17 (3) : 107-114.

- Gibon F.-M. et Randriamasimanana D., 2000. Description de *Leptocerus matilei* n. sp., première espèce du genre signalée de Madagascar, (Trichoptera Leptoceridae). *Revue fr. Ent.*, (N.S.), 22 (4) : 185-188.
- Gibon F.-M. et Statzner B., 1985. Longitudinal zonation of lotic insects in the Bandama River System (Ivory Coast). *Hydrobiologia*, 122, 61-64.
- Gibon F.-M., Troubat J.-J. et Bihoum M., 1983. Recherches sur la faune invertébrée benthique des cours d'eau non traités aux larvicides antisimulidiens. Rapport n° 50. Laboratoire d'Hydrobiologie Orstom, Bouaké, 34 p.
- Gislason G. M., 1978. Life cycle of *Limnephilus affinis* Curt. (Trichoptera : Limnephilidae) in Iceland and in Northumberland, England. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 20 : 2622-2629.
- Goodman S. M., 1996. Description of the 1993 Biological Inventory of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar. *Fieldiana (Zoology) New series*, 85 : 1-6.
- Goodman S. M., 1999. Description of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar, and the 1995 Biological Inventory of the Reserve. *Fieldiana : Zoology, N.S.* 94 : 1-9.
- Goodman S. M. et Andrianarimisa A., 1996. Meteorology. *Fieldiana (Zoology) New series*, 85 : 20-23.
- Goodman S. M. et Lewis B.A., 1996. Description of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar. *Fieldiana (Zoology) New series*, 85 : 7-19.
- Goodman S. M., Pidgeon M., Hawkins F. A. et Schulenberg T. S., 1997. The birds of Southeastern Madagascar. *Fieldiana (Zoology) New series*, 90 : 1-319.
- Gorayeb I. S. et Pinger R. R., 1978. Detecção de predadores naturais das larvas de *Simulium fulvinotum* Cerq e Mello, 1968 (Diptera : Nematocera). *Acta Amazonica*, 8 : 629-637.
- Gordon A. E. et Wallace J. B., 1975. Distribution of the family Hydropsychidae (Trichoptera) in the Savannah river basin of North Carolina, South Carolina and Georgia. *Hydrobiologia*, 46 : 405-423.
- Gose K., 1970. Life history and instar analysis of *Stenopsyche griseipennis* (Trichoptera). *Jpn. J. Limnol.*, 31 : 96-106.
- Gould S. J. et Elrédge, 1977. Punctuated equilibria ; the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, 3 : 115-151.
- Gower J. C., 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 53 : 325-338.

- Grunewald J., 1974. The hydro-chemical living conditions of the immature stages of some forms of the *Simulium damnosum* complex with regard to their laboratory colonization. *Proc. 3rd. int. Congr. Parasitology, Munich*, 2 : 914-915.
- Grunewald J., 1976. The hydro-chemical and physical conditions of the environment of the immature stages of some species of the *Simulium (Edwardsellum) damnosum* complex (Diptera). *Tropenmed. Parasit.*, 27 : 438-454.
- Guenda W., 1996. Contribution à l'étude des Hydroptilidae (Insecta : Trichoptera) de l'Afrique de l'Ouest : le genre *Orthotrichia* Eaton de la rivière Mouhoun (Burkina Faso). *Ann. Limnol.*, 32 : 241-249.
- Guinand B., Tachet H. et Roux C., 1994. Longitudinal distribution and ecophysiological characteristics of *Hydropsyche exocellata* (Trichoptera : Hydropsychidae) in large rivers. *Ecography*, 17 : 189-197.
- Guinochet M., 1973. Phytosociologie. Masson, Paris.
- Guillarmod J., 1969. The effect of land-use on aquatic and semi-aquatic vegetation at high altitudes in Southern Africa. *Hydrobiologia*, 34 (1) : 3-13.
- Harper P. P. et Hynes H. B. N., 1970. Diapause in the nymphs of Canadian winter stoneflies. *Ecology*, 51 : 925-927.
- Harrison A. D. et Elsworth J. F., 1958. Hydrobiological studies of the Great Berg River, Western Cape Province. Part I : General description, chemical studies and main features of the flora and fauna. *Trans. R. Soc. S. afr.*, 35 : 125-226.
- Harrison A. D. et Farina T. D. W., 1965. A naturally turbid water with deleterious effects on the eggs capsules of planorbid snails. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 59 : 327-330.
- Harrison A. D. et Hynes H. B. N., 1988. Benthic fauna of Ethiopian mountain streams and rivers. *Arch. Hydrobiol. / Suppl.* 81, 1, 1-36.
- Harrison A. D. et Rankin J.J., 1976. Hydrobiological studies of Easter Lesser Antillean Islands. II St. Vincent : freshwater fauna, its distribution, tropical river zonation and biogeography. *Arch. Hydrobiol., suppl.* 50, 275-311.
- Hartland-Rowe R., 1958. The biology of a tropical may-fly *Povilla adusta* Navas (Ephemeroptera, Polymitarcidae) with special reference to the lunar rythm of emergence. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 58 (3-4) : 185-202.
- Hawkes H. A., 1975. River zonation and classification. p. 312 à 374 in B. A. Whitton (ed.) *River Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Royaume-Uni.
- Hawkins C. P., 1988. Effect of watershed vegetation and disturbance on invertebrate community structure in western Cascade streams : implications for stream ecosystem theory. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 23 : 1167-1173.

- Hawkins C. P., Murphy M. L. et Anderson N. H., 1982. Effects of canopy, substrate composition and gradient on the structure of macroinvertebrate communities in Cascade Range streams of Oregon. *Ecology*, 63 : 1840-1856.
- Hennig W., 1950. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- Hennig W., 1960. Phylogenetic systematics. University of Illinois Press. Urbana, Illinois, U.S.A.
- Hervieu J., 1967. Géographie des sols malgaches – Essai synthétique. *Cah. ORSTOM, ser. Pédol.*, 5 (1) : COM
- Holzenthal R. W., 1997. The family Atriplectididae in the Neotropics. Pages 157-165 in R. W. Holzenthal and O. S. Flint (eds.), Proceedings of the 8th International Symposium on Trichoptera. Ohio Biological Survey, Columbus.
- Huet M., 1949. Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 11 (3, 4) : 332-351.
- Hughes D. A., 1966. Mountain streams of the Barbeton area, Eastern Transvaal. Part II, the effect of vegetational shading and direct illumination on the distribution of stream fauna. *Hydrobiologia*, 27 : 439-459.
- Hull D. L., 1970. Contemporary systematic philosophies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1 : 19-54.
- Hull D. L., 1976. Are species really individuals ? *Systematic Zoology*, 25 : 174-191.
- Humbert H., 1954. Les Territoires phytogéographiques de Madagascar, leur cartographie. Pages 195 à 204 in Les Divisions écologiques du monde. Editions du C.N.R.S., Paris.
- Humbert H., Cours-Darne G. et coll., 1965. Carte Internationale du tapis végétal, Madagascar. Institut français de Pondichéry. Reproduite et modifiée par Koechlin, 1972.
- Huston M., 1979. A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.*, 113 : 81-101.
- Hynes H.B.N., 1970. The Ecology of Running Waters. Liverpool University Press. Liverpool, Royaume-Uni de Grande Bretagne.
- Hynes H.B.N., 1975. The stream and its valley. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 1-15.
- Hynes H.B.N. et Hynes M. E., 1975. The life histories of many of the stoneflies (Plecoptera) of south-eastern mainland Australia. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 26 : 113-153.
- Illies J., 1951. Zur biozönotischen Gliederung der Fulda. *Ber. Limnol. Flusst. Freudenthal*, 2 : 29-54.

- Illies J., 1958. Die Barbenregion mitteleuropäischer Fließgewässer. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 13 : 834-835.
- Illies J., 1961a. Versuch einer allgemeine biozönotischen Gliederung der Fließgewässer. *Internat. Rev. ges. Hydrobiol.*, 46 (2) : 205-213.
- Illies J., 1961. Gebirgsbäche in Europa und in Südamerika, ein limnologischer Vergleich. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 14 : 517-523.
- Illies J., 1964. The invertebrate fauna of the Huallaga, a Peruvian tributary of the Amazon river from the sources down to Tingo Maria. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 15 : 1077-1083.
- Illies J. et Botosaneanu L., 1963. Problème et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 12, 1-57.
- Ivol J.-M., Guinand B., Richoux P. et Tachet H., 1997. Longitudinal changes in Trichoptera and Coleoptera assemblages and environmental conditions in the Loire River (France). *Arch. Hydrobiol.*, 138 (4) : 525-557.
- Johanson K. A., 1997. Zoogeography and diversity of the snail case caddisflies (Trichoptera : Helicopsychidae). Pages 205-212 in R. W. Holzenthal and O. S. Flint (eds.), *Proceedings of the 8th International Symposium on Trichoptera*. Ohio Biological Survey, Columbus.
- Johanson K. A., 1998. Phylogenetic and Biogeographic analysis of the family Helicopsychidae (Insecta : Trichoptera). *Ent. scan.*, supplement 53 : 1-172.
- Johnstone G. W., 1964. Stridulation by larval Hydropsychidae (Trichoptera). *Proc. Roy. Ent. Soc. Lond.*, 39 : 146-150.
- Junk W. J., Bayley P. B. et Sparks S. E., 1989. The flood pulse concept in river floodplain system. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 106 : 110-127.
- King J. M., De Moor F. C. et Chutter F.M., 1992. Alternative ways of classifying rivers in Southern Africa. Pages 213 à 228 in P.J. Boon, P. Calow et G.E. Petts (eds.), *River Conservation and management*. J. Wiley and sons Ltd., Londres.
- Kjaerandsen J. et Andersen T., 1997. Preliminary check-list of the caddisflies (Trichoptera) of Ghana, West-Africa. Pages 239-247 in R. W. Holzenthal and O. S. Flint (eds.), *Proceedings of the 8th International Symposium on Trichoptera*. Ohio Biological Survey, Columbus.
- Kobayashi Y. et Ando H., 1988. Phylogenic relationships among the lepidopteran and trichopteran suborders (Insecta) from the embryological standpoint. *Z. Zool. Syst. Evolutionforsch.*, 26 : 186-210.

- Koechlin J., 1972. Flora and Vegetation of Madagascar. Pages 145 à 190 in Battistini R. et Richard-Vindard G. (eds.), Biogeography and Ecology in Madagascar. Dr. W. Junk Publishers, La Haye, Pays-Bas.
- Kokot D. F., 1948. An investigation into the evidence bearing on recent climatic changes over southern Africa. Irrigation Department Memoir, edited by the government of South Africa, Pretoria.
- Kowanacka M. et Kowanacki A., 1972. Vertical distribution of zoocenoses in the streams of the Tatra, Caucasus and Balkans Mountains. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 18 : 742-750.
- Kristensen N. P., 1984. Studies on the morphology and Systematics of primitive Lepidoptera. *Steenstrupia*, 10 : 141-191.
- Ladle M., 1991. Running waters : a conservationist's nightmare, in The scientific management of Temperate Communities for Conservation. Ed : Blackwell Scientific Publications, Oxford, pages 383 à 393.
- Langrand O., 1990. Guide to the Birds of Madagascar. Yale Univ. Press, New Haven.
- Le Berre R., 1966. Contribution à l'étude biologique et écologique de *Simulium damnosum* Théobald, 1903 (Diptera, Simuliidae). Mémoire ORSTOM, n°17.
- Lebreton J. D., Chessel D., Prodon R. & Yoccoz N., 1988a. L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances.-I. Variables de milieu quantitatives. *Acta Oecologica, Oecologia generalis*, 9 : 53-67.
- Lebreton J. D., Chessel D., Ricardot-Coulet M. & Yoccoz N., 1988b. L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. II. Variables de milieu qualitatives. *Acta Oecologica, Oecologia generalis*, 9 : 137-151.
- Leclaire L., Bassias Y., Clocchiatti M. et Ségoufin J., 1989. La ride de Davie dans le canal de Mozambique : approche stratigraphique et géodynamique. *C. R. Acad. Sci.*, 308 (2) : 1077-1082.
- Legendre L. et Legendre P., 1984. La structure des données écologiques, tome 2. Ed : Masson, Paris.
- Lehmkuhl D. M., 1970. A North American trichopteran larva which feeds on freshwater sponges (Trichoptera : Leptoceridae ; Porifera : Spongillidae). *Am. Midl. Nat.*, 84 (1) : 278-280.
- Leonard J. W., 1965. Environmental requirements of Ephemeroptera. In Biological problems in water pollution. C. M. Tarzwell (ed.) U. S. Dept of Health, Educ. and Welfare, Sanitary Engineering Center, Cincinnati, Ohio.



- Lévêque C. et Gaborit, 1972. Utilisation de l'analyse factorielle des correspondances pour l'étude des peuplements en Mollusques benthiques du lac Tchad. *Cah. ORSTOM ser. Hydrobiol.*, 4 (1) : 47-66.
- Lévêque C., 1994. Environnement et diversité du vivant. Editions de l'Orstom et Cité des Sciences et de l'Industrie, Paris.
- Lévêque C., Dejoux C. et Iltis A., 1983. Limnologie du fleuve Bandama. *Hydrobiologia*, 100 : 113-141.
- Lewis T. et Taylor L.R., 1964. Diurnal periodicity of flight by insects. *Trans. R. Ent. Soc. London.*, 116 (15) : 393-476.
- L'hôte Y. et Mahé G., 1996. Afrique de l'Ouest et centrale; précipitations moyennes annuelles (période 1951-1989). Carte à l'échelle 1/6 000 000 ème. Ed. Orstom, Paris.
- Likens G. E. et Bormann F. H., 1974. Linkages between terrestrial and aquatic systems. *BioScience*, 24 : 447-456.
- Lubchenco J., Olson A. M., Brubaker L., Carpenter S. R., Holland M. M., Hubbell S. P., Levin S. A., MacMahon J. A., Matson P. A., Melillo J. M., Mooney H. A., Peterson C. H., Pulliam H. R., Real L. R., Regal P. J. et Risser P. G., 1991. The sustainable biosphere initiative: an ecological research agenda. *Ecology*, 72.(2) : 371-4.
- Mackay R. J., 1979. Life history patterns of some species of *Hydropsyche* (Trichoptera : Hydropsychidae) in southern Ontario. *Can. J. Zool.*, 57 : 963-975.
- Mackay R. J. et Wiggins G. B., 1979. Ecological diversity in Trichoptera. *Ann. Rev. Entomol.*, 24 : 185-208.
- Maley J. et Livingstone D. A., 1983. Extension d'un élément montagnard dans le sud du Ghana (Afrique de l'Ouest) au Pléistocène supérieur et à l'Holocène inférieur : premières données polliniques. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 296 : 1287-1292.
- Malicky H., 1973. Trichoptera (Köcherfliegen). *Handb. Zool.*, 4 (2) : 1-114.
- Malicky H., 1980. Lichtfallenuntersuchungen über die Köcherfliegen (Insecta, Trichoptera) des Rheins. *Mainzer Naturw. Archiv*, 18 : 71-76.
- Malicky H., 1992. Köcherfliegen (Insecta : Trichoptera) von den Seychellen, Komoren und Maskarenen. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 93 : 143-160.
- Malicky H., 1997. What does biologically successful mean ? The enigma of Atriplectididae (Insecta : Trichoptera). Pages 289-291 in R. W. Holzenthal and O. S. Flint (eds.), Proceedings of the 8th International Symposium on Trichoptera. Ohio Biological Survey, Columbus.

- Malicky H. et Chantaramongkol P., 1993. The altitudinal distribution of Trichoptera species in Mae Klang catchment on Doi Inthanon, northern Thailand : stream zonation and cool- and warm-adapted groups (studies on caddisflies of Thailand n°16). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 26 (4) : 279-291.
- Manly B. J. F., 1991. Randomization and Monte Carlo methods in biology. Chapman and Hall, Londres.
- Margalef R., 1968. *Perspectives on Ecological Theory*. University of Chicago Press, Chicago.
- Marlier G., 1947. Trichoptères de la Côte d'Ivoire. *Rev. fr. Ent.*, 14 : 31-34.
- Marlier G., 1954. Recherches hydrobiologiques dans les rivières du Congo Oriental. II Etude écologique. *Hydrobiologia*, 6 : 225-264.
- Marlier G., 1962. Genera des Trichoptères de l'Afrique. *Ann. Mus. Roy. Afr. Cent. ser.* 8, Sci. Zool., 109 : 1-262.
- Marlier G., 1978. Les larves et nymphes des Trichoptères des Seychelles. Pages 31-54 in M. I. Crichton (ed.), Proceedings of the 2nd International Symposium on Trichoptera. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- Martynov A. V., 1930. On the trichopterous fauna of China and eastern Tibet. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 5 : 65-112.
- May, R. M., 1992. L'inventaire des espèces vivantes. *Pour la Science*, 182 : 30-36.
- Mayr E., 1969. Principles of systematic zoology. McGraw-Hill. New-York U.S.A.
- Mayr E., 1997. This is Biology, the science of the living world. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, U.S.A.
- Mckenzie D. P. et Sclater J. C., 1973. The evolution of the indian ocean. *Sci. American*, 228 (5) : 63-72.
- Mecom J. O., 1972. Feeding habits of Trichoptera in a mountain stream. *Oikos*, 23 : 401-407.
- Millot J., 1952. La faune malgache et le mythe gondwanien. *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, A, 7 : 1-36.
- Milne M. J., 1938. Case building in Trichoptera as an inherited response to oxygen deficiency. *Can. Ent.*, 70 : 177-180.
- Minshall G. W., Petersen R. C., Cummins K. W., Blott T. L., Sedell J. R., Cushing C. E. and Vannote R. L., 1983. Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics. *Ecol. Monogr.*, 51 : 1-25.
- Minshall G. W., Cummins K. W., Petersen R. C., Cushing C. E., Bruns D.A., Sedell J. R. and Vannote R. L., 1985. Developpements in stream ecosystem theory. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 42 : 1045-1055.

- Mitchell R., 1974. The evolution of thermophily in hot springs. *Q. Rev. Biol.*, 49 : 229-242.
- Molles M.C. Jr., 1982. Trichopteran communities of streams associated with aspen and conifer forests : long-term structural change. *Ecology*, 63 : 1-6.
- Moog O. et Wimmer R., 1994. Comments to the water temperature based assessment of biocoenotic regions according to Illies et Botosaneanu. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 25 : 1667-1673.
- Moor F. C. de, 1993. Factors influencing the distribution of Trichoptera in South Africa. Pages 51-58 in C. Otto (ed.), Proceedings of the 7th International Symposium on Trichoptera. Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands.
- Moor F. C. de, 1997. An unusual caddisfly larva from South Africa, a possible member of the Triplectidinae (Trichoptera, Leptoceridae). Pages 323-330 in R. W. Holzenthal and O. S. Flint (eds.), Proceedings of the 8th International Symposium on Trichoptera. Ohio Biological Survey, Columbus.
- Morse J.-C., 1975. A Phylogeny and revision of the caddisfly genus *Ceraclea* (Trichoptera, Leptoceridae). *Contrib. Am. Entomol. Inst.*, 11 (2) : 1-97.
- Morse J.-C., 1981. A phylogeny and classification of family-group taxa of Leptoceridae (Trichoptera). Pages 257-264 in G. Moretti (ed.), Proceedings of the 3rd International Symposium on Trichoptera. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- Morse J.-C., 1983. Evolution and historical Biogeography of *Leptocerina* and *Axiocerina* (Leptoceridae, Leptocerinae, Athripsodini). Pages 261-266 in J. C. Morse (ed.), Proceedings of the 4th International Symposium on Trichoptera. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- Morse J.-C., 1997. Phylogeny of Trichoptera. *Annu. Rev. Entomol.*, 42 : 427-450.
- Morse J.-C. et Gibon F.-M., 1989. *Ceraclea (Pseudoleptocerus)*, a leptocerid (Trichoptera) subgenus endemic to Africa. VIth International Symposium on Trichoptera, Université de Cracovie, Pologne.
- Morse J.-C. et Holzenthal R. W., 1978. Trichoptera Genera. Pages 312 à 347, in R. W. Merritt & K. W. Kimmins (eds), An Introduction to the Aquatic Insects of North America, Kendall-Hunt, Dubuque.
- Müller K., 1951. Fische und Fischregionen der Fulda. *Ber. limnol. Flusstat. Freudenthal.*, 2 : 18-23.
- Müller K., 1973. Circadian rhythms of locomotor activity in aquatic organisms in the subarctic summer. *Aquilo, ser. Zool.*, 14 : 1-18.
- Murphy D. D., 1990. Conservation Biology and Scientific method. *Conservation Biology*, 4, 203-204.

- Myers N., 1988. Threatened biotas : " hotspots " in tropical forests. *The Environmentalist*, 8 : 187-208.
- Myers N., 1990. The Biodiversity challenge : expanded hotspot analysis. *The Environmentalist*, 10 : 243-256.
- Navàs L., 1921. Comunicaciones entomologicas. 4. Insectos exoticos nuevos, criticos, o poco conocidos. *Rev. Acad. Cien. exact. Fis.-Quim. nat. Zaragoza*, 6 : 61-81.
- Navàs L., 1923. Insecta nova. Sér. 9-10. *Mém. Acad. pont. Nuovi Lincei*, 6 : 1-27.
- Navàs L., 1930. Insectos del Museo de Paris (5è série). *Broteria Zool.*, 24 : 5-24.
- Navàs L., 1931. Insectes du Congo Belge. (Série VI). *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 21 (2) : 123-144.
- Navàs L., 1933. Insectos de Madagascar. Primera serie. *Rev. Acad. Cien. exact. Fis.-Quim. nat. Zaragoza*, 17 : 49-76.
- Navàs L., 1934. Insectos de Madagascar. *Rev. Acad. Cien. exact. Fis.-Quim. nat. Zaragoza*, 18 : 42-74.
- Neboiss A., 1978. Atriplectididae, a new caddisfly family (Trichoptera : Atriplectididae). Pages 67-73 in M. I. Crichton (ed.), Proceedings of the 2nd International Symposium on Trichoptera. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- Neboiss A., 1986. Atlas of Trichoptera of the SW Pacific - Australian region. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- Neboiss A. et Wells A., 1997. Australian *Triaenodes* species : an overview. Pages 373-378 in R. W. Holzenthal and O. S. Flint (eds.), Proceedings of the 8th International Symposium on Trichoptera. Ohio Biological Survey, Columbus.
- Nielsen A., 1957. A comparative study of the genital segments and their appendages in male Trichoptera. *Biol. Skr. K. Dan. Vidensk. Selsk.*, 8 (5) : 1-159.
- Novak K., 1981. Trichoptera distribution pattern differences found by sweeping, beating and light traps at three southern Bohemian sites. *Series Entomol.*, 20 : 281-284.
- Oloff W. D., 1960. Hydrobiological studies on the Tugela Rivers System. Part 1 : the main Tugela River. *Hydrobiologia*, 14 (3-4) : 281-385.
- Oloff W. D., 1963. Hydrobiological studies on the Tugela Rivers System. Part III : The Buffalo River. *Hydrobiologia*, 21 : 355-379.
- Oloff W. D. et King J. L., 1964. Hydrobiological studies on the Tugela Rivers System. Part IV : The Mooi River. *Hydrobiologia*, 24 : 567-583.
- Ourisson G., 1998. Sciences dures et modes souples. *Le Monde*, ed. du 21 octobre, 16-17.

- Osman R. W., 1977. The establishment and development of a marine epifaunal community. *Ecol. Monogr.*, 47 : 37-63.
- Pashley D. P., McPheron B. A. et Zimmer E. A., 1993. Systematics of holometabolous insect orders based on 18S ribosomal RNA. *Mol. Phyl. Evol.*, 2 : 132-142.
- Paulian R., 1975. La position de Madagascar dans le double problème du peuplement animal et des translations continentales. Pages 57 à 70 in Monod T. (ed.) : Biogéographie et liaisons intercontinentales au cours du Mésozoïque. Editions du Museum national d'Histoire Naturelle, Paris.
- Paulian R., 1995. Discours d'ouverture des journées ORSTOM à l'Académie malgache. Pages 14 à 16 in : *Bulletin de l'Académie nationale malgache, numéro spécial du 50ième anniversaire de l'ORSTOM*. Antananarivo, Madagascar.
- Paulian R., 1996. Réflexions sur la Zoogéographie de Madagascar. Pages 219 à 230 in Lourenço W. (ed.), Biogéographie de Madagascar. Editions de l'ORSTOM, Paris.
- Paulian R., Blanc C., Guillaumet J.-L., Betsch J.-M., Grivaud P. et Peyrieras A., 1973. Etude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. II. Les chaînes Anosyiennes. Géomorphologie, climatologie et groupements végétaux. (Campagne RCP 225, 1971-1972). *Bull. Mus. n. Hist. Nat.*, Ecologie générale 1, série 3, 118 : 1-40.
- Peterjohn W. T. et Correll D. L., 1984. Nutrient dynamics in an agricultural watershed : observation on the role of a riparian forest. *Ecology* 65 : 1466-1475.
- Peters J.G., Peters W.L. et Flink T.J., 1987. Seasonal synchronization of emergence in *Dolania americana* (Ephemeroptera, Behningiidae). *Can. J. Zool.*, 65 (12) : 3177-3188.
- Philippon B., 1977. Etude de la transmission d'*Onchocerca volvulus* (Leukart, 1893) (Nematoda, Onchocercidae) par *Simulium damnosum* Théobald, 1903 (Diptera, Simuliidae) en Afrique tropicale. *Travaux et documents de l'ORSTOM*, n° 63. ORSTOM, Paris.
- Pimm S.L., Russel G.J., Gittleman J.L. et Brooks T.M., 1995. The future of Biodiversity. *Science*, 269 : 347-350.
- Quillévéré D., Gouzy M., Séchan Y. et Pendriez B., 1976. Etude du complexe *Simulium damnosum* en Afrique de l'Ouest. IV - Analyse de l'eau des gîtes larvaires en saison sèche. *Cah. ORSTOM, ser. Ent. med. et Parasitol.*, 14 (4) : 315-330.

- Quillévéré D., Gouzy M., Séchan Y. et Pendriez B., 1977. Etude du complexe *Simulium damnosum* en Afrique de l'Ouest. VI - Analyse de l'eau des gîtes larvaires en saison des pluies : comparaison avec la saison sèche. *Cah. ORSTOM, ser. Ent. med. et Parasitol.*, 15 (3) : 195-207.
- Quillévéré D. et Pendriez B., 1975. Etude du complexe *Simulium damnosum* en Afrique de l'Ouest. II - Répartition géographique des cytotypes en Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, ser. Ent. med. et Parasitol.*, 13 (3) : 165-172.
- Quillévéré D., 1979. Contribution à l'étude des caractéristiques taxonomiques, bioécologiques et vectrices des membres du complexe *Simulium damnosum* présents en Côte d'Ivoire. *Trav. et Doc. ORSTOM*, n° 109, ORSTOM, Paris.
- Quillévéré D., Guillet P. et Séchan Y., 1981. La répartition géographique des espèces du complexe *Simulium damnosum* dans la zone du projet Sénégal. *Cah. ORSTOM, ser. Ent. méd. et Parasitol.*, 19 (4), 303-309.
- Rabinowitz P. D., Coffin M. F. et Falvey D., 1983. The separation of Madagascar and Africa. *Science*, 220 : 67-69.
- Rage J.-C., 1995. La Thethys et les dispersions transthéthysiennes par voie terrestre. *Biogeographica*, 71 : 109-126.
- Rage J.-C., 1996. Le peuplement animal de Madagascar : une composante venue de Laurasie est-elle envisageable ? Pages 27 à 35, in W.R. Lourenço (ed.), *Biogéographie de Madagascar*. Editions de l'Orstom, Paris.
- Rage J.-C. et Jaeger J. J., 1995. The sinking Indian raft : a response to Thewissen and McKenna. *Syst. Biol.*, 44 : 260-265.
- Rakoto-Ramiarantsoa H., 1991. La dynamique des paysages sur les hautes terres centrales malgaches et leur bordure orientale. Thèse de doctorat, Géographie, Université de Paris-X.
- Rakotondrazafy T., 1992. Dynamique des environnements quaternaires de Madagascar par l'étude sédimentologique, l'analyse palynologique et la diatomologie de quelques bassins lacustres. Thèse de Doctorat de 3eme Cycle, Université d'Antananarivo.
- Rambur J.P., 1842. Histoire naturelle des Insectes Névroptères. *Odonatologica*, 12 : 1-291.
- Randriamasimanana D. et Gibon F.-M., 1998a. Biodiversité aquatique de Madagascar. 20 : Description et répartition de trois nouveaux *Oecetis* appartenant au groupe *Testacea* (Trichoptera, Leptoceridae). *Revue française d'Entomologie (N.S.)* 20 (1-2) : 33 - 40.

- Randriamasimanana D. et Gibon F.-M., 1998b. Biodiversité aquatique de Madagascar. 25 : Description et répartition de s9 nouveaux *Oecetis* appartenant au groupe *Lais* (Trichoptera, Leptoceridae). *Revue française d'Entomologie* (N.S.) 20 (4) : 145 - 155.
- Randriamasimanana D. et Gibon F.-M., 1999. Biodiversité aquatique de Madagascar. 27 : Les *Oecetis* appartenant aux nouveaux groupes *Oliae* et *Marojejyensis* (Trichoptera, Leptoceridae). *Revue française d'Entomologie* (N.S.) 21 (1) : 15 - 24.
- Randriamasimanana D. et Gibon F.-M., 2000. Nouveaux *Oecetis* malgaches (Trichoptera, Leptoceridae). *Revue fr. Ent.*, (N.S.), 22 (1) : 43-56.
- Randriamasimanana D. et Gibon F.-M., sous presse. Le genre *Setodes* à Madagascar. *Annls. Limnol.*
- Raybould J. N. et White G. B., 1979. The distribution, bionomics and control of onchocerciasis vectors (Diptera, Simuliidae) in Eastern Africa and the Yemen. *Tropical Medicine and Parasitology*, 30 : 505-547.
- Resh V. H., 1976. The biology and immature stages of the caddisflies genus *Ceraclea* in eastern North America (Trichoptera, Leptoceridae). *Ann. Ent. Soc. Am.*, 69 (6) : 1039-1061.
- Resh V. H., Brown A. V., Covich A. P., Gurtz M. E., Li H. W., Minshall G. W., Reice S. R., Sheldon A. L., Wallace J. B. et Wissmar R. C., 1988. The role of disturbance theory in stream ecology. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 7 : 433-455.
- Resh V. H., Haag K. H. et Neff S. E., 1975. Community structure and Diversity of Caddisflies Adults from the Salt River, Kentucky. *Environmental Entomology*, 4 (2) : 241-253.
- Resh V. H., Hildrew A. G., Statzner B. et Townsend C. R., 1994. Theoretical habitat templets, species traits and species richness : a synthesis of long-term ecological research on the Upper Rhône River in the context of currently developed ecological theory. *Freshwater Biol.*, 31 : 539-554.
- Resh V. H. et Unzicker J. D., 1975. Water quality monitoring and the importance of the species level. *J. Wat. Pollut. Control Fed.*, 47 (1) : 9-19.
- Reed J. L., Campbell I. C et Bailey P. C. E., 1994. The relationship between invertebrate assemblages and available food at forest and pasture sites in three southwestern Australian streams. *Freshw. Biol.*, 32 : 641-650.
- Rind D. et Peteet D., 1985. Terrestrial conditions at the Last Glacial Maximum and CLIMAP sea-surface temperature estimates : Are they consistent ? *Quat. Res.*, 24 : 1-22.

- Robak S. S., 1965. Environmental requirements of Trichoptera. In *Biological problems in water pollution*. C. M. Tarzwell (ed.) U. S. Dept of Health, Educ. and Welfare, Sanitary Engineering Center, Cincinnati, Ohio.
- Ross H. H., 1944. The Caddisflies, or Trichoptera, of Illinois. *Bull. Ill. Nat. Hist. Surv.*, 23 (1) : 1-326.
- Ross H. H., 1956. Evolution and Classification of the mountain Caddisflies. University of Illinois Press, Urbana.
- Ross H. H., 1963. Stream communities and terrestrial biomes. *Arch. Hydrobiol.*, 59 : 235-242.
- Ross H. H., 1967. The evolution and past dispersal of the Trichoptera. *Ann. Rev. Entomol.*, 12 : 169-206.
- Ross H.H. et Kingsolver J. M., 1959. The Madagascan fauna of *Dipseudopsis* with speculations about the phylogeny and dispersal of the genus (Trichoptera). *Mém. inst. sci. Madagascar*, 11 : 104-128.
- Roux C., Tachet H., Bournaud M. et Cellot B., 1992. Stream continuum and metabolic rate in the larvae of five species of *Hydropsyche* (Trichoptera). *Ecography*, 15 : 70-76.
- Rundle S. D., Lloyd E. C. et Ormerod S. J., 1992. The effect of riparian management and physicochemistry on macroinvertebrate feeding guilds and community structure in Upland British streams. *Aquat. Conserv.*, 2 (4) : 309-324.
- Samways M. J., 1994. Insect Conservation Biology. Ed. Chapman and Hall.
- Sartori M., Gattolliat J.-L., Oliarinony R. et Elouard J.-M., 2000. Biogeography of Malagasy Mayflies (Insecta, Ephemeroptera) : preliminary results. Pages 307-317 in W. R. Lourenço & S. M. Goodman (eds) : Diversité et Endemisme à Madagascar. Mémoires de la Société de Biogéographie, Museum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Schatz G. E., 1996. Malagasy / Indo-Australo-Malesian Phylogeographic connections. Pages 73 à 83, in *Biogéographie de Madagascar*, ed. Orstom, Paris.
- Schmid F., 1980. Les Insectes et Arachnides du Canada, X : Genera des Trichoptères du Canada. Department of Agriculture, Ottawa, Canada.
- Schmid F., 1987. Considérations diverses sur quelques genres leptocerins (Trichoptera, Leptoceridae). *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. Entomologie*, 57 : 1-147.
- Schmid F., 1989. Les Hydrobiosides (Trichoptera, Annulipalpia). *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. Entomologie*, 59 : 1-154.
- Schmid F., 1993. Un nouveau genre leptocérin dravidien (Trichoptera, Leptoceridae). *Faberies*, 18 (3) : 74-77.



- Schmid F., 1995a. Les *Oecetis* du groupe d'*eburnea* en Inde (Trichoptera, Leptoceridae). *Faberies*, 20 (2) : 41-56.
- Schmid F., 1995b. Les *Oecetis* du groupe de *testacea* en Inde (Trichoptera, Leptoceridae). *Faberies*, 20 (2) : 57-78.
- Schmid F., 1995c. Le genre *Oecetis* en Inde (Trichoptera, Leptoceridae). *Faberies*, 20 (4) : 113-151.
- Schoener T. W., 1986. Mechanistic approaches to community ecology : a new reductionism? *Am. Zool.*, 26 : 81-206.
- Schorscher J., 1992. Ecologie des prédateurs des stades préimaginaux de *Simulium damnosum* Théobald, vecteur de l'onchocercose en Afrique de l'Ouest : dynamique des relations prédateurs-proies et des peuplements. Thèse, université de Paris-Sud.
- Schwartz H. I., 1969. Hydrologic aspects of Limnology in South Africa. *Hydrobiologia*, 34 : 14-28.
- Schwartz H. I. et Pullen R. A., 1966. A guide to the estimation of sediment yield in South Africa. *Trans. S. Afr. Inst. Engrs.*, 8 : 343-346.
- Scott K. M. F., 1985. Order Trichoptera (caddisflies). Pages 327-340 in C. H. Scholtz & E. Holms (eds), *Insects of Southern Africa*. Butterworths, Durban, Republic of South Africa.
- Scott K. M. F. et Moor F. C. de, 1993. Three recently erected Trichoptera families from South Africa, the Hydrosalpingidae, Petrothrincidae and Barbarochthonidae (Integripalpia : Sericostomatoidea). With a cladistic analysis of the character states in the twelve families here considered as belonging to the Sericostomatoidea. *Annals of the Cape Provincial Museum (Natural History)*, 18 : 293-354.
- Ségoufin J., 1978. Anomalies magnétiques mésozoïques dans le bassin de Mozambique. *C. R. Acad. Sci.*, 287 (D) : 109-112.
- Ségoufin J. et Patriat P., 1981. Reconstitution de l'océan indien occidental pour les époques des anomalies M21, M22 et M34. Paléopositions de Madagascar. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, (7), 23 : 603-607.
- Shapas T. J. et Hilsenhoff W. L., 1976. Feeding habits of Wisconsin's predominant lotic Plecoptera, Ephemeroptera and Trichoptera. *Great Lakes Ent.*, 9 : 175-188.
- Silsbee D. G. et Larson G. L., 1983. A comparison of streams in logged and unlogged areas of Great Smoky Mountains National Parks. *Hydrobiologia*, 102 : 99-111.

- Snellen R. K. et Stewart K. W., 1979. The life cycle and drumming behaviour of *Zealeuctra classeni* (Frison) and *Zealeuctra hitei* Ricker and Ross (Plecoptera : Lectridae) in Texas, USA. *Aquat. Insects*, 1 : 65-89.
- Soulé M. E., 1986. Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity. Ed. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Sokal R. R. et Michener C.D., 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 38 : 1409-1438.
- Sokal R. R. et Crovello T. J., 1970. The biological species concept : a critical evaluation. *Am. Naturalist*, 104 : 127-153.
- Spieth T. H., 1938. Studies of the biology of the Ephemeroptera. I. Coloration and its relation to seasonal emergence. *Canad. Ent.*, 70 : 102-137.
- Stanford J. A. et Ward J. V., 1983. Insect species diversity as a function of environmental variability and disturbance in stream systems. Pages 265 à 278 in *Stream Ecology*, Barnes J. R. et Minshall G. W. (eds), Plenum Press, New-York.
- Statzner B., 1974. Funktionsmorphologische studien am genitalapparat von drei neuen *Cheumatopsyche*-arten (Trichoptera, Hydropsychidae). *Zool. Anz.*, 5-6 : 382-398
- Statzner B., 1975. Zur Longitudinalzonierung eines zentralafrikanischen Fliessgewässersystems unter besonderer Berücksichtigung der Köcherfliegen (Trichoptera, Insecta). *Arch. Hydrobiol.*, 78 : 102-137.
- Statzner B., 1981. A progress report on Hydropsychidae from the Ivory Coast : Characters for the specific identification of larvae and population dynamics of four abundant species. Pages 329-335 in G. Moretti (ed.), *Proceedings of the 3rd International Symposium on Trichoptera*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague..
- Statzner B., 1982. Population dynamics of Hydropsychidae (Insecta, Trichoptera) in the N'Zi River (Ivory Coast), a temporary stream partly treated with the insecticide Chlorphoxim. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 : 157-176.
- 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.
- Statzner B., 1997. Complexity of theoretical concepts in ecology and predictive power : patterns observed in stream organisms. Pages 211 à 218 in Landolt P. & Sartori M. (eds.), *Ephemeroptera and Plecoptera : Biology-Ecology-Systematics*. MTL, Fribourg, Suisse.

- Statzner B. et Bittner A., 1983. Nature and causes of migrations of *Gammarus fossarum* Koch (Amphipoda) - a field study using a light intensifier for the detection of nocturnal activities. *Crustaceana suppl.*, 44 : 271-291.
- Statzner B. et Gibon F.-M., 1984. Keys to adult and immature Macronemetinae (Insecta, Trichoptera) from the Ivory Coast (West Africa) with notes on their taxonomy and distribution. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (2), 129-151.
- Statzner B. et Higler B., 1985. Questions and comments on the River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 42 : 1038-1044.
- Statzner B. et Higler B., 1986. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation pattern. *Freshwater Biol.*, 16 : 127-139.
- Statzner B. et Mogel R., 1984. No relationship between the substrate surface densities and drift of the stream caddisfly *Micrasema longulum* (Brachycentridae, Trichoptera). Pages 383 à 388 in Morse J. C. (ed.) : Proc. of the 4th. Int. Symp. on Trichoptera. Dr W. Junk Publishers, The Hague, Pays-Bas.
- Steenis C. G. G. J. van, 1962. The land-bridge theory in botany. *Blumea*, 11 : 235-372.
- Steinmann P., 1907. Die Tierwelt des Gebirgsbäche, eine faunistisch-biologische Studie. *Ann. Biol. lacustre*, 2 : 30-164.
- Stephens J. F., 1829. The nomenclature of British insects. Baldwin and Cradock, London.
- Stoltze M., 1989. The Afrotropical caddisfly family Pisuliidae. Systematics, zoogeography and biology (Trichoptera : Pisuliidae). *Steenstrupia*, 15 (1) : 1-49.
- Strahler H. N., 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Am. Geophysical Union Trans.*, 33 : 913-920.
- Straka H., 1996. Histoire de la végétation de Madagascar oriental dans les derniers 100 millénaires. Pages 37 à 47, in Biogéographie de Madagascar, ed. Orstom, Paris.
- Sukatsheva I. D., 1991. Historical development of Trichoptera. Pages 441-445 in C. Tomaszewski (ed.), Proceedings of the 6th International Symposium on Trichoptera. Adam Mckiewicz University Press, Cracovie, Pologne.
- Tate C. M. et Heiny J. S., 1995. The ordination of benthic invertebrate communities in the South Platte River basin in relation to environmental factors. *Freshw. Biol.*, 33 : 439-454.
- Taquet P., 1982. Une connexion continentale entre Afrique et Madagascar au Crétacé supérieur : données géologiques et paléontologiques. *Géobios*, 6 : 386-391.
- Taylor D. L., 1973. Some ecological implications of forest fire control in Yellowstone National Park, Wyoming. *Ecology*, 54 : 1394-1396.

- Thienemann A., 1936. Alpine Chironomiden (Ergebnisse von Untersuchungen in der Gegend von Garmish-Partenkirchen). *Arch. Hydrobiol.*, 30 : 167-262.
- Tillyard R. J., 1935. The evolution of the scorpion-flies and their derivatives (order Mecoptera). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 28 : 1-45.
- Tjonneland A., 1960. The flight activity of mayflies as expressed in some East African species. *Univ. Bergen. Arb. naturv. R.*, 1 : 1-66.
- Townsend C. R., 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 8 : 36-50.
- Townsend C. R. et Hildrew A. G., 1976. Field experiments on the drifting colonization and continuous redistribution of stream benthos. *J. Anim. Ecol.*, 45 : 759-772.
- Townsend C. R. et Hildrew A. G., 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwat. Biol.*, 31 : 265-275.
- Ulfstrand S., 1968. Life cycles of benthic insects in Lapland streams (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera Simuliidae). *Oikos*, 19 : 167-190.
- Ulmer G., 1907. Trichopteren. *Collections Zoologiques du Baron Edm. de Selys Longchamps.*, 6 (2) : 1-121.
- Usseglio-Polatera P. et Auda Y., 1987. Influence des facteurs météorologiques sur les résultats de piégeages lumineux. *Annl. Limnol.*, 23 (1) : 65-79.
- Usseglio-Polatera P. et Bournaud M., 1989. Trichoptera and Ephemeroptera as indicators of environmental changes of the Rhône River at Lyon over the last twenty-five years. *Regulated Rivers Research & Management*, 4 : 249-262.
- Vaillant F., 1953. Deux Trichoptères nouveaux du Sahara Central. *Bull. Soc. Zool. France*, 78 : 149-157.
- Vajime C. et Quillévére D., 1978. The distribution of the *Simulium damnosum* complex in West Africa with particular reference to the Onchocerciasis Control Programme area. *Tropical Medicine and Parasitology*, 29 : 473-482.
- Vannote R. L., Minshall G.W., Cummins K. W., Sedell J.R. et Cushing C. E., 1980. The River Continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 37, 130-137.
- Vérin P. 1990. Madagascar. Editions Karthala, Paris.
- Verneaux J., 1976. Biotypologie de l'écosystème "eau courante". La structure biotypologique. *C.R. Acad. Sc. Paris, série D.*, 283, 1663-1666.
- Vivien F.-D., 2000. Quel prix accorder à la biodiversité ? *La Recherche*, 333 : 88-91.
- Walker F., 1852. Catalogue of the specimens of Neuropterous Insects in the Collection of the British Museum. Part 1 : 1-135.

- Wallace J. B., 1975. Food partitioning in net spinning Trichoptera larvae : *Hydropsyche venularis*, *Cheumatopsyche etrona*, and *Macronema zebatum* (Hydropsychidae). *Ann. Ent. Soc. Am.*, 68 (3) : 463-472.
- Wallace J.-B. et Gurtz M. E., 1986. Response of Baetis mayflies (Ephemeroptera) to catchment logging. *Am. Middle. Nat.*, 115 : 25-41.
- Wallace J. B. et Malas D., 1976. The fine structure of capture nets of larval Philopotamidae (Trichoptera), with special emphasis on *Dolophilodes distinctus*. *Can. J. Zool.*, 54 (10) : 1788-1802.
- Walsh J. F., Molyneux D. H. et Birley M. H., 1993. Deforestation : effects on vector-borne disease. *Parasitology*, 106 : 55-75.
- Ward J. H., 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective fonction. *Journal of the American statistical Association*, 58 : 238-244.
- Ward J. V. et Dufford R. G., 1979. Longitudianl and seasonal distribution of macroinvertebrates and epilithic algae in a Colorado springbrook-pond system. *Arch. Hydrobiol.*, 86 : 284-321.
- Ward J. V. et Stanford R. A., 1982. The intermediate disturbance hypothesis : an explanation for biotic diversity patterns in lotic ecosystems. Pages 347 à 356 in T. D. Fontaine et S. M. Bartell (eds.), *Proc. Symp. Dynamics of Lotic Ecosystems*, Augusta.
- Ward J. V. et Stanford R. A., 1982b. Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 27 : 97-117.
- Washington H.G., 1984. Diversity, biotic and similarity indices. A review with special relevance to aquatic ecosystems. *Water Research*, 18 : 653-694.
- Wasson J.-G., 1989. Eléments pour une typologie fonctionnelle des eaux courantes : 1. Revue critique de quelques approches existantes. *Bull. Ecol.*, 20 (2), 109-127.
- Weaver J. S. III, 1997. A new genus of Petrothrincidae (Trichoptera) from Madagascar with specialized modifications in the female terminalia for carrying the eggmass. Pages 467-474 in R. W. Holzenthal and O. S. Flint (eds.), *Proceedings of the 8th International Symposium on Trichoptera*. Ohio Biological Survey, Columbus.
- Weaver J. S. III et Morse J. C., 1986. Evolution of feeding and case-making behavior in Trichoptera. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 5 (2) : 150-158.
- Wheeler Q. D., 1990. Insect diversity and cladistic constraints. *Annals of the Entomological Society of America*, 83 : 1031-1047.

- White F., 1986. La végétation de l'Afrique. Mémoire accompagnant la carte de végétation de l'Afrique UNESCO / AETFAT / UNSO, coédition ORSTOM / UNESCO.
- Wiggins G. B., 1966. The critical problem of Systematics in Stream Ecology. In Organism-Substrate relationships in streams, K. W. Cummins (ed.), Pymatuning Symposia in Ecology, spec. Publ. n°4, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburg.
- Wiggins G. B., 1973. A contribution to the biology of caddisflies (Trichoptera) in temporary pools. *Life Sci. Contr. Roy. Ont. Mus.*, 94 : 102-137.
- Wiggins G. B., 1977. Larvae of the North American Caddisfly Genera (Trichoptera). University of Toronto Press, Toronto, Canada.
- Wiggins G. B., 1978. Trichoptera. Pages 271 à 311 in R. W. Merritt & K. W. Kimmins (eds), An Introduction to the Aquatic Insects of North America, Kendall-Hunt, Dubuque.
- Wiggins G. B. et Mackay R. J., 1978. Some relationships between systematics and trophic ecology in Nearctic aquatic insects, with special reference to Trichoptera. *Ecology*, 59 : 1211-1220.
- Wiggins G. B., Mackay R. J. et Smith I. M., 1980. Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, 58 : 97-206.
- Wilson E. O., 1988. Biodiversity. National Academy Press, Washington D.C.
- Winterbourn M. J., Rounick J. S. et Cowie B., 1981. Are New Zealand stream ecosystems really different ? *New Zealand J. Mar. Freshwater Res.*, 15, 321-328.
- Wright J.F., Moss D., Armitage P. D. et Furse M. T., 1984. A preliminary classification of running-water sites in Great Britain based on macro-invertebrate species and the prediction of community type using environmental data. *Freshwater Biol.*, 14 : 221-256.
- Yameogo L., Elouard J.-M. and Simier M., 1991. Typologies des entomocénoses benthiques soumises à des épandages d'insecticides antisimuliidiens. *Arch. Hydrobiol.*, 123 (1) : 11-127.
- Yameogo L., Lévêque C., Traore K. et Fairhurst C.P., 1988. Dix ans de surveillance de la faune aquatique des rivières d'Afrique de l'Ouest traitées contre les Simulies (Diptera, Simuliidae), agents vecteurs de l'Onchocercose humaine. *Naturaliste Can. (Rev. Ecol. Syst.)*, 115 : 287-298.

- Yodzis P., 1986. Competition mortality and community structure. pp 480-491, in J. M. Diamond et Case T. J. (eds) : Community Ecology. Harper and Row, New York.
- Yule C.M. et Pearson R.G., 1996. Aseasonality of benthic invertebrates in a tropical stream on Bougainville Island, Papua New Guinea. *Arch. Hydrobiol.*, 137 : 95-117.
- Zwick P., 1969. Beitrag zur Kenntnis der Plecopterenfauna der Fulda und ihres Einzugsgebietes in der Rhön und dem Vogelsberg. *Beiträge Naturkunde Osthessen*, 1 : 65-75.
- Zwick P., 1982. Das mittelsmeergebiet als glaziales Refugium für Plecoptera. *Acta Entomol. Jugoslavica*, 17 : 107-111.
- Zwick P., 1992. Stream habitat fragmentation - a threat to biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 1 : 80-97.





# Résumé



**Mots-clés** : Hydrosystèmes, Eaux continentales, Biogéographie, Ecologie, Trichoptères, Afrique, Madagascar.

De 1975 à 1990, en Afrique occidentale, les hydrobiologistes de l'Orstom ont organisé et mis en oeuvre pour l'Organisation mondiale de la santé, un programme d'étude de l'impact des épandages d'insecticides antismulidiens sur les biocénoses aquatiques. Vu le faible niveau des connaissances taxinomiques, la majorité des opérations entomologiques ont été réalisées en utilisant une identification au niveau de la famille ou de la tribu. Les recherches zoologiques entreprises dès le début des années 1980, et poursuivies depuis de cette date, ont permis l'identification au niveau spécifique d'importantes collections réalisées au cours de ces opérations. Nous disposons maintenant d'une base de données concernant la distribution de cent quarante deux espèces de Trichoptères sur cent vingt six stations réparties sur les principaux bassins hydrographiques de la région (Senegal, Niger, Konkoure, Kolente, Cavally, Sassandra, Bandama, Comoe, Volta et Mono).

Au début des années 90, seules cinquante deux espèces de Trichoptères étaient connues de Madagascar. Depuis lors, un projet intitulé « Biotypologie et Biodiversité des eaux continentales malgaches », mené en coopération par l'ORSTOM et le CNRE (Centre National de Recherches sur l'Environnement, Antananarivo) a permis la réalisation d'un inventaire biologique des Trichoptères des eaux continentales malgaches. Dans le cadre de la redéfinition de la politique malgache de conservation de la biodiversité et de gestion des aires protégées, l'objectif de ce travail était de comprendre certains aspects de la biologie de ces organismes d'eau courante en relation avec leur répartition géographique (taxinomie, écologie, facteurs biotiques et abiotiques déterminant leur répartition géographique etc.). Nous disposons maintenant d'une base de données concernant la distribution de cinq cent espèces de Trichoptères sur plus de quatre cent stations réparties dans les principales régions écologiques de la Grande île.

A partir de ces deux bases de données, nous avons recherché une biotypologie des milieux lotiques, c'est dire la définition d'un ensemble de zones où les peuplements sont relativement homogènes. Dans une seconde étape, nous avons recherché quelques descripteurs écologiques simples permettant de prévoir ces zones. En Afrique occidentale, la zone étudiée est un continuum zoologique où nous observons des modifications graduelles plutôt que des discontinuités bien marquées. Les espèces sont réparties sur les divers hydrosystèmes en fonction de l'altitude et du biome. Si l'effet altitudinal est classique, la mise en évidence d'une transition faunistique parallèle à

l'évolution de la végétation (depuis les forêts humides de la côte aux steppes sahéliennes) est un résultat atypique qui diverge des modèles de zonation longitudinale observés dans les régions tempérées.

A Madagascar, le phénomène principal est l'existence d'une frontière faunistique nette entre les cours d'eau situés dans les forêts humides primaires et ceux des milieux ouverts et des formations secondaires. La déforestation se traduit par des modifications faunistiques fondamentales. En forêt, l'endémisme local est très élevé, une structure longitudinale apparaît, mais est rapidement effacée par les conséquences de la déforestation. En dehors des forêts humides primaires, l'altitude est le principal facteur de différenciation des peuplements ; nous mettons également en évidence quelques zones refuges que l'on peut expliquer par le caractère récent des modifications écologiques globales des bassins versants.

En Afrique occidentale, la déforestation est un phénomène ancien d'origine climatique et la situation que nous observons est un gigantesque écotone. A Madagascar, où la déforestation est plus récente et d'origine surtout anthropique, nous observons le contraste entre une faune forestière, riche, diverse et structurée longitudinalement et celle des formations végétales ouvertes ou secondaires, qui est plus homogène mais enrichie par les reliques d'une situation antérieure. En 1975, Hynes déclarait « the valley governs the streams », les exemples exposés ici nous montrent qu'elle détermine également la composition de la faune lotique.

# Summary



**Key-words** : Freshwaters, Biogéography, Ecology, Trichoptera, caddisflies, Africa, Madagascar.

From 1975 to 1990, in western Africa, an ORSTOM hydrobiological team set up the system for measuring and monitoring environmental impact of the repeated insecticide applications of the Onchocerciasis Control Programm. The team did a great deal of basic work on ecology and fauna, defined and standardised methods for the hydrobiological surveillance of the stream network. Due to the low level of the zoological knowledge, most of these researches were achieved at the family level. Since then, the progresses of the taxonomy enable us to build a database establishing the presence of hundred and forty two Trichoptera species on hundred and twenty six sites distributed on most of the West-African water systems (Senegal, Niger, Konkoure, Kolente, Cavally, Sassandra, Bandama, Comoe, Volta and Mono).

At the beginning of the 1990s, only fifty two species of caddisflies were known in Madagascar. Since then, a project entitled « Biotypology and biodiversity of the malagasy freshwaters », jointly run by ORSTOM and CNRE (Centre national de Recherches sur l'Environnement) has been actively studying the freshwaters fauna of Madagascar. The aim of this work is to understand certain aspects of freshwater organisms living in the river and stream systems of the island, including taxonomy, ecology, distribution, and biotic and abiotic aspects that are related to their biogeography. Trichoptera, that appear to be good indicators of certain environmental conditions and are easy to collect, were chosen for detailed studies. We have now obtained sufficient collections (404 study-sites) and distributional informations to present a synthesis of these results.

This study is an analysis of these two databases. It strikes out the main lines of the Trichoptera distribution in Western Africa. This area is a zoological continuum, where we observe gradual modifications rather than marked discontinuities. The species are geographically distributed in the different water systems depending mainly on elevation and biome. The altitude effect is classic, but the biome effect (the translation from the vegetation gradient to the faunistic evolution) is quite unusual and differs from the longitudinal models observed in the temperate zones.

In Madagascar, the main result is the existence of two faunistic assemblages : the first is restricted to the original primary rainforests, the second colonizes the open areas, the secondary formations and the main streams ; deforestation is followed by extreme faunistic changes. In forest, local endemism is very high ; a longitudinal species distribution model seems to appear, but is quickly erased by the

consequences of the deforestation. In the open or secondary ecosystems, we observe a structure determined by the altitude. We also suspect the existence of a species community inhabiting open ecosystems at low elevation, but requiring clear waters associated with weakly perturbed areas.

If in West Africa, where the deforestation is climatic and ancient, we observe an ecotone, in Madagascar, where the deforestation is mainly anthropic and recent, we observe the contrast between the forest fauna, which was rich, diverse and strongly structured, and the open ecosystem fauna more homogeneous but enlarged by the last remnants of a former order. In 1975, Hynes wrote « the valley governs the streams ». We demonstrate, in these exemples, that it also imposes the lotic fauna to the rivers.







Institut de recherche  
pour le développement

non numérisé

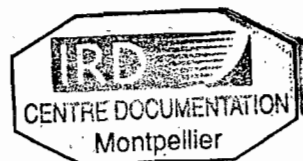
Centre  
de  
Montpellier

BIOTYPOLOGIE  
DES HYDROSYSTÈMES  
TROPICAUX  
EXEMPLES CHEZ LES TRICHOPTÈRES  
AFRICAINS ET MALGACHES

2-ILLUSTRATIONS

François-Marie GIBON

034  
BIDINV04  
GIB



22 MARS 2002





Les opinions exprimées dans ce document  
n'engagent que la responsabilité de leurs auteurs



La rédaction de ce document a débuté au laboratoire d'Hydrologie de l'IRD à Montpellier, et s'est achevée au laboratoire de Biogéographie de l'université Paul Valéry. Il est fondé sur des travaux de terrain et de microscopie menés, en Afrique occidentale, au cours d'une longue coopération avec l'OMS dans le cadre du programme de lutte contre l'onchocercose, puis à Madagascar, dans le cadre du programme « Biodiversité et biotypologie des eaux continentales malgaches », en coopération avec le Centre national de recherches sur l'environnement (Antananarivo). Il a fait l'objet d'une thèse soutenue le 9 avril 2001 à l'École nationale supérieure agronomique de Montpellier (biologie de l'évolution et écologie).



Document IRD Montpellier, 2001

François-Marie GIBON

BIOTYPOLOGIE  
DES HYDROSYSTÈMES  
TROPICAUX

EXEMPLES CHEZ LES TRICHOPTÈRES  
AFRICAINS ET MALGACHES

**2-ILLUSTRATIONS**

Montpellier  
2001



# **Liste des tableaux et figures**





## Chapitre II : Les Trichoptères. Présentation générale

### Figures

- 2-1 : Bakoye (Mali) à Kokofata. Evolution au cours d'un cycle hydrologique des captures au piège lumineux (effectif moyen, richesse spécifique et répartition dans les principales familles).
- 2-2 : Bakoye (Mali) à Kokofata. Evolution au cours d'un cycle hydrologique des captures au piège lumineux (genres *Cheumatopsyche*, *Chimarra* et principaux Oestropsinae).
- 2-3 : Bakoye (Mali) à Kokofata. Evolution au cours d'un cycle hydrologique des captures au piège lumineux (principales espèces de Leptoceridae).
- 2-4 : Evolution, au cours d'une nuit de piégeage, du nombre d'individus capturés et de la richesse spécifique (Côte d'Ivoire).
- 2-5 : Evolution, au cours d'une nuit de piégeage (Bandama aux chutes Gauthier, 15/01/1982) des effectifs d'*Ecnomus ulmeri* et de *Dipseudopsis njala*.

## Chapitre IV : Matériel et méthodes

### Figure

- 3-1 : Exemples de cartes réalisées avec le logiciel CartoNoé.

## Chapitre IV : Afrique occidentale

### Figures.

- 4-1 : Schéma de zonation longitudinale du bassin du Bandama (Gibon & Statzner, 1985).
- 4-2 : Répartition des Simulies de savane en Côte d'Ivoire (Quillévéré, 1979).
- 4-3 : Répartition des Simulies de forêt en Côte d'Ivoire (Quillévéré, 1979).
- 4-4 : Schéma de répartition des Hydropsychidae en Côte d'Ivoire (Statzner & Gibon, 1984).
- 4-5 : Répartition des Philopotamidae en Côte d'Ivoire (Gibon, 1985a).
- 4-6 : Carte de répartition des captures de *Cheumatopsyche sexfasciata* et de *C. lesnei* en Afrique occidentale (Gibon et al., 1994).
- 4-7 : Carte de répartition des captures de *Chimarra prodhoni* et de *C. beylaensis* en Afrique occidentale (Gibon et al., 1994).

### Tableau.

- 4-1 : Afrique occidentale, liste des espèces étudiées.

#### Figures.

- 4-8 : Carte de l'Afrique occidentale indiquant le réseau hydrographique, la localisation schématique des stations ainsi que les grandes zones de végétation (1 : forêts humides primaires, 2 : transition forestière et savanes guinéennes, 3 : savanes soudanaises, 4 : savanes sahéliennes, 5 : steppe saharienne.
- 4-9 : Analyse factorielle du tableau faunistique d'Afrique occidentale. Projection des espèces dans le plan formé par les axes 1 et 2.

#### Tableau.

- 4-2 : Afrique occidentale : définition des classes pour l'étude de l'altitude, de la distance de la source, de la pluviométrie et de la végétation.

#### Figures.

- 4-10 : Analyse factorielle du tableau faunistique d'Afrique occidentale. Projection des stations classées en fonction des descripteurs écologiques dans le plan 1X2.
- 4-11 : Analyse factorielle du tableau faunistique d'Afrique occidentale. Test par simulations aléatoires, altitude et distance de la source.
- 4-12 : Analyse factorielle du tableau faunistique d'Afrique occidentale. Test par simulations aléatoires, pluviométrie et végétation.
- 4-13 : Test par simulation aléatoire de l'analyse sur variables instrumentales.
- 4-14 : Comparaison des projection des espèces obtenues par l'analyse factorielle des correspondances et par l'analyse sur variables instrumentales. I : Philopotamidae et Hydropsychidae.
- 4-15 : Comparaison des projection des espèces obtenues par l'analyse factorielle des correspondances et par l'analyse sur variables instrumentales. II : Leptoceridae.
- 4-16 : Analyse factorielle du tableau des Hydropsychinae. Projection des espèces dans le plan formé par les axes 1 et 2.
- 4-17 : Analyse factorielle du tableau des Oestropsinae. Projection des espèces dans le plan formé par les axes 1 et 2.
- 4-18 : Analyse factorielle du tableau des Philopotamidae. Projection des espèces dans le plan formé par les axes 1 et 2.
- 4-19 : Analyse factorielle du tableau faunistique d'Afrique occidentale. Projection des occurrences des espèces. I : *Catoxyethira* et *Hydroptila*.
- 4-20 : Analyse factorielle du tableau faunistique d'Afrique occidentale. Projection des occurrences des espèces. II : Leptocerini (*Leptocerus*), Triaenodini (*Triaenodes*, *Adicella*), Setodini (*Hemileptocerus*, *Parasetodes*, *Setodes*, *Trichosetodes* et *Sericodes*).

- 4-21 : Analyse factorielle du tableau faunistique d'Afrique occidentale. Projection des occurrences des espèces. II : Athripsodini (*Athripsodes*, *Leptocerina*, *Ceraclea* et *Homilia*).
- 4-22 : Recherche d'éventuels effets des opérations de lutte contre l'Onchocercose.
- 4-23 : Analyse factorielle du tableau faunistique d'Afrique occidentale. Projection de quelques zonations longitudinales remarquables.

### **Chapitre V : Madagascar, présentation générale**

- 5-1 : Madagascar. Esquisse géologique (L. Ferry).
- 5-2 : Madagascar. Carte du relief (L. Ferry).
- 5-3 : Variations, sur chaque versant, de la température de l'eau à 18 heures en fonction de l'altitude.
- 5-4 : Madagascar. Pluviométrie annuelle (L. Ferry).
- 5-5 : Grandes régions climatiques malgaches.
- 5-6 : Régions bioclimatiques malgaches (carte simplifiée d'après Humbert et Cours Darne, 1965 ; Koechlin, 1962)
- 5-7 : Carte des régimes hydrologiques malgaches (d'après Aldegheri, 1962 et Chaperon et al., 1993)
- 5-8 : Principales lignes de partage des eaux utilisées au cours de cette étude. Forêts humides primaires étudiées.
- 5-9 : Carte des stations échantillonnées.
- 5-9 : Madagascar. Carte des formations végétales primaires actuelles (extrait de Du Puy & Moat, 1996).

#### Tableau.

- 5-1 : Caractéristiques des principaux bassins malgaches étudiés.

### **Chapitre VI : Résultats de l'inventaire écologique malgache**

#### Tableaux.

- 6-1 : Trichoptères, liste des espèces malgaches décrites ou recensées dans le cadre du projet « Biodiversité et Biotypologie des eaux continentales malgaches.
- 6-2 : Richesses comparées des faunes sud-africaines et malgaches (Philopotamidae).

#### Figures.

- 6-1 : Glossosomatidae. Carte et profil écologique des localités de capture.
- 6-2 : Philopotamidae : Carte des localités de captures.
- 6-3 : Philopotamidae : Profil écologique des localités de captures.

- 6-4 : Paulianodiinae (*Paulianodes*) : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-5 : Philopotaminae (*Wormaldia* et *Dolophilodes*) : Carte et profil écologique des localités de captures.

Tableau.

- 6-3 : Philopotamidae. Distribution latitudinale des espèces forestières.

Figures.

- 6-6 : *Chimarra* du groupe archaïque : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-7 : *Chimarra* du groupe des géants : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-8 : *Chimarra* du groupe *digitata*, sous-groupe AA (première partie) : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-9 : *Chimarra* du groupe *digitata*, sous-groupe AA (deuxième partie) : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-10 : *Chimarra* du groupe *digitata*, sous-groupe AN: Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-11 : *Chimarra* du groupe *digitata*, sous-groupe AF: Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-12 : *Chimarra* du groupe *digitata*, sous-groupe AP et espèces isolées (*Chimarra* sp. X, sp. D et sp. AX) : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-13 : *Chimarra* du groupe *digitata*, sous-groupe AU: Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-14 : *Chimarra* du groupe *digitata*, sous-groupe BI: Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-15 : *Chimarra* du groupe *hoogstrali* : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-16 : *Chimarra* du groupe *dybowskina* : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-17 : *Chimarra* du groupe *cereris* : Carte et profil écologique des localités de captures.

Tableau.

- 6-4 : *Chimarra* des groupes *hoogstrali*, *cereris* et *dybowskina*. Valeurs médianes, maximales et minimales de l'altitude et de la distance de la source.

## Figures.

- 6-18 : Psychomyiidae : Carte des localités de captures.
- 6-19 : Psychomyiidae : Profil écologique des localités de captures.
- 6-20 : *Lype*. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-21 : *Tinodes*. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-22 : *Paduniella*. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-23 : Polycentropodidae : Carte des localités de captures.
- 6-24 : Polycentropodidae : Profil écologique des localités de captures.
- 6-25 : *Nyctiophylax*. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-26 : *Pseudoneureclipsis*. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-27 : *Polycentropus*. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-28 : *Ecnomus*. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-29 : *Ecnomus* sp. , sp. et sp. . Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-30 : *Psychomyiellodes*. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-31 : *Psychomyiellodes* sp. , sp. et sp. . Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-32 : Hydropsychidae. Carte des localités de captures.
- 6-33 : Hydropsychidae. Profil écologique des localités de captures.
- 6-34 : *Hydropsyche*. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-35 : *Potamyia*. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-36 : *Potamyia* sp. E. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-37 : *Potamyia* sp. F. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-38 : *Cheumatopsyche*. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-39 : *Cheumatopsyche*, groupe des espèces noires. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-40 : *Cheumatopsyche* sp. C et sp. M (groupe des Hautes-Terres). Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-41 : *Cheumatopsyche* sp. L (groupe des Hautes-Terres). Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-42 : *Cheumatopsyche* sp. I et sp. V (groupe des Hautes-Terres). Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-43 : *Cheumatopsyche* sp. A, sp. E et sp. N (groupe africain). Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-44 : *Cheumatopsyche* sp. BG, sp. BH et sp. T (groupe africain). Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-45 : *Cheumatopsyche* sp. BI et sp. B (groupe africain). Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-46 : *Cheumatopsyche* sp. G, sp. J et sp. O (groupe africain). Carte et profil écologique des localités de captures.

- 6-47 : *Amphipsyche* et *Leptonema*. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-48 : *Polymorphanus* et *Aethaloptera*. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-49 : *Macrostemum adpictum*. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-50 : *Macrostemum graphicum*. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-51 : *Macrostemum marabe*, *placidum*, sp. K et sp. N. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-52 : *Macrostemum madagascariense* et espèces forestières. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-53 : Pisuliidae. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-54 : *Pisulia* sp. U et sp. V. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-55 : *Goerodes*. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-56 : *Goerodes* sp. I et sp. J. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-57 : *Goera*. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-58 : *Gyrocarisa*. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-59 : *Helicopsyche*. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-60 : *Cheimacheramus*. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-61 : *Anisocentropus*. Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-62 : Leptoceridae. Carte des localités de captures.
- 6-63 : Leptoceridae. Profil écologique des localités de captures.
- 6-64 : *Oecetis* du groupe *testacea* : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-65 : *Oecetis* du groupe *lais*: Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-66 : *Oecetis* des groupes *oliae* et *marojejyensis* : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-67 : *Oecetis* du groupe *setodellina* : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-68 : *Setodes reynae* : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-69 : *Setodes madagasca* : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-70 : *Setodes reynae* et *Setodes madagasca*, température de l'eau à 18 heures sur les sites de capture.
- 6-71 : *Setodes fabriennae* : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-72 : *Setodes heryae* et *S. orientalis* : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-73 : Genre *Parasetodes* : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-74 : Genre *Leptocerus* : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-75 : Genre *Triaenodes* : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-76 : *Triaenodes* sp. A, sp. B et sp. K : Carte et profil écologique des localités de captures.

- 6-77 : Genre *Adicella* : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-78 : Genre *Ambrea* : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-79 : Genre *Leptocerina* : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-80 : *Leptocerina* sp. CN et sp. CK : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-81 : *Leptocerina* sp. CM : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-82 : *Leptocerina* sp. A et sp. O : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-83 : Genre *Lolondrano* : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-84 : *Lolondrano* sp. AD, sp. DB et sp. BI : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-85 : Genre *Ceraclea* : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-86 : *Ceraclea* sp. CK et sp. CO : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-87 : *Ceraclea* sp. AJ et sp. G : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-88 : *Ceraclea* sp. AI et sp. I : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-89 : Genre *Athripsodes* : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-90 : *Athripsodes*, groupe J : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-91 : *Athripsodes* sp. J, sp. CU, sp. L, sp. CS et sp. BI : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-92 : *Athripsodes* sp. CQ et sp. CT : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-93 : *Athripsodes*, groupe D : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-94 : *Athripsodes* sp. D et sp. M : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-95 : *Athripsodes*, groupe B : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-96 : *Athripsodes* sp. E, sp. F et sp. BY : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-97 : *Athripsodes* sp. CV : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-98 : *Athripsodes* sp. B, sp. N et sp. CA : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-99 : *Athripsodes*, groupe F : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-100 : *Athripsodes furcifer* et sp. CX : Carte et profil écologique des localités de captures.
- 6-101 : *Athripsodes* sp. CY : Carte et profil écologique des localités de captures.



## **Chapitre VII : Analyse du peuplement de Trichoptères des hydrosystèmes malgaches.**

Tableau.

7-1 : Codes et liste des taxons utilisés pour les analyses.

Figure.

7-1 : Analyse factorielle du tableau faunistique du versant oriental. Projection des taxons dans le plan formé par les axes 1 et 2.

Tableau.

7-2 : Contributions absolues et relatives des taxons aux quatre premiers axes (versant oriental).

Figures.

7-2 : Analyse factorielle du tableau faunistique du versant oriental. Projection des stations classées en fonction de l'altitude.

7-3 : Test par simulations aléatoires, classement « altitude ».

7-4 : Analyse factorielle du tableau faunistique du versant oriental. Projection des stations classées en fonction de la distance de la source.

7-5 : Test par simulations aléatoires, classement « distance de la source ».

7-6 : Analyse factorielle du tableau faunistique du versant oriental. Projection des stations classées en fonction de la végétation.

7-7 : Test par simulations aléatoires, classement « végétation ».

7-8 : Comparaison des projections des taxons obtenues par l'analyse factorielle des correspondances (cercles) et par l'analyse sur variables instrumentales (versant oriental).

7-9 : Test par permutations aléatoires de l'analyse sur variables instrumentales (versant oriental).

7-10 : Analyse factorielle du tableau faunistique du versant oriental. Projection ordonnée des taxons sur l'axe 1.

7-11 : Analyse factorielle du tableau faunistique du versant occidental. Projection des taxons dans le plan formé par les axes 1 et 2.

Tableau.

7-3 : Contributions absolues et relatives des taxons aux quatre premiers axes (versant occidental).

#### Figures.

- 7-12 : Analyse factorielle du tableau faunistique du versant occidental. Projection des stations classées en fonction de l'altitude.
- 7-13 : Test par simulations aléatoires, classement « altitude ».
- 7-14 : Analyse factorielle du tableau faunistique du versant occidental. Projection des stations classées en fonction de la distance de la source.
- 7-15 : Test par simulations aléatoires, classement « distance de la source ».
- 7-16 : Analyse factorielle du tableau faunistique du versant occidental. Projection des stations classées en fonction de la végétation.
- 7-17 : Test par simulations aléatoires, classement « végétation ».
- 7-18 : Comparaison des projections des taxons obtenues par l'analyse factorielle des correspondances (cercles) et par l'analyse sur variables instrumentales (versant occidental).
- 7-19 : Test par permutations aléatoires de l'analyse sur variables instrumentales (versant occidental).
- 7-20 : Schéma synthétique de l'évolution du peuplement de Trichoptères (versants oriental et occidental).
- 7-21 : Analyse factorielle du tableau faunistique du versant occidental. Projection ordonnée des occurrences des taxons sur l'axe 1.

### **Chapitre VIII : Etude zoosociologique des Philopotamidae malgaches.**

#### Tableau.

- 8-1 : Liste des espèces malgaches classées par genres et groupes.

#### Figures.

- 8-1 : Philopotamidae du Sud-ouest. Analyse factorielle des correspondances. Projections des espèces dans le plan 1X2 . Graphe des valeurs propres. Projections des centres des classes de stations pour les partitions Altitude, Distance de la source et Végétation. Limites des classes.
- 8-2 : Philopotamidae du Sud-ouest. Analyse factorielle des correspondances. Projections des espèces dans le plan 1X3 . Graphe des valeurs propres. Projections des centres des classes de stations pour les partitions Altitude, Distance de la source et Végétation. Limites des classes.
- 8-3 : Résultats des tests de simulation pour les partitions Altitude et Distance de la source.

- 8-4 : Résultats des tests de simulation pour les partitions Pluviométrie et Végétation
- 8-5 : Philopotamidae de l'Ouest. Analyse factorielle des correspondances. Projections des espèces dans le plan 1X2 . Graphe des valeurs propres. Projections des centres des classes de stations pour les partitions Altitude, Distance de la source, Pluviométrie et Végétation. Limites des classes.
- 8-6 : Bassins de la Betsiboka et de la Tsiribihina. Résultats des tests de simulation pour les partitions Altitude et Distance de la source.
- 8-7 : Bassins de la Betsiboka et de la Tsiribihina. Résultats des tests de simulation pour les partitions Pluviométrie et Végétation.
- 8-8 : Classification hiérarchique des Philopotamidae de la Montagne d'Ambre (indice de Jaccard, distance moyenne).
- 8-9 : Localisation des captures, Philopotamidae de la Montagne d'Ambre
- 8-10 : Synthèse du versant occidental. Analyse factorielle des correspondances. Projections des espèces dans le plan 1x2 . Graphe des valeurs propres. Projections des centres des classes de stations pour les partitions Altitude, Distance de la source et Végétation. Limites des classes.
- 8-11 : Synthèse du versant occidental. Analyse factorielle des correspondances. Projections des espèces dans le plan 1x3. Graphe des valeurs propres. Projections des centres des classes de stations pour les partitions Altitude, Distance de la source et Végétation. Limites des classes.
- 8-12 : Synthèse, versant occidental. Résultats des tests par simulations des partitions Altitude et Distance de la source.
- 8-13 : Synthèse, versant occidental. Résultats du test par simulations des Partitions Pluviométrie et Végétation.
- 8-14 : Synthèse, versant occidental. Comparaison des projections des taxons obtenues par l'AFC et par l'analyse sur variables instrumentales.
- 8-15 : Synthèse, versant occidental. Test par permutations aléatoires de l'analyse sur variables instrumentales.
- 8-16 : Synthèse, versant occidental. Projection des occurrences des espèces dans le plan factoriel 1x3.

Tableau.

- 8-2 : Répartition des Philopotamidae à différentes altitudes sur le Marojezy.
- 8-3 : Répartition des Philopotamidae à différentes altitudes sur le massif de l'Andringitra.

Figures.

- 8-17 : Secteur de la Manampatrana (massif de l'Andringitra). Analyse en coordonnées principales. Projection des taxons dans le plan formé par les axes 1 et 2.

- 8-18 : Classification hiérarchique des Philopotamidae du secteur de la Manampatrana (indice de Jaccard, distance moyenne).
- 8-19 : Philopotamidae du secteur de la Namorona. Analyse factorielle des correspondances. Projections des espèces dans les plans 1x2 et 1x3. Graphe des valeurs propres. Projections des centres des classes de stations pour les partitions Altitude, Distance de la source et Végétation. Limites des classes.
- 8-20 : Secteur de la Namorona. Résultats des tests de simulations pour les partitions Altitude et Distance de la source.
- 8-21 : Secteur de la Namorona. Résultats des tests de simulations pour la partition Végétation.
- 8-22 : Secteur de la Namorona. Projection des espèces (plan factoriel 1x2) groupées en fonction de leur répartition à Madagascar et de l'origine géographique de leur lignée.
- 8-23 : Secteur de la Namorona. Résultats des tests par simulations pour les partitions « Répartition à Madagascar » et « origine géographique de la lignée ».
- 8-24 : Classification hiérarchique des Philopotamidae du Rianila (indice de Jaccard, distance moyenne)
- 8-25 : Philopotamidae du Sud-est. Analyse factorielle des correspondances. Projections des espèces dans les plans 1x2. Graphe des valeurs propres. Projections des centres des classes de stations pour les partitions Altitude, Distance de la source et Végétation. Limites des classes.



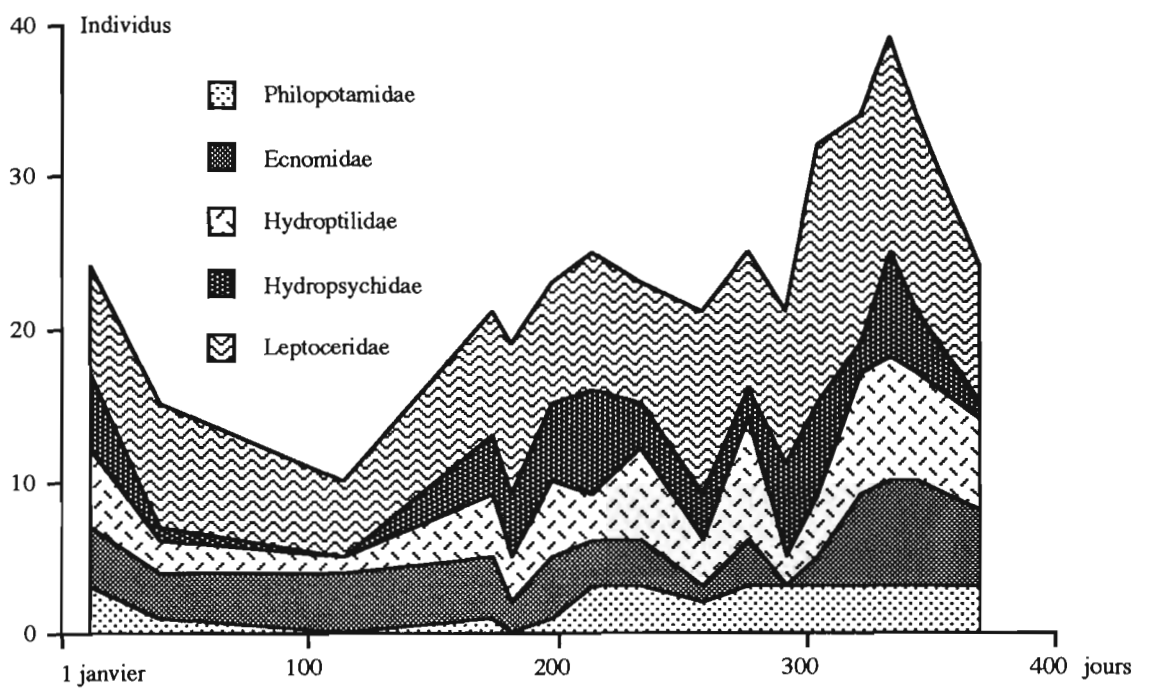
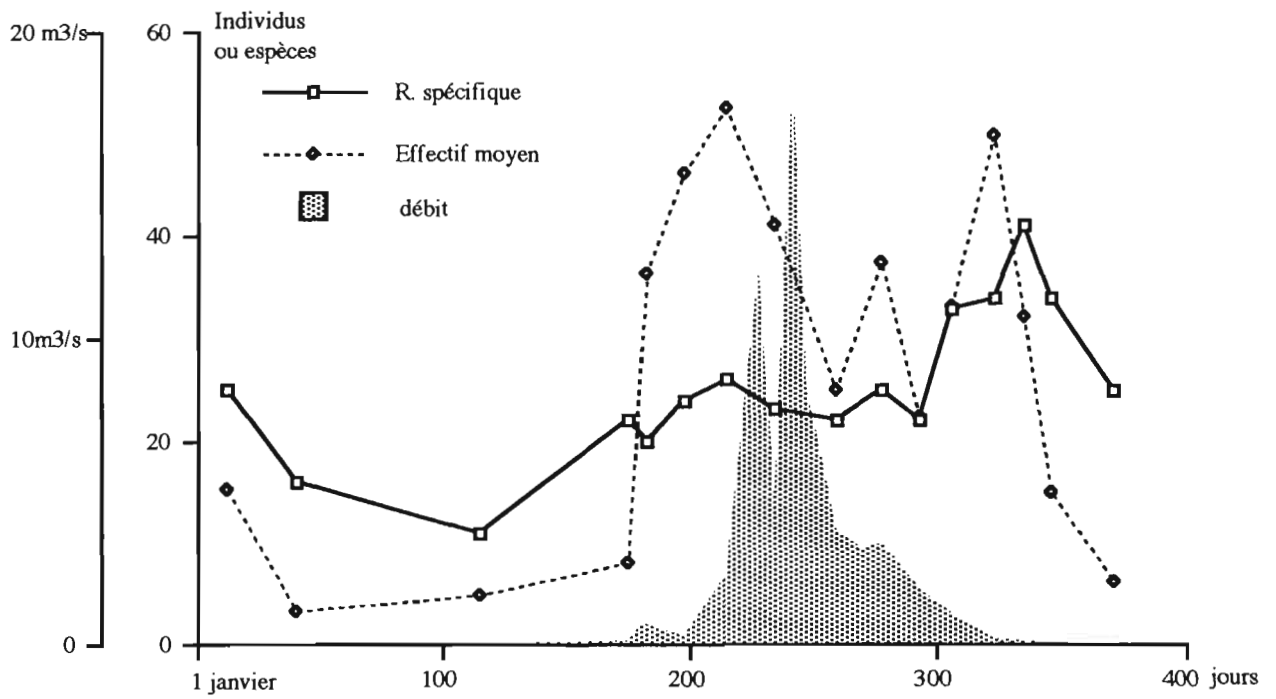
## **Chapitre 2**

# **Les Trichoptères**

## **Présentation générale**

---





**Bakoye à Kokofata en 1984**

**Figure 2-1 : Evolution au cours d'un cycle hydrologique des captures au piège lumineux (effectif moyen, richesse spécifique et répartition dans les principales familles)**



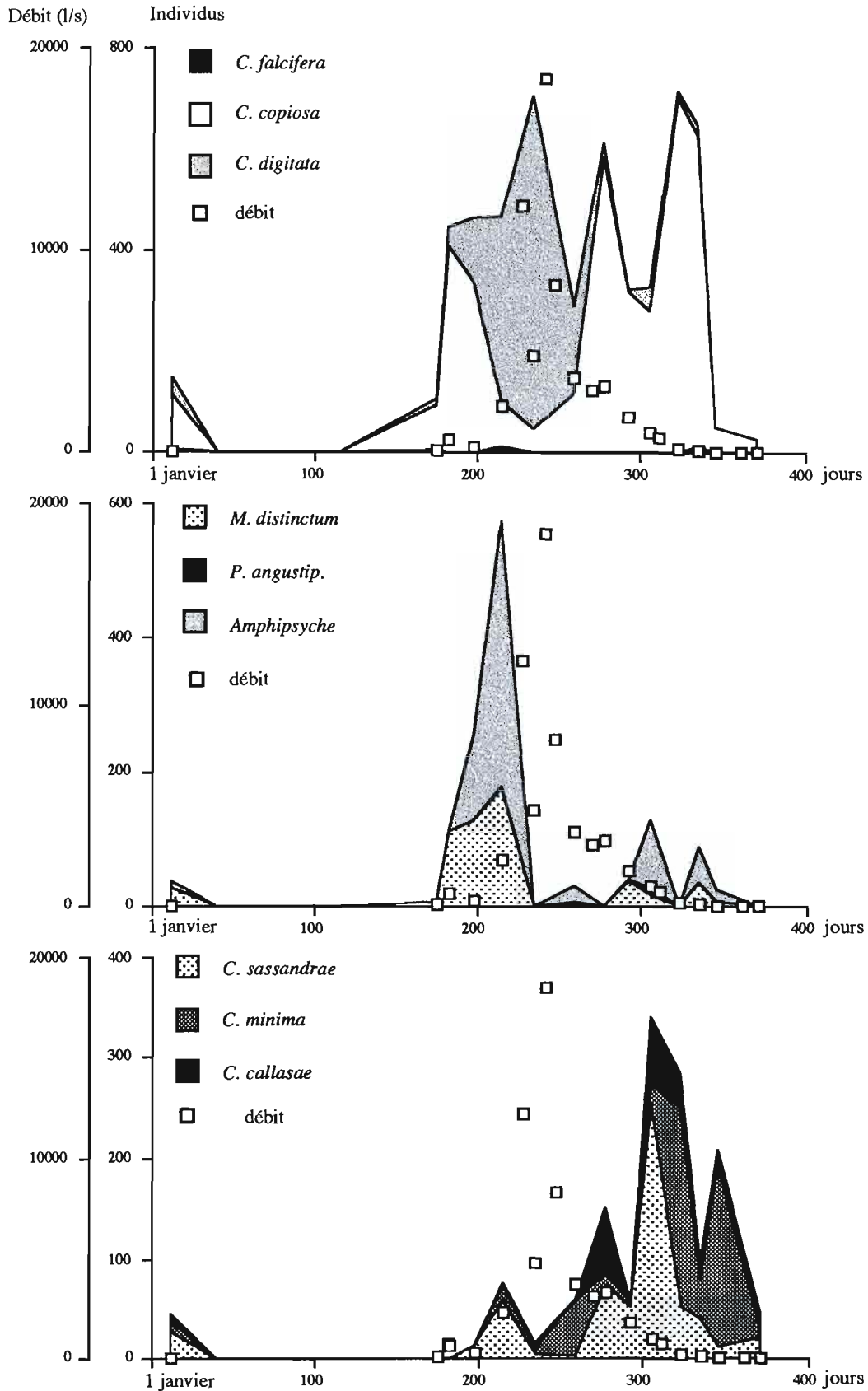
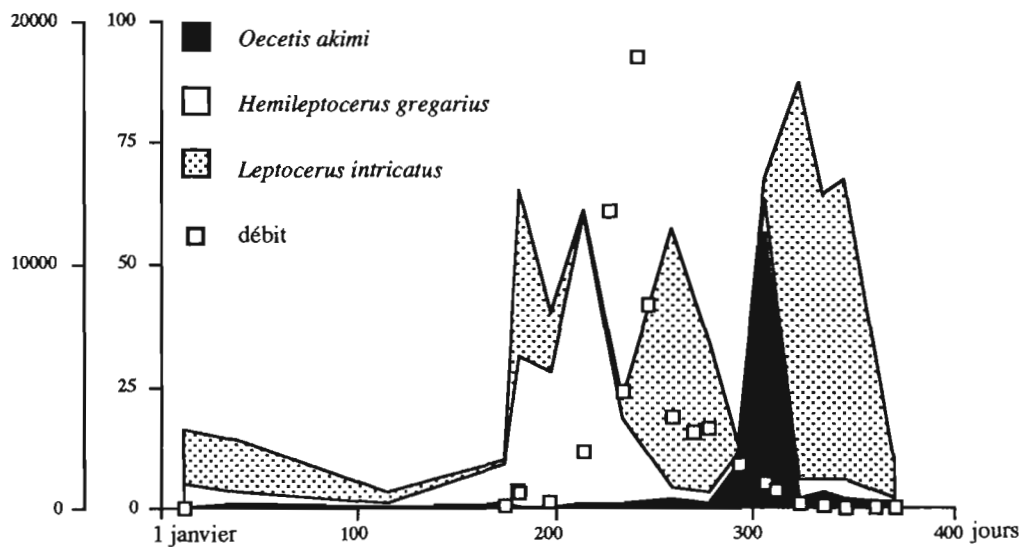
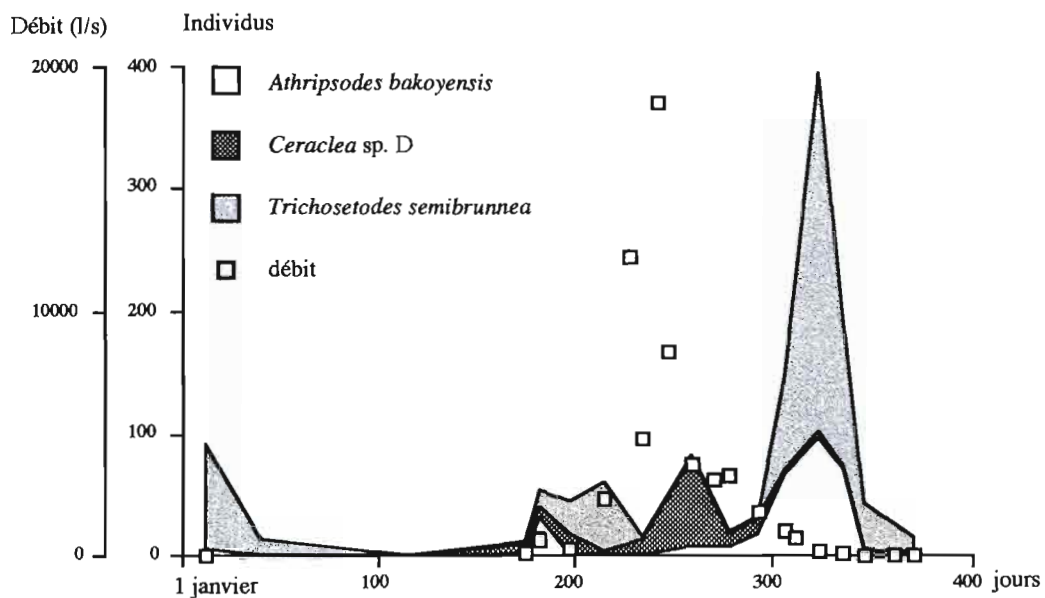
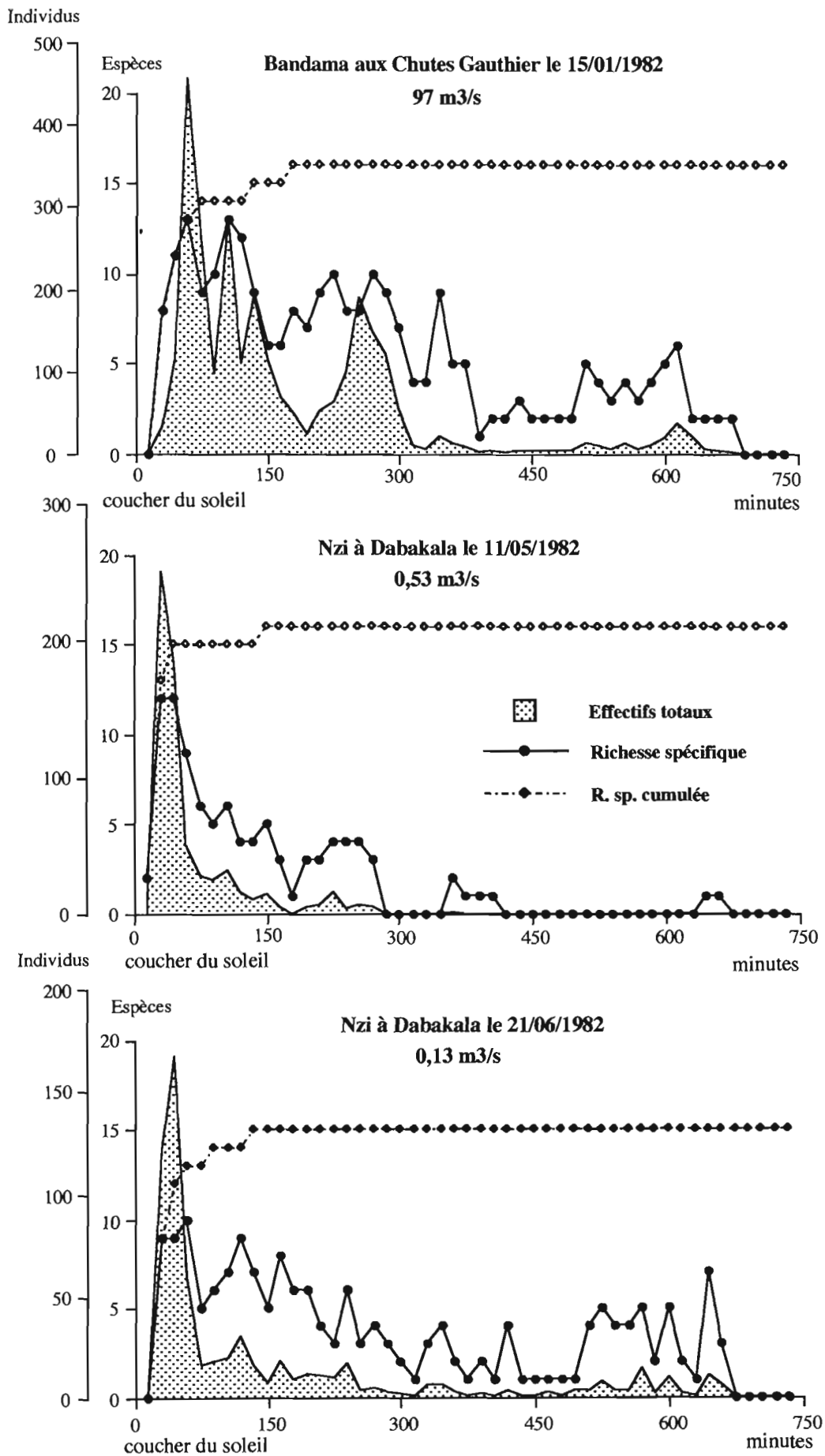


Figure 2-2 : Evolution, au cours d'un cycle hydrologique, des captures au piège lumineux (genres *Cheumatopsyche*, *Chimarra* et principaux Oestropsinae)

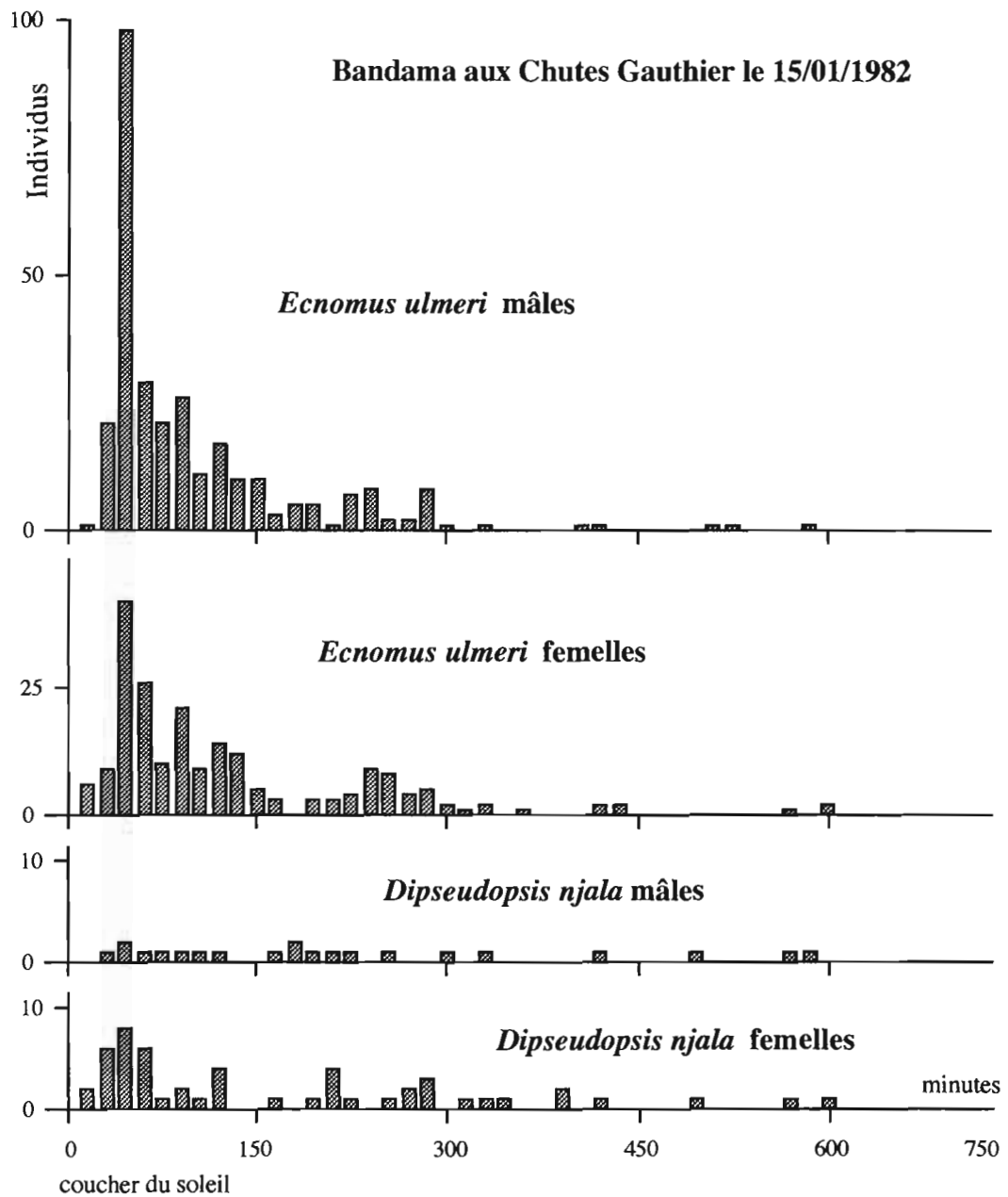


**Bakoye à Kokofata en 1984**

**Figure 2-3 : Evolution au cours d'un cycle hydrologique des captures au piège lumineux (principales espèces de Leptoceridae)**



**Figure 2-4 : Evolution, au cours d'une nuit de piégeage, du nombre d'individus capturés et de la richesse spécifique (Côte d'Ivoire).**



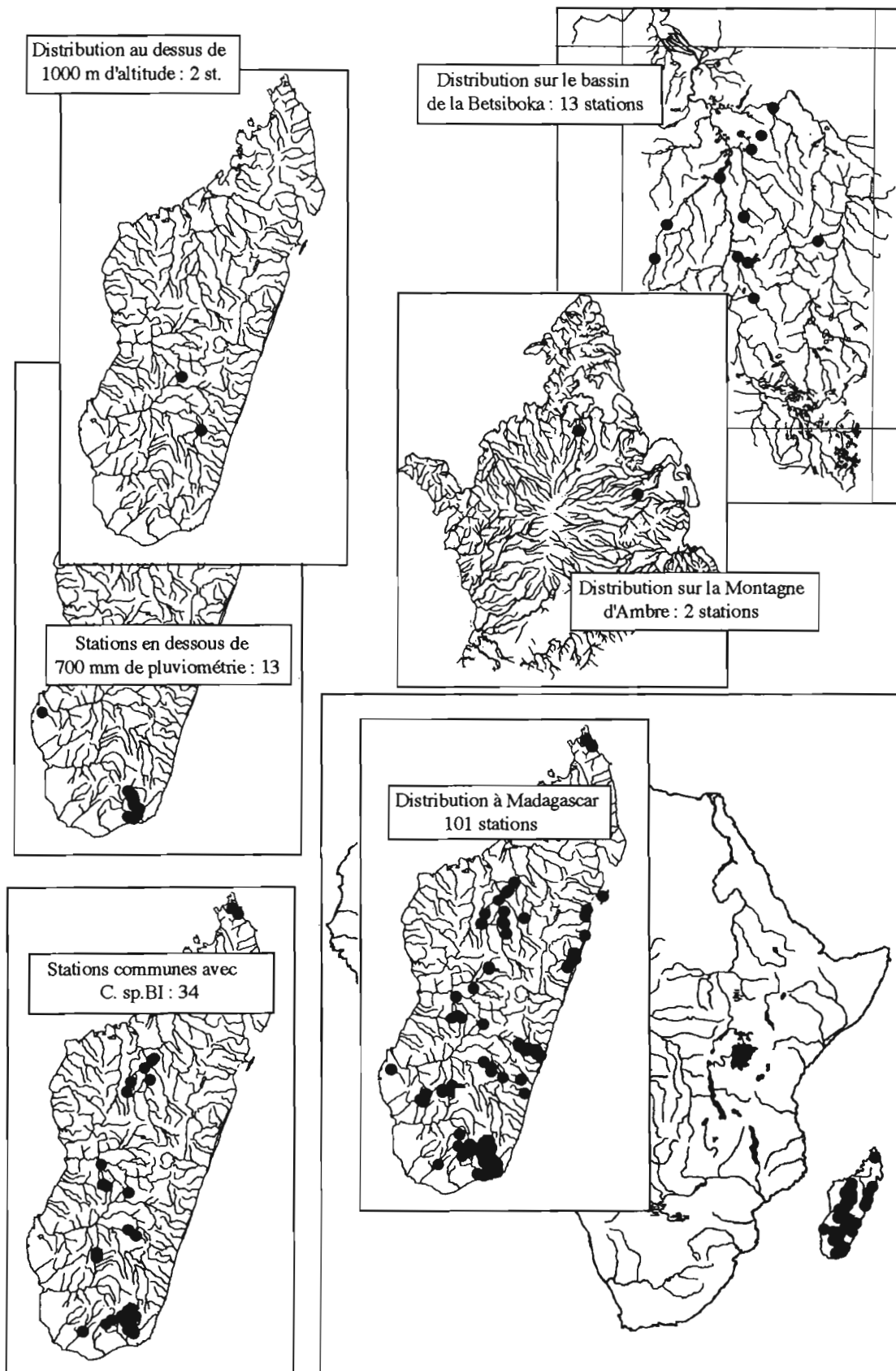
**Figure 2-5 : Evolution, au cours d'une nuit de piégeage, des effectifs d'*Ecnomus ulmeri* et de *Dipseudopsis njala***



# **Chapitre 3**

## **Matériel et méthodes**





**Figure 3-1 : Exemples de cartes réalisées avec le logiciel CartoNoé  
Localisation des captures de *Chimarra* sp. AH**

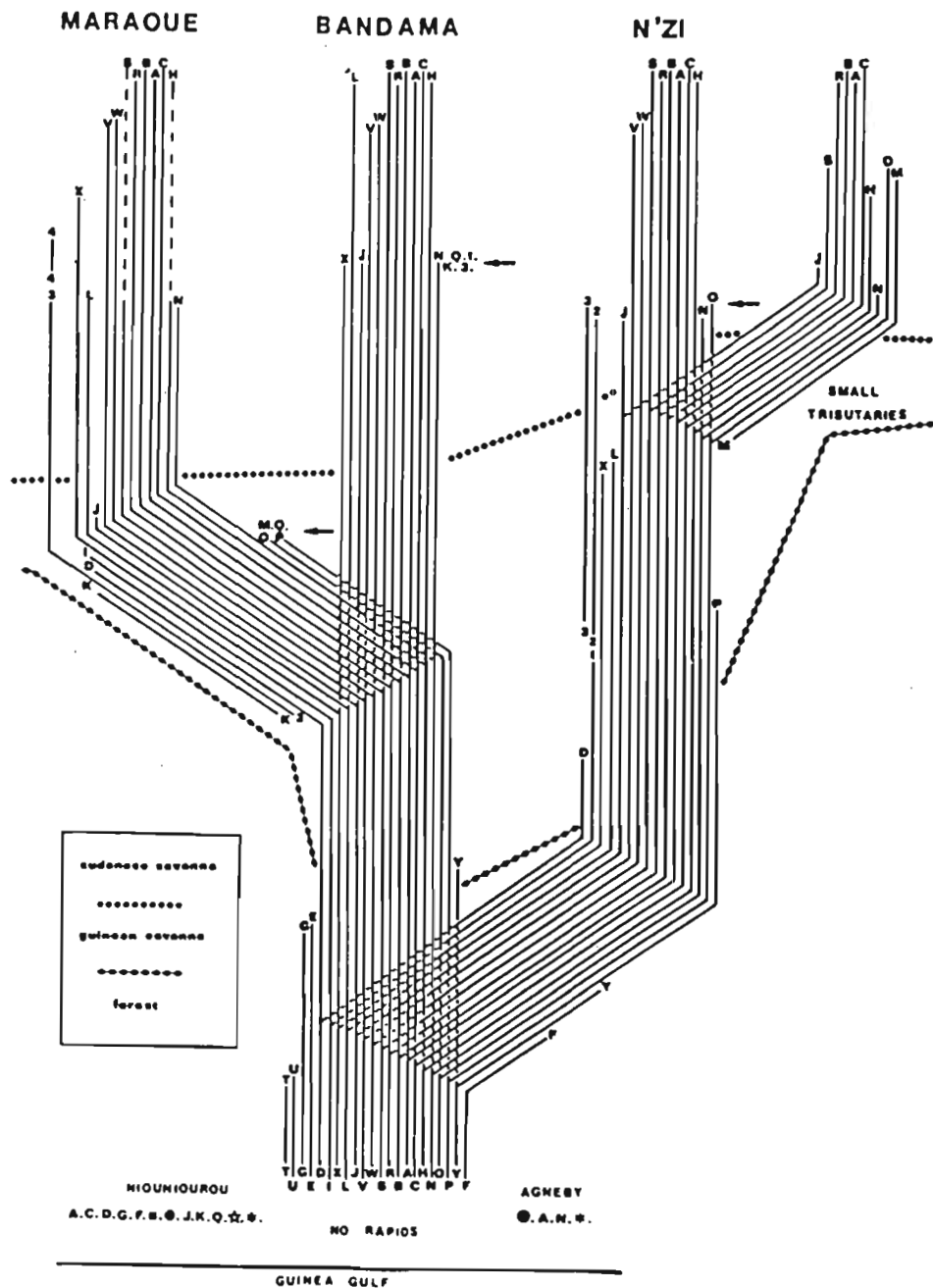




# **Chapitre 4**

## **Afrique occidentale**





- |   |                                |              |                                |                                     |                            |                   |                                     |
|---|--------------------------------|--------------|--------------------------------|-------------------------------------|----------------------------|-------------------|-------------------------------------|
| A | <i>Cheumatopsyche digitata</i> | senegalensis | O                              | <i>Polymorphanius angustipennis</i> | T                          | <i>C. intexta</i> |                                     |
| B | <i>C. copiosa</i>              | I            | <i>A. heneri</i>               | P                                   | <i>P. hargreavesi</i>      | U                 | <i>C. prodhoni</i>                  |
| C | <i>C. falcifera</i>            | J            | <i>Protomacronema barnardi</i> | Q                                   | <i>P. elisabethae</i>      | *                 | <i>C. triangularis occidentalis</i> |
| D | <i>C. albomaculata</i>         | K            | <i>P. pubescens</i>            | 3                                   | <i>P. sp I</i>             | V                 | <i>Simulium dammosum ss.</i>        |
| E | <i>C. gibbsi</i>               | L            | <i>Macrostemum alienum</i>     | 4                                   | <i>P. sp II</i>            | W                 | <i>S. sirbanum</i>                  |
| F | <i>C. akana</i>                | M            | <i>M. inscriptum</i>           | *                                   | <i>Leptonema sp II</i>     | X                 | <i>S. soubrense</i>                 |
| G | <i>C. sexfasciata</i>          | ●            | <i>M. pulcherrimum</i>         | R                                   | <i>Chimarra sassandrae</i> | Y                 | <i>S. sanctipauli</i>               |
| I | <i>C. sp VIII</i>              | N            | <i>Aethaloptera dispar</i>     | S                                   | <i>C. petri</i>            | ○                 | <i>S. yahense</i>                   |
| ■ | <i>C. sp XI</i>                | 2            | <i>A. sp</i>                   |                                     |                            |                   |                                     |
| H | <i>Amphipsyche</i>             |              |                                |                                     |                            |                   |                                     |

La présence sur les petits fleuves situés à l'Est (Agnéby) ou à l'Ouest (Niouniourou) est également figurée. Les données concernant les petits affluents synthétisent les distributions sur plusieurs tributaires. Les cours principaux coulent du Nord vers le Sud, ils apparaissent en savane soudanaise, traversent les savanes guinéennes puis pénètrent en zone forestière. La longueur du bassin est d'environ 1.000 km.

**Figure 4-1 : Schéma de zonation longitudinale du bassin du Bandama (Gibon et Statzner, 1985)**



Figure 4-2 : Répartition des Simulies de savane en Côte d'Ivoire  
(Quillévére, 1979)

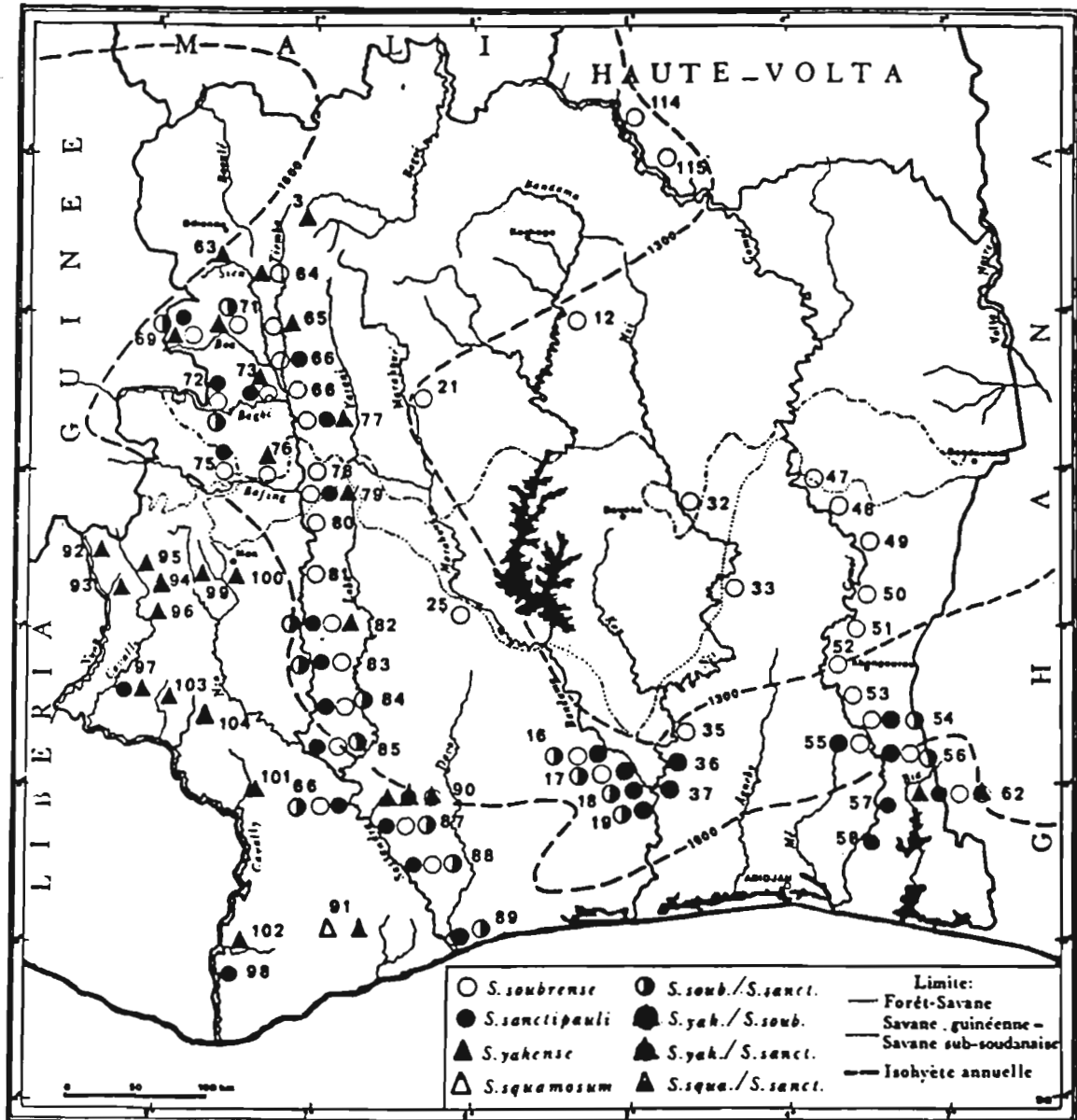
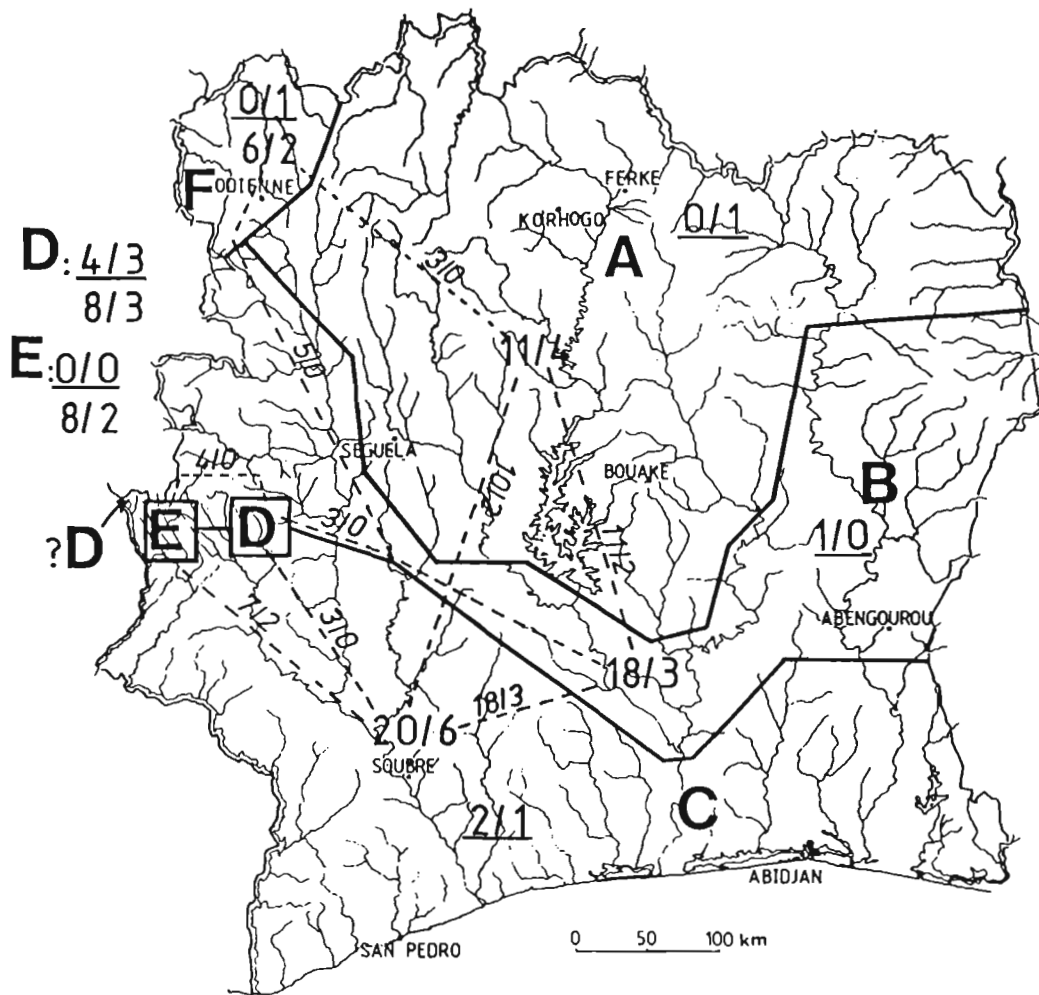


Figure 4-3 : Répartition des Simulies de forêt en Côte d'Ivoire  
(Quillévére, 1979)

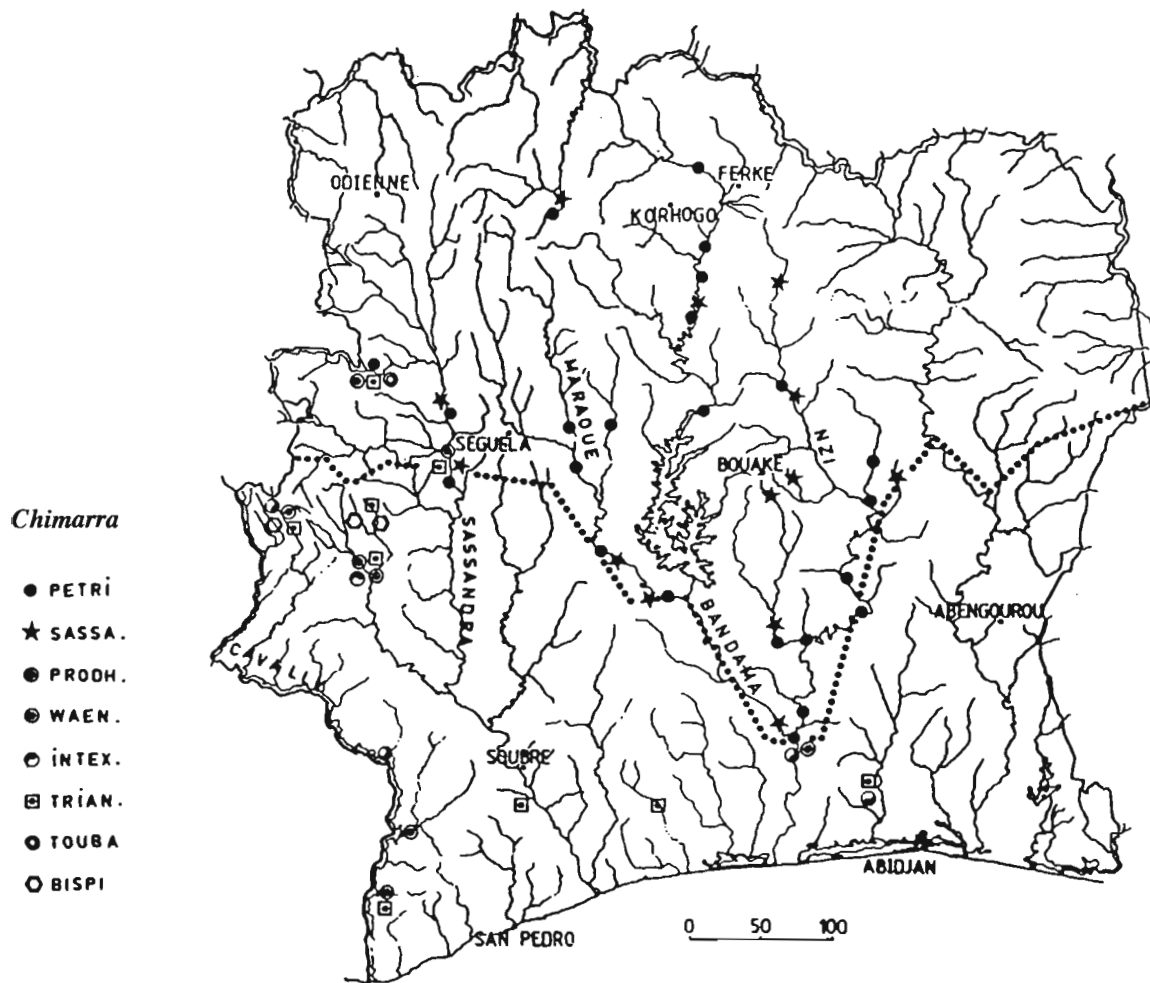


Légende :

Nombre total d'espèces/nombre de larves non-associées  
 Les chiffres soulignés correspondent à l'endémisme à l'intérieur des zones. Les limites entre les zones sont schématisées en raison du défrichement continu et des changements de distribution en fonction des saisons sèche et humide. Les chiffres qui se trouvent sur les lignes discontinues indiquent le nombre des espèces communes aux deux zones ainsi reliées.

- A : Savane soudanaise
- B : Savane guinéenne
- C : Forêts de basse altitude
- D : Région montagnaise
- E : Zone de transition
- F : Savane humide

Figure 4-4 : Schéma de répartition des Hydropsychidae en Côte d'Ivoire (Statzner & Gibon, 1984)



petri = *Chimarra minima* (synonymie Gibon, sous- resse)  
 sassa = *C. sassandrae*  
 prodh = *C. prodhoni*  
 waen = *C. waensis*  
 intex = *C. intexta*  
 rian = *C. occidentalis* (elevé au rang spécifique, Gibon sous presse),  
 touba = *C. toubaensis*  
 bispi = *C. bispinosa*.

(la ligne en pointillé correspond à la séparation des deux grandes régions biogéographiques, celle des savanes au Nord, celle des forêts au Sud)

**Figure 4-5 : Schéma de répartition des Philopotamidae en Côte d'Ivoire (Gibon, 1985a)**



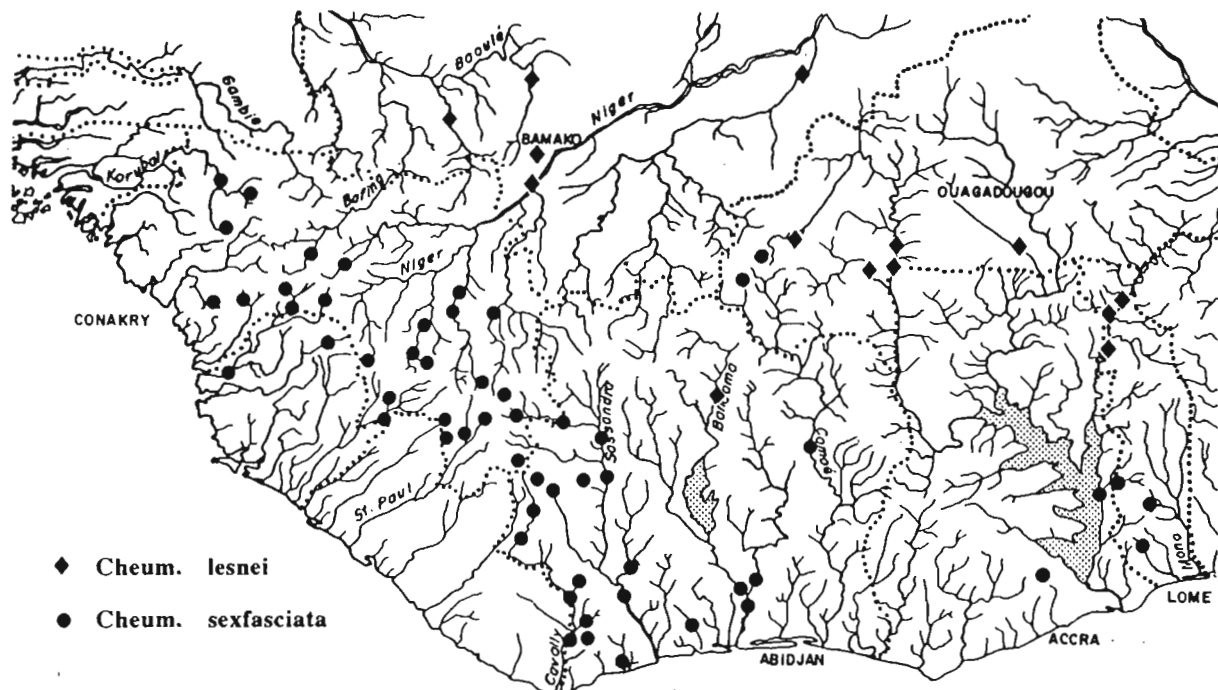


Figure 4-6 : Carte de répartition des captures de *Cheumatopsyche sexfasciata* et de *C. lesnei* en Afrique occidentale (Gibon et al., 1994).

Figure 4-7 : Carte de répartition des captures de *Chimarra prodhoni* et de *C. beylaensis* en Afrique occidentale (Gibon et al., 1994)

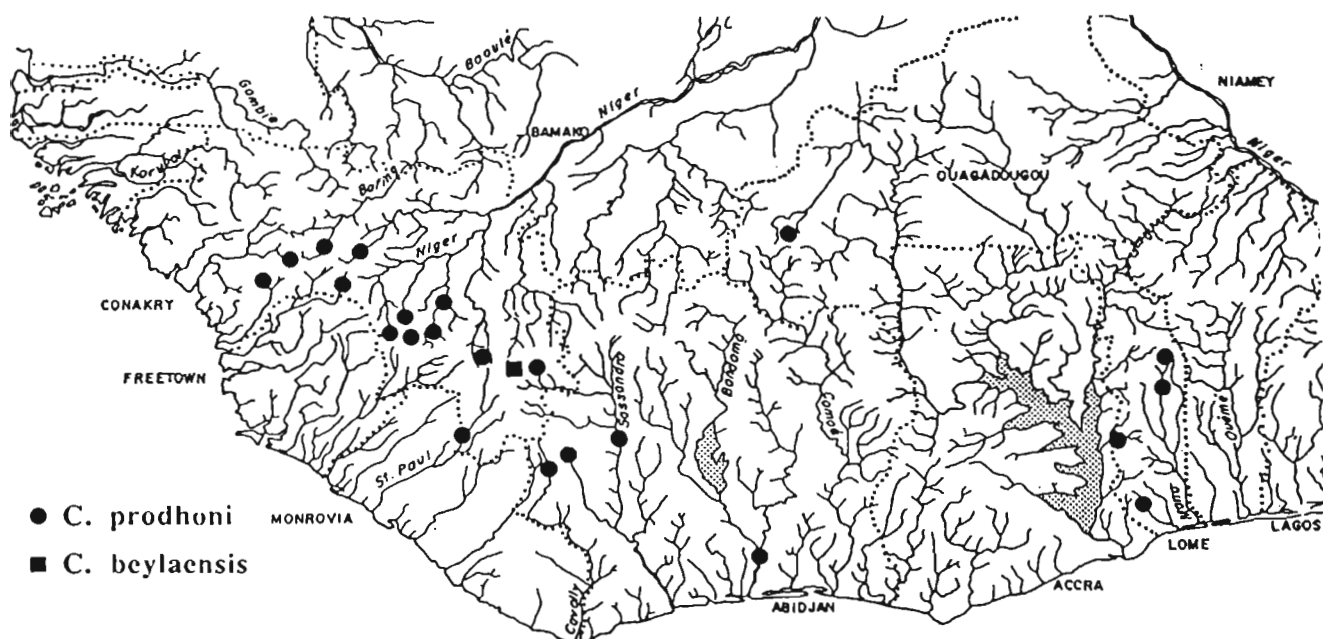


Tableau 4-1 : Analyse "Afrique occidentale", liste des espèces

HYDROPSYCHIDAE			C.schm	<i>C. schmidi</i>	Morse et al., in prep.
Ce.fa	<i>Cheumatopsyche falcifera</i>	(Ulmer, 1930)	C.guin	<i>C. guineaensis</i>	Morse et al., in prep.
Ce.co	<i>C. copiosa</i>	Kimmins, 1956	C.mini	<i>C. minima</i>	(Mosely, 1933)
Ce.dg	<i>C. digitata</i>	(Mosely, 1935)	C.corb	<i>C. corbeti</i>	(Kimmins, 1957)
Ce.ln	<i>C. lesnei</i>	(Mosely, 1932)	C.hexa	<i>C. hexaspinata</i>	Morse et al., in prep.
Ce.gi	<i>C. gibbsi</i>	Statzner, 1984	C.dana	<i>C. dananensis</i>	Morse et al., in prep.
Ce.se	<i>C. sexfasciata</i>	(Ulmer, 1904)	C.yaco	<i>C. yacouba</i>	Morse et al., in prep.
Ce.ak	<i>C. akana</i>	Statzner, 1984	L.spin	<i>Leptocerina spinigera</i>	Mosely, 1932
Ce.le	<i>C. lestoni</i>	Gibbs, 1973	L.ramo	<i>L. ramosa</i>	(Ulmer, 1912)
Ce.al	<i>C. albomaculata</i>	(Ulmer, 1905)	L.mlan	<i>L. mlanjensis</i>	Mosely, 1932
Ce.ma	<i>C. macentae</i>	Gibon, 1994	T.eleg	<i>Trienodes elegantula</i>	Ulmer, 1908
Ce.at	<i>C. aterrima</i>	Marlier, 1961	T.serr	<i>T. serrata</i>	Ulmer, 1912
Ce.af	<i>C. afra</i>	Mosely, 1935	T.darf	<i>T. darfurica</i>	Mosely, 1936
Ce.to	<i>C. toumii</i>	Gibon, 1994	T.ghan	<i>T. ghana</i>	Kimmins, 1957
Ce.pf	<i>C. pfundsteini</i>	Statzner, 1984	T.trou	<i>T. troubati</i>	Gibon, 1982
Hy.pr	<i>Hydropsyche propinqua</i>	Ulmer, 1907	T.tofa	<i>T. tofanus</i>	Gibbs, 1973
Hy.sp	<i>H. sp.</i>		T.dola	<i>T. dolabratus</i>	Gibbs, 1973
Ma.al	<i>Macrostemum alienum</i>	(Ulmer, 1907)	T.sp.G	<i>T. sp.G</i>	And. & Hol. in prep.
Ma.cp	<i>M. capense</i>	(Walker, 1852)	T.sp.H	<i>T. sp.H</i>	And. & Hol. in prep.
Ma.di	<i>M. distinctum</i>	(Ulmer, 1912)	T.imak	<i>T. imakus</i>	Gibbs, 1973
Ma.in	<i>M. inscriptum</i>	(Walker, 1852)	T.sp.l	<i>T. sp.l</i>	And. & Hol. in prep.
Ma.pu	<i>M. pulcherrimum</i>	(Walker, 1852)	T.sp.J	<i>T. sp.J</i>	And. & Hol. in prep.
Ma.si	<i>M. signatum</i>	(Walker, 1852)	T.pro	<i>T. proszynskii</i>	Marlier & Bo., 1968
Am.se	<i>Amphipsyche senegalensis</i>	(Brauer, 1875)	T.scot	<i>T. scottae</i>	Gibon, 1982
Am.be	<i>A. berneri</i>	Kimmins, 1962	T.sp.B	<i>T. sp.B</i>	And. & Hol. in prep.
Po.el	<i>Polymorphanihus elisabethae</i>	Navàs, 1931	L.clav	<i>Leptocerus clavatus</i>	Kimmins, 1961
Po.hr	<i>P. hargreavesi</i>	Bamard, 1980	L.intr	<i>L. intricatus</i>	Mosely, 1939
Po.ag	<i>P. angustipennis</i>	Ulmer, 1912	L.spec	<i>L. speciosus</i>	Kimmins, 1956
Po.sm	<i>P. similis</i>	Ulmer, 1912	L.anak	<i>L. anakus</i>	Gibbs, 1973
Pm.sd	<i>Protomacronema splendens</i>	Ulmer, 1905	L.coul	<i>L. coulilbalyi</i>	Gibon, 1992
Le.lt	<i>Leptonema latipenne</i>	Marlier, 1947	L.dejo	<i>L. dejouxii</i>	Gibon, 1984
Le.ab	<i>L. aberrans</i>	Flint et al., 1987	L.taia	<i>L. taianae</i>	Gibon, 1992
Le.db	<i>L. sp.</i>		L.step	<i>L. stephanei</i>	Gibon, 1992
PHILOPOTAMIDAE			L.kata	<i>L. katakoroensis</i>	Gibon, 1986
Ci.mi	<i>Chimarra minima</i>	Ulmer, 1907	L.teli	<i>L. telimelensis</i>	Gibon, 1992
Ci.sa	<i>C. sassandrae</i>	Gibon, 1982	L.sech	<i>L. sechani</i>	Gibon, 1992
Ci.ca	<i>C. callasae</i>	Gibon, 1982	L.lauz	<i>L. lauzannei</i>	Gibon, 1992
Ci.tb	<i>C. toubaensis</i>	Gibon, 1985	L.sylv	<i>L. sylvaticus</i>	Gibon, 1984
Ci.na	<i>C. nachtigali</i>	Gibon, sous-presse	L.quil	<i>L. quilleverei</i>	Gibon, 1984
Ci.po	<i>C. prodhoni</i>	Gibon, 1985	T.semi	<i>Trichosetodes semibrunnea</i>	Ulmer, 1923
Ci.in	<i>C. intexta</i>	Mosely, 1931	T.pauli	<i>T. pauli</i>	Gibon, 1986
Ci.wa	<i>C. waensis</i>	Gibon, 1985	T.koum	<i>T. koumba</i>	Gibon, 1991
Ci.dj	<i>C. djaloni</i>	Gibon, sous-presse	H.greg	<i>Hemileptocerus gregarius</i>	Ulmer, 1922
Ci.aa	<i>C. akana</i>	Gibbs, 1973	P.suda	<i>Parasetodes sudanensis</i>	Ulmer, 1922
Ci.oc	<i>C. occidentalis</i>	Gibon, 1985	S.bacc	<i>Setodes baccata</i>	Kimmins, 1957
Ci.ll	<i>C. lola</i>	Gibon, sous-presse	S.trif	<i>S. trifida</i>	Kimmins, 1957
Ci.ob	<i>C. obala</i>	Gibon, sous-presse	S.flag	<i>S. flagellata</i>	Gibbs, 1973
Ci.bs	<i>C. bispinosa</i>	Gibbs, 1973	S.pall	<i>S. pallida</i>	Kimmins, 1963
Ci.dy	<i>C. dybowskina</i>	Navas, 1931	S.reti	<i>S. retinaculum</i>	Marlier, 1965
Ci.mg	<i>C. mandingorum</i>	Gibon, sous-presse	S.aeth	<i>S. aethiopica</i>	Kimmins, 1963
Ci.pp	<i>C. philipponi</i>	Gibon, 1986	S.capr	<i>S. njala</i>	Kimmins, 1962
Ci.by	<i>C. beylaensis</i>	Gibon, 1986	S.cerv	<i>S. miloi</i>	Gibon, 1986
Ci.di	<i>C. dionii</i>	Gibon, 1986	S.njal	<i>Sericodes cervanus</i>	(Gibbs, 1973)
Ci.tg	<i>C. togoana</i>	Ulmer, 19	S.milo	<i>S. capreolanus</i>	Scmid, 1987
Ci.rm	<i>C. remyi</i>	Gibon, sous-presse	A.occ	<i>Adicella occidentalis</i>	Gibon, 1986
Ci.nb	<i>C. nimba</i>	Gibon, sous-presse	HYDROPTILIDAE		
Ci.sv	<i>C. sylvestris</i>	Gibon, 1985	C.ver	<i>Catoxyethira veruta</i>	Morse, 1974
LEPTOCERIDAE			C.mali	<i>C. mali</i>	(Marlier, 1978)
A.niveo	<i>Athripsodes niveosquamosa</i>	Kimmins, 1963	C.pinh	<i>C. pinheyi</i>	Kimmins, 1958
A.caer	<i>A. caeruleatus</i>	Kimmins, 1956	C.nzoi	<i>C. nzoi</i>	Gibon, 1985
A.mali	<i>A. malia</i>	Mosely, 1936	C.cava	<i>C. cavallyi</i>	Gibon, 1985
A.zair	<i>A. zalrensis</i>	Jacquemart & St., 1981	C.houg	<i>C. hougardi</i>	Gibon, 1985
A.fiss	<i>A. fissus</i>	(Ulmer, 1912)	C.grab	<i>C. graboensis</i>	Gibon, 1985
A.bako	<i>A. bakoyei</i>	Gibon, 1991	C.taie	<i>C. taiensis</i>	Gibon, 1985
A.quen	<i>A. quentini</i>	Gibon, 1991	C.spin	<i>C. spinifera</i>	Gibon, 1985
A.thib	<i>A. thibauti</i>	Gibon, 1991	C.elou	<i>C. elouardii</i>	Gibon, 1991
A.mose	<i>A. moselyi</i>	Kimmins, 1956	C.leyn	<i>C. leynarti</i>	Gibon, 1991
A.kond	<i>A. kondoi</i>	Gibon, 1991	C.disy	<i>C. disymetrica</i>	Gibon, 1991
A.bagb	<i>A. bagbeae</i>	Gibon, 1991	C.bady	<i>C. badyi</i>	Gibon, 1991
A.stig	<i>A. stigma</i>	Kimmins, 1953	C.kelo	<i>C. lelouma</i>	Gibon, 1991
H.lard	<i>Homilia lardeuxi</i>	Gibon, 1991	H.cruc	<i>Hydroptila cruciata</i>	Ulmer, 1912
A.guin	<i>Athripsodes guineensis</i>	Gibon, 1991	H.marl	<i>H. mariatheresae</i>	Gibon, 1987
C.squa	<i>Ceraclea (Ps.) squamosa</i>	(Ulmer, 1905)	C.brlg	<i>H. brigittae</i>	Gibon, 1987
C.bucc	<i>C. buccina</i>	Morse et al., in prep.	C.jean	<i>H. jeannae</i>	Gibon, 1987
C.scho	<i>C. schoutedeni</i>	(Navàs, 1930)	C.judi	<i>H. judithae</i>	Gibon, 1987
C.giud	<i>C. giudicelli</i>	Marlier, 199	C.isab	<i>H. isabellae</i>	Gibon, 1987

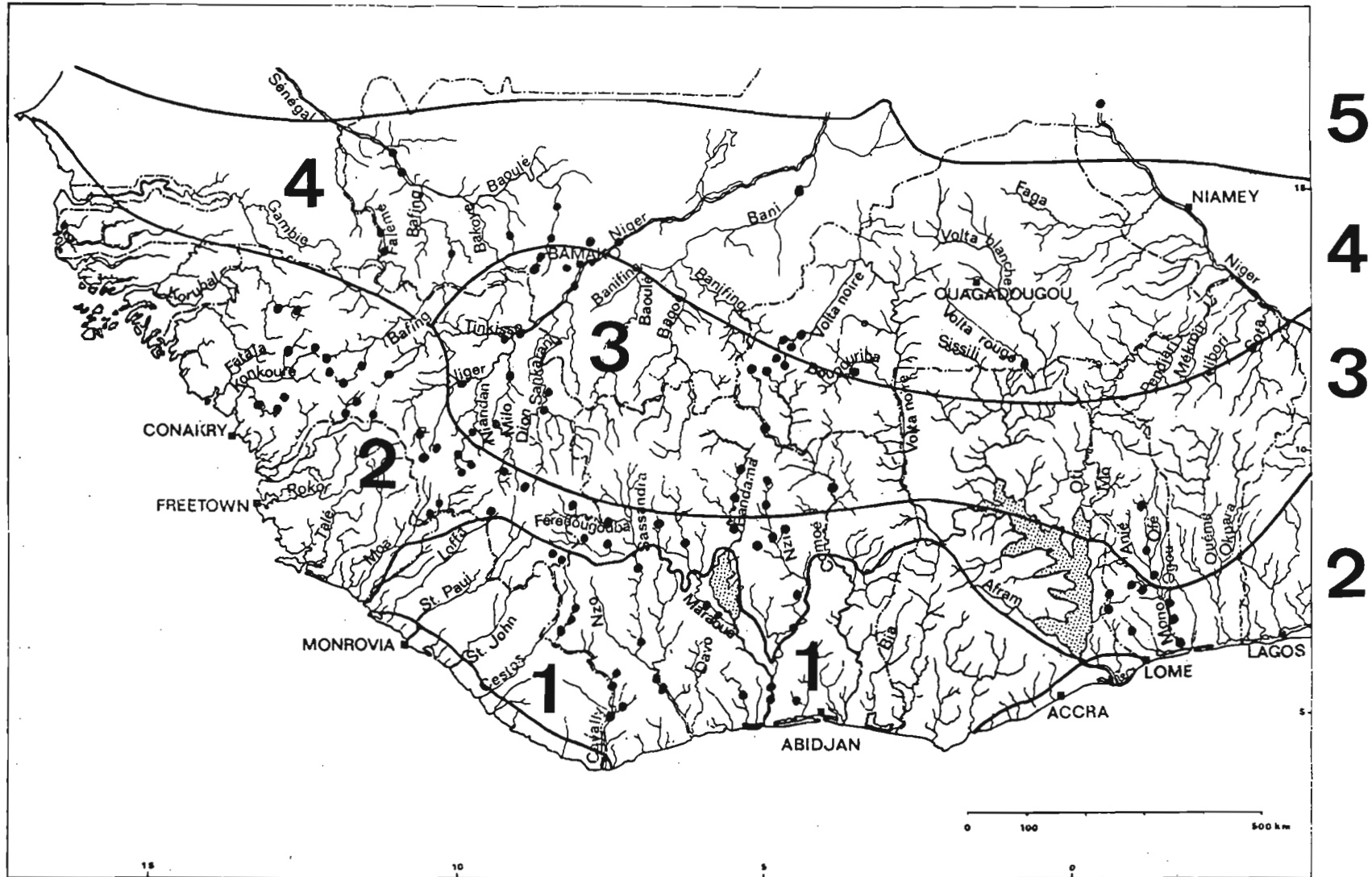
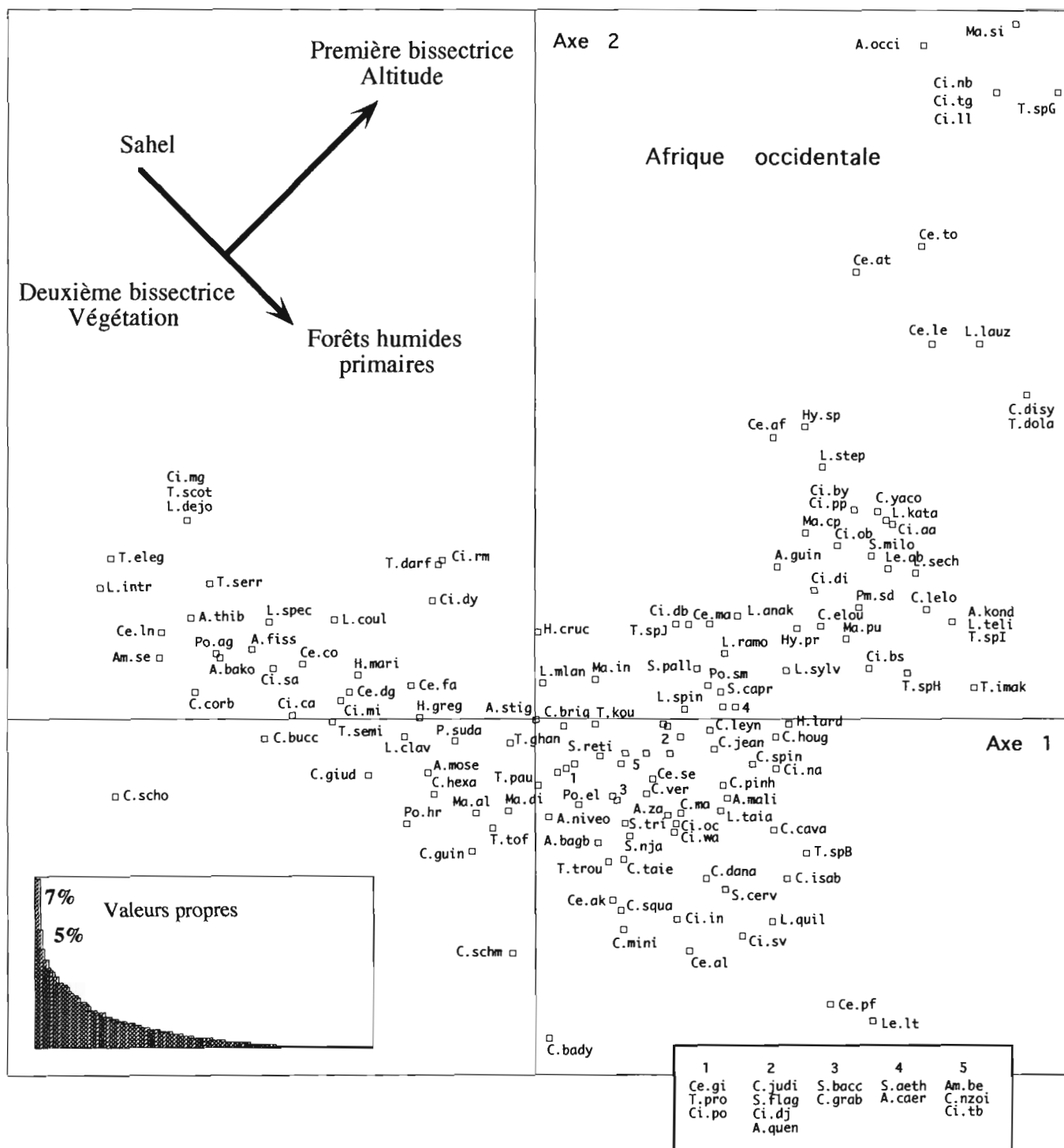
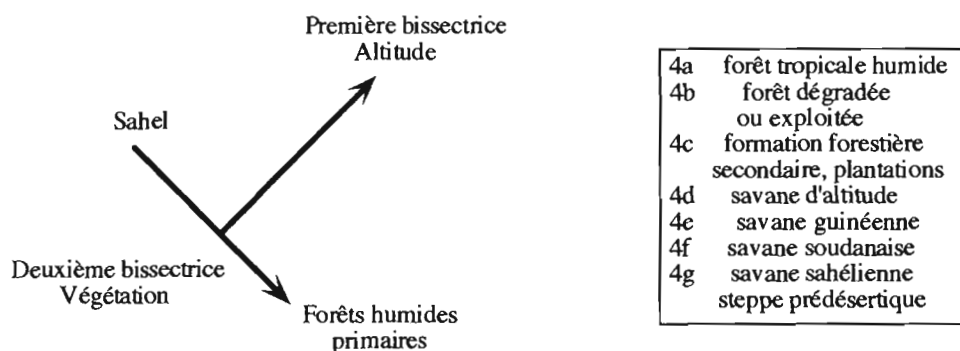
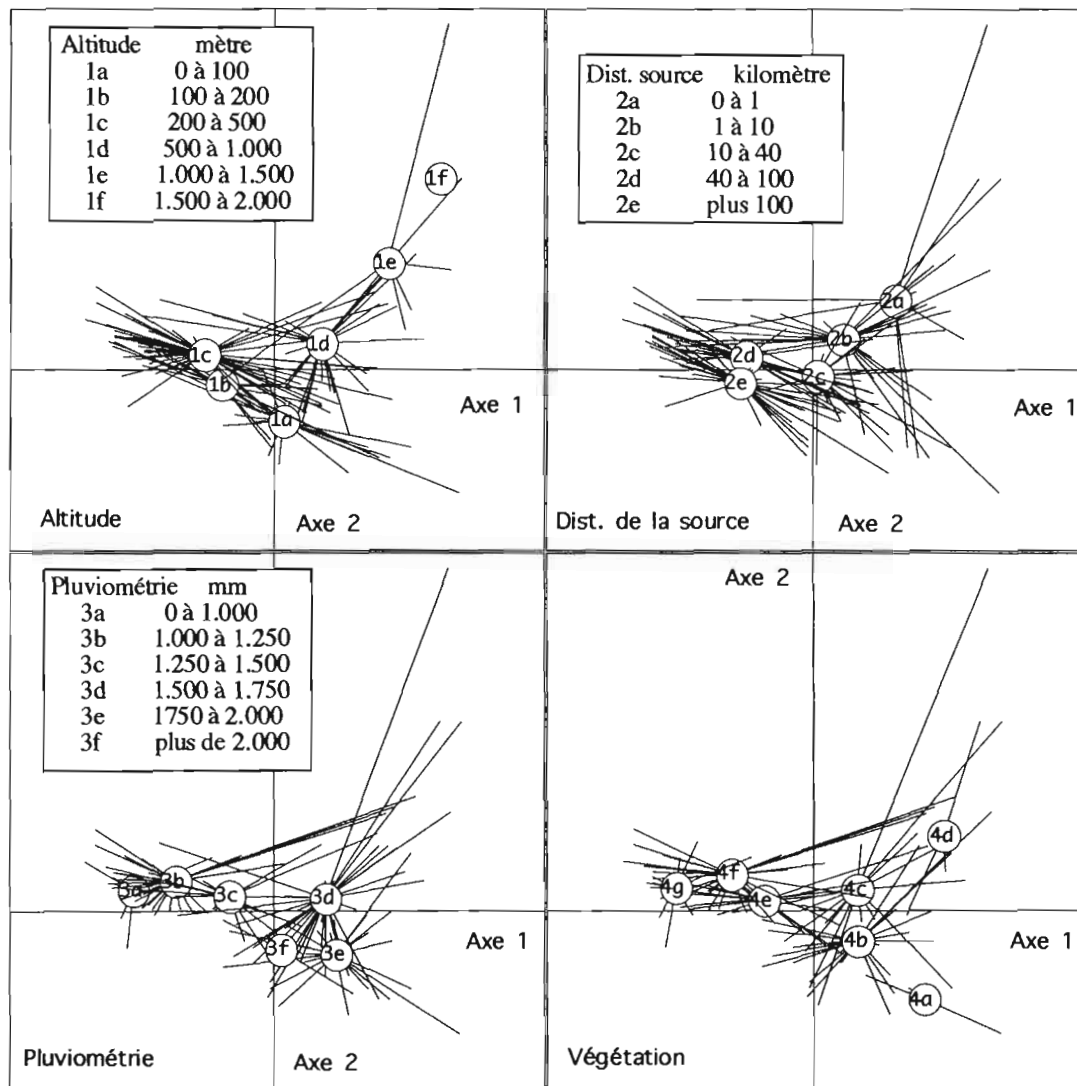


Figure 4-8 : Réseau hydrographique de l'Afrique occidentale indiquant les stations ainsi que les grandes zones de végétation 1 : forêts humides primaires, 2 : transition forestière et savanes guinéennes, 3 : savanes soudanaises, 4 : savanes sahéliennes, 5 : steppe saharienne



**Figure 4-9 : Analyse factorielle du tableau faunistique d'Afrique occidentale  
Projection des espèces dans le plan formé par les axes 1 et 2**

<b>Tableau 4-2 : Classes utilisées pour l'analyse des stations</b>	
	Afrique occidentale
Altitude	mètre
1a	0 à 100
1b	100 à 200
1c	200 à 500
1d	500 à 1.000
1e	1.000 à 1.500
1f	1.500 à 2.000
Distance source	kilomètre
2a	0 à 1
2b	1 à 10
2c	10 à 40
2d	40 à 100
2e	plus 100
Pluviométrie	millimètre
3a	0 à 1.000
3b	1.000 à 1.250
3c	1.250 à 1.500
3d	1.500 à 2.000
3e	plus de 2.000
Végétation	
4a	forêt tropicale humide
4b	forêt dégradée ou exploitée
4c	formation forestière secondaire, plantations
4d	savane d'altitude
4e	savane guinéenne
4f	savane soudanaise
4g	savane sahélienne
4h	steppe prédésertique



**Figure 4-10 : Analyse factorielle du tableau faunistique d'Afrique occidentale  
Projection des stations classées en fonction des descripteurs écologiques (plan 1X2)**









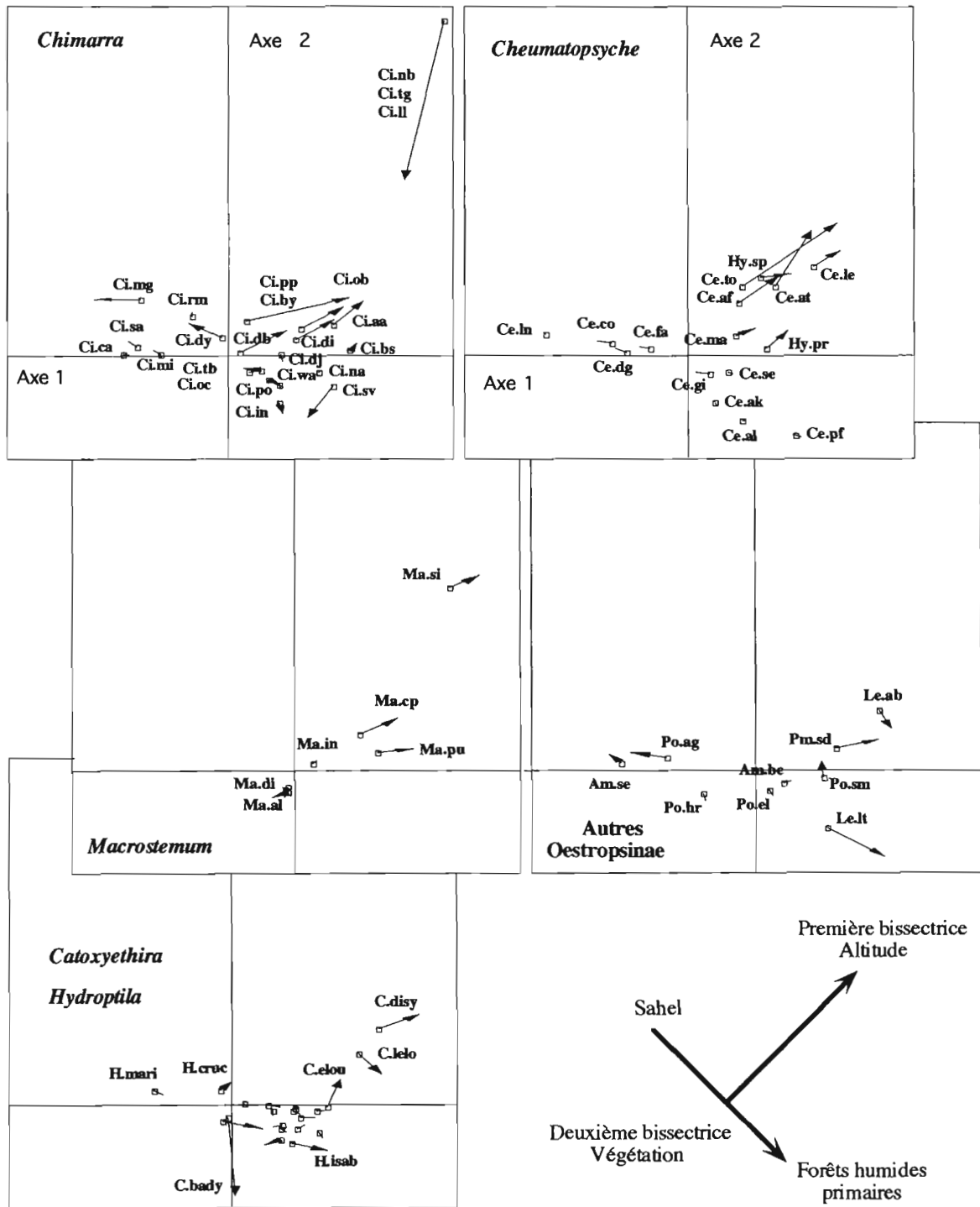


Figure 4-14 : Comparaison des projections des espèces obtenues par AFC (carré) et par analyse sur variables instrumentales (flèche)  
 I : Philopotamidae et Hydroptilidae

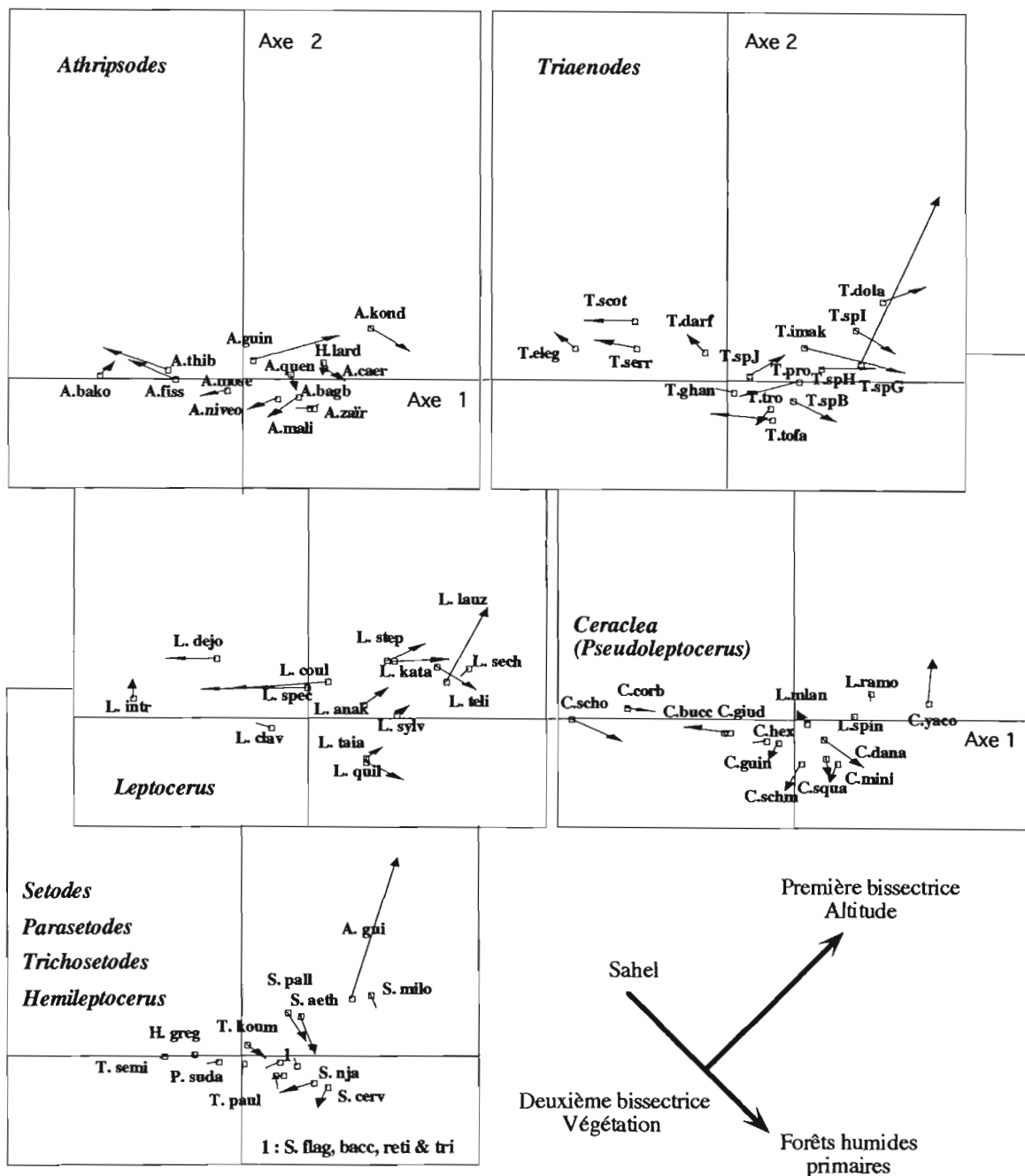
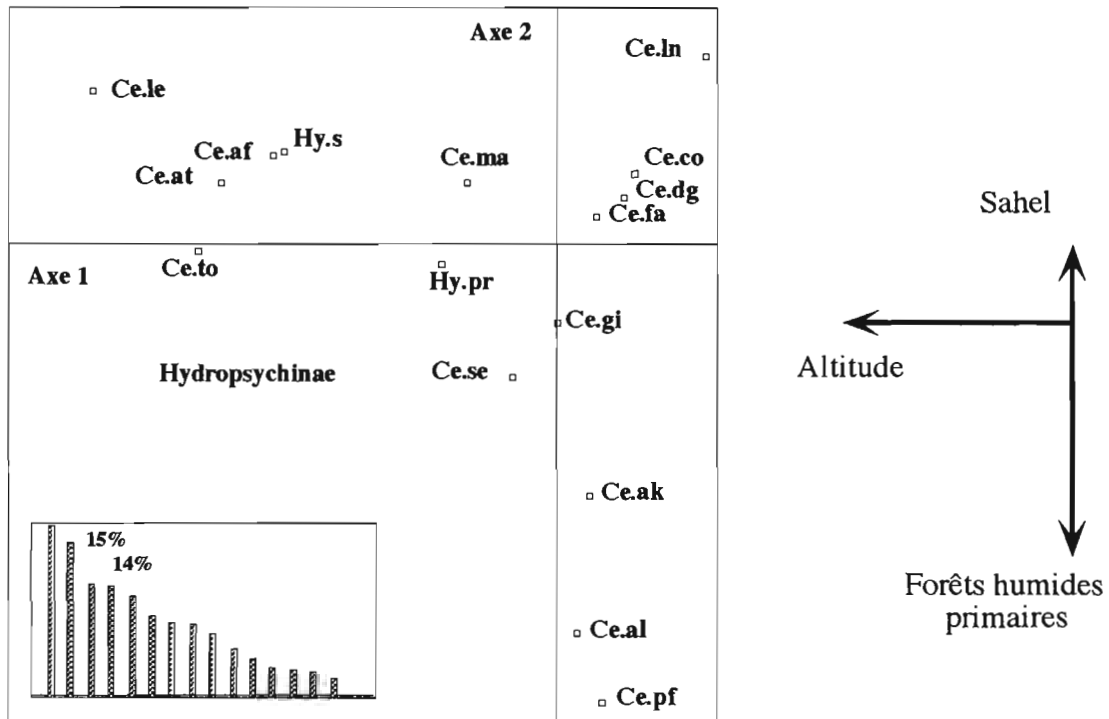
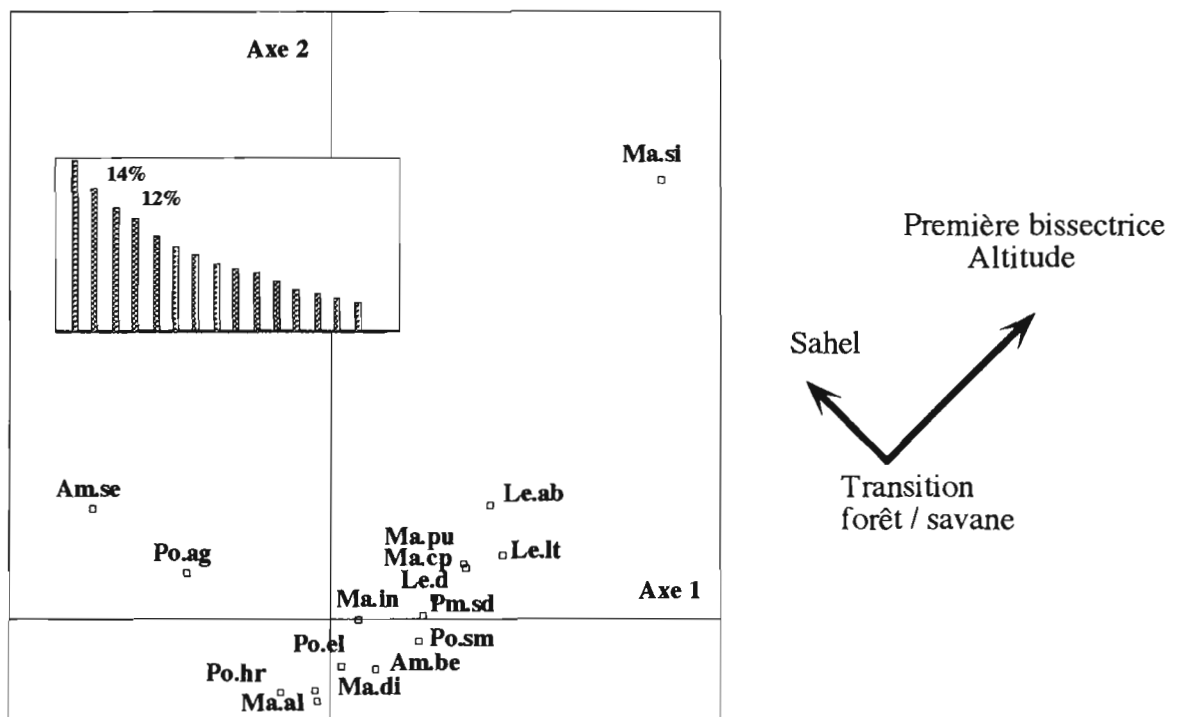


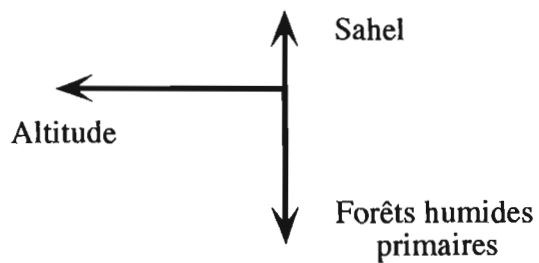
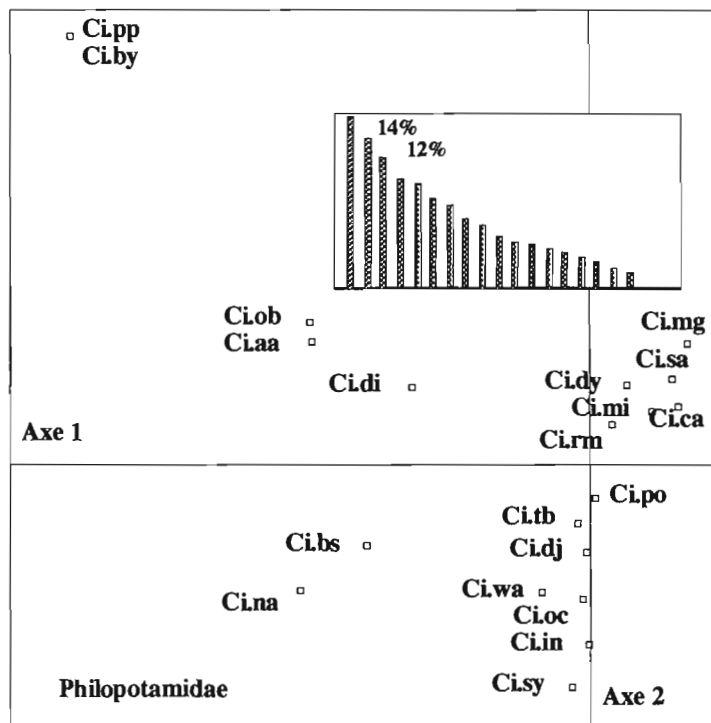
Figure 4-15 : Comparaison des projections des espèces obtenues par AFC (carré) et par analyse sur variables instrumentales.(flèche)  
II : Leptoceridae



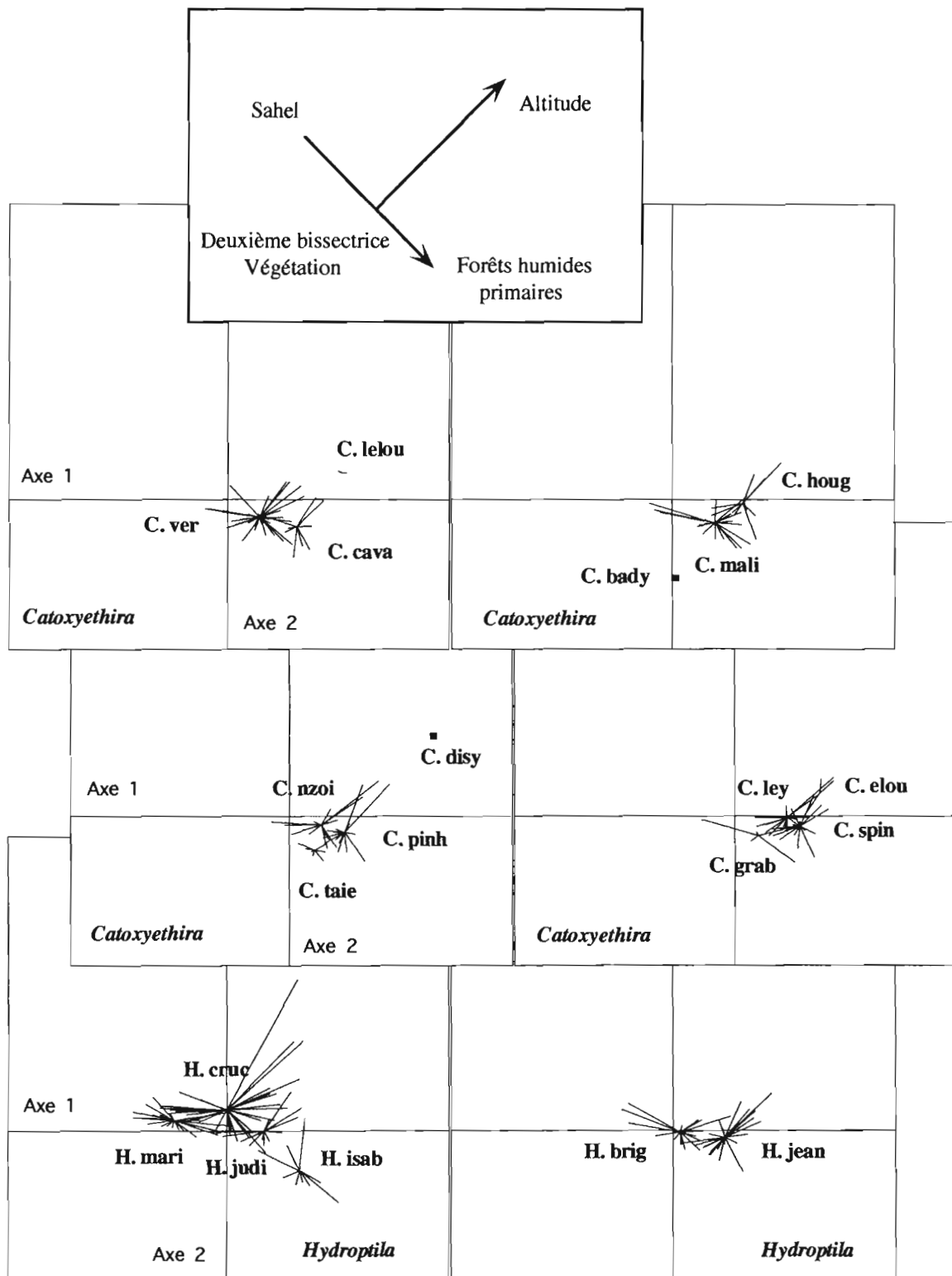
**Figure 4-16 : Analyse factorielle du tableau des Hydropsychinae**  
**Projection des espèces dans le plan formé par les axes 1 et 2**



**Figure 4-17 : Analyse factorielle du tableau des Oestropsinae**  
**Projection des espèces dans le plan formé par les axes 1 et 2**



**Figure 4-18 : Analyse factorielle du tableau des Philopotamidae  
Projection des espèces dans le plan formé par les axes 1 et 2**



**Figure 4-19 : Analyse factorielle du tableau faunistique d'Afrique occidentale  
Projection des occurrences des espèces. I : *Catoxyethira* et *Hydroptila***

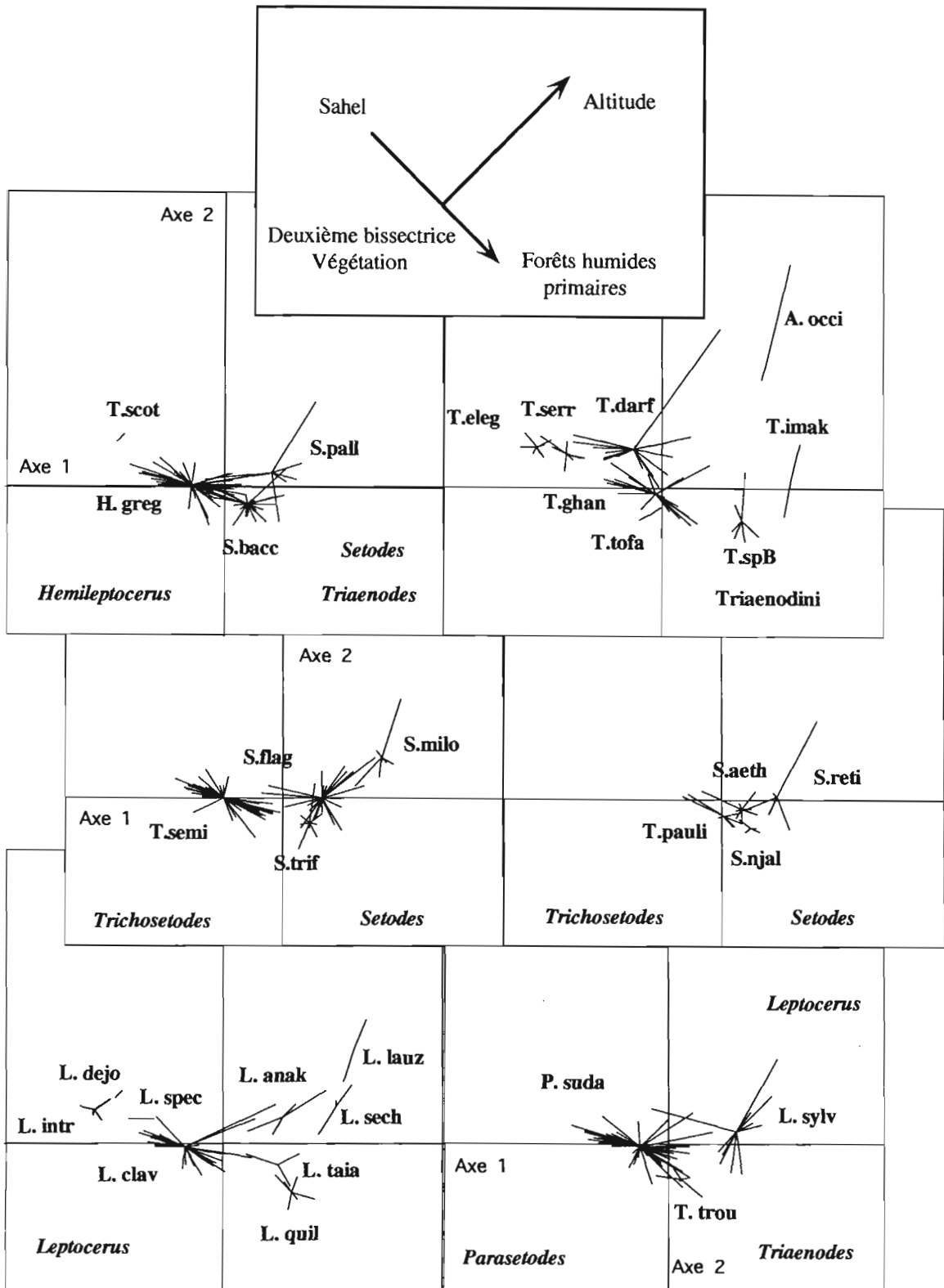


Figure 4-20 : Analyse factorielle du tableau faunistique d'Afrique occidentale. Projection des occurrences des espèces II : Leptocerini, Triaenodini et Setodini

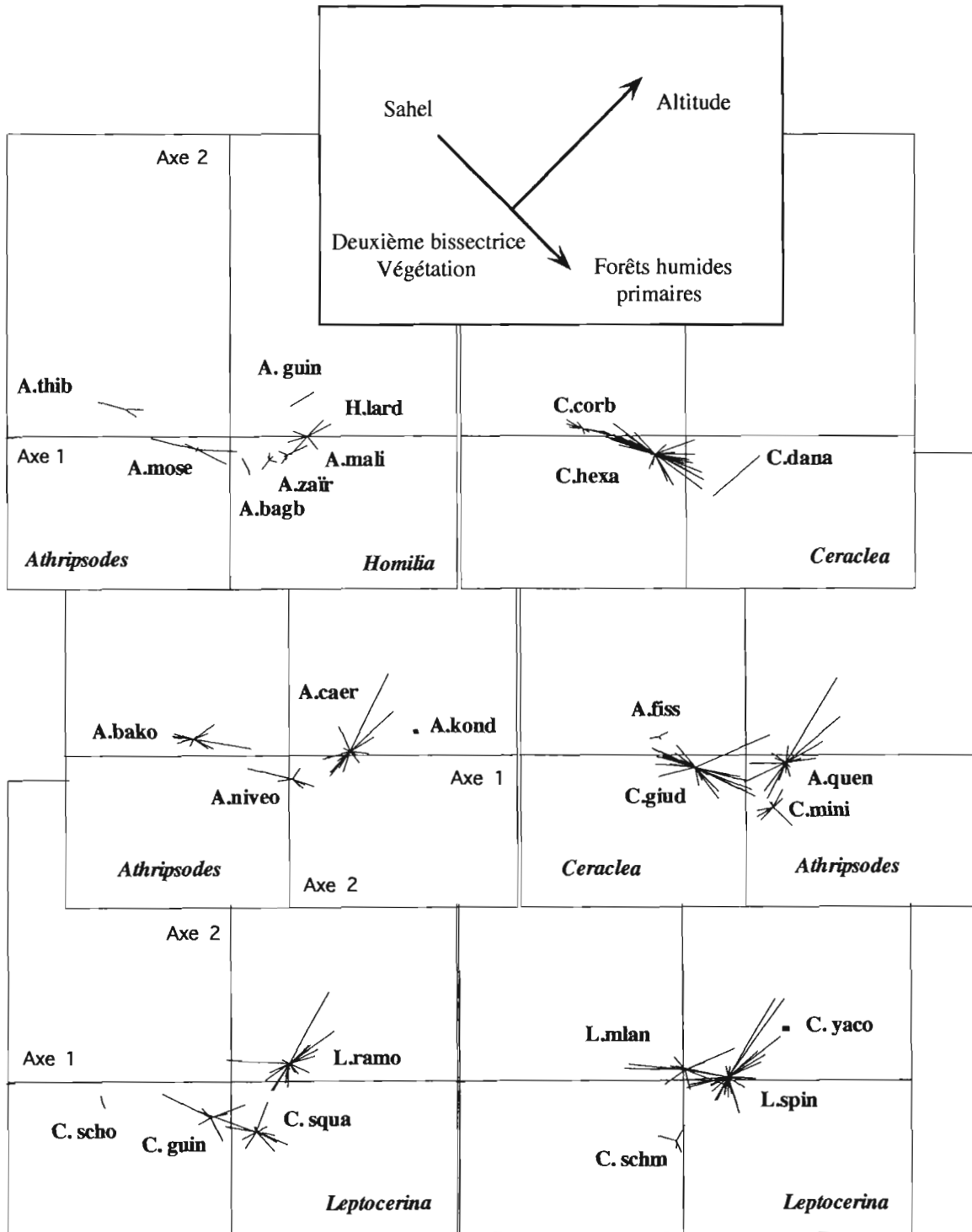


Figure 4-21 : Analyse factorielle du tableau faunistique d'Afrique occidentale  
Projection des occurrences des espèces. II : Athripsodini



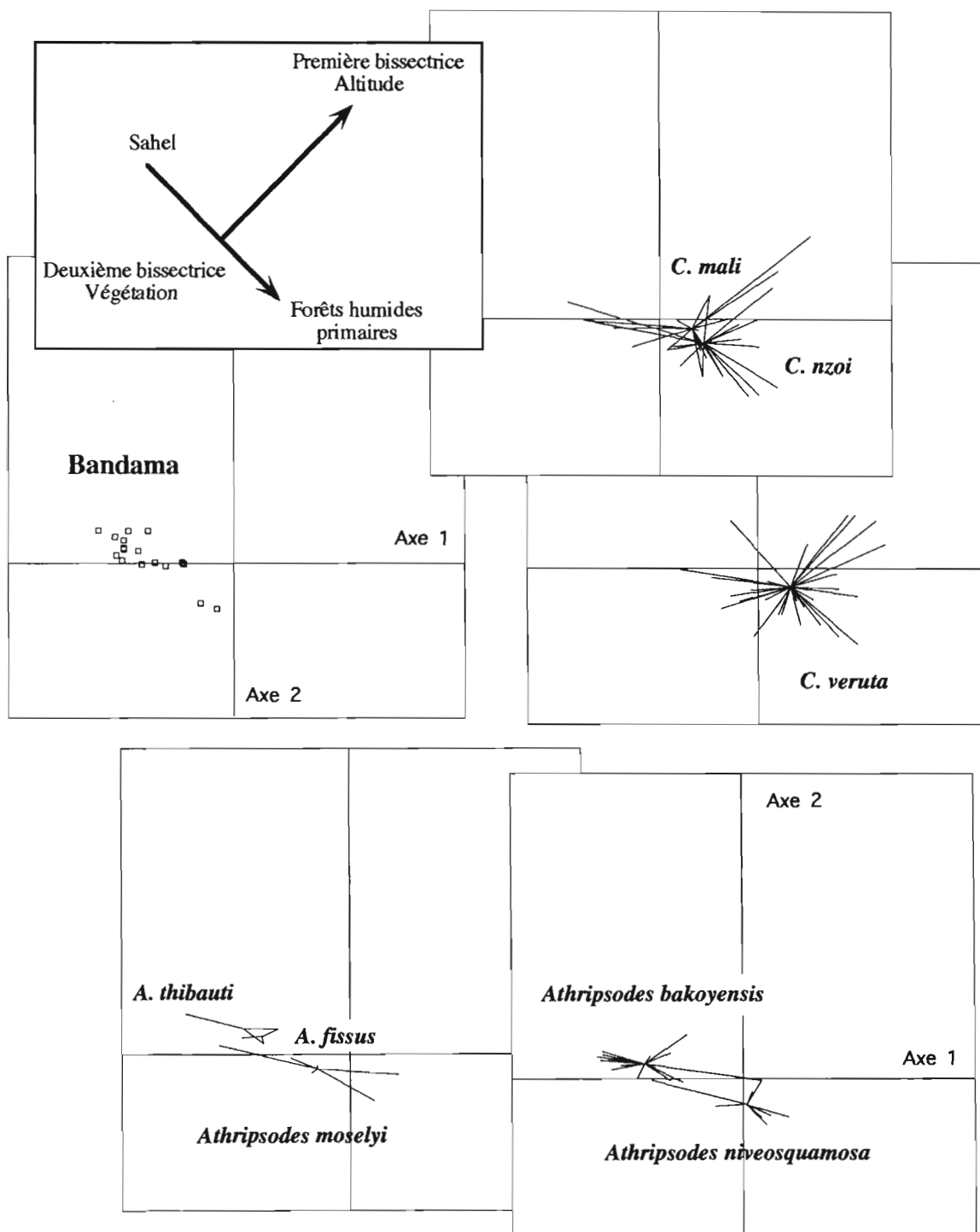


Figure 4-22 : Recherche d'éventuels effets des opérations de lutte contre l'Onchocercose

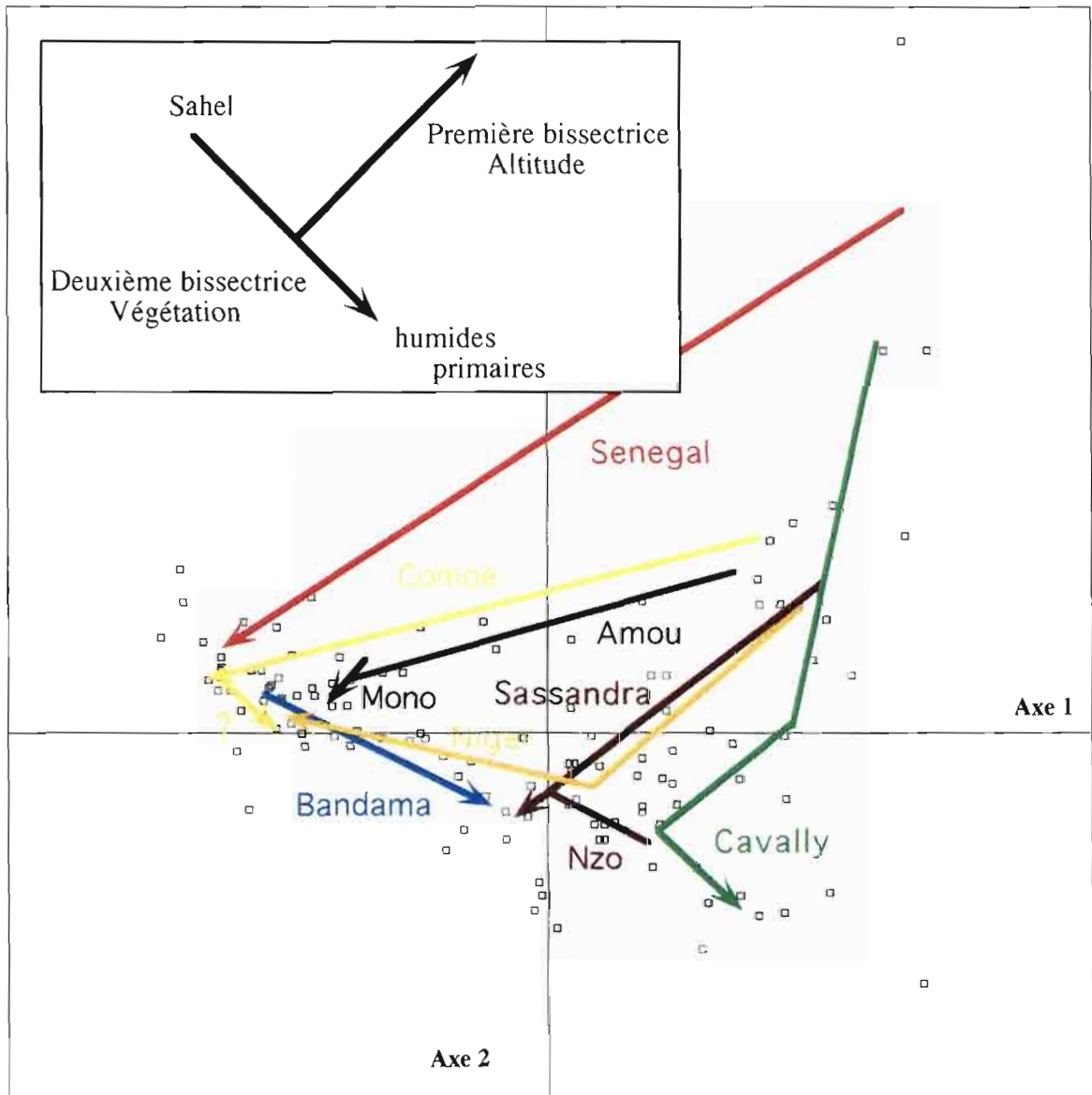


Figure 4-23 : Analyse factorielle du tableau faunistique d'Afrique occidentale  
Projection des zonations longitudinales



# **Chapitre 5**

## **Madagascar**

### **Présentation générale**



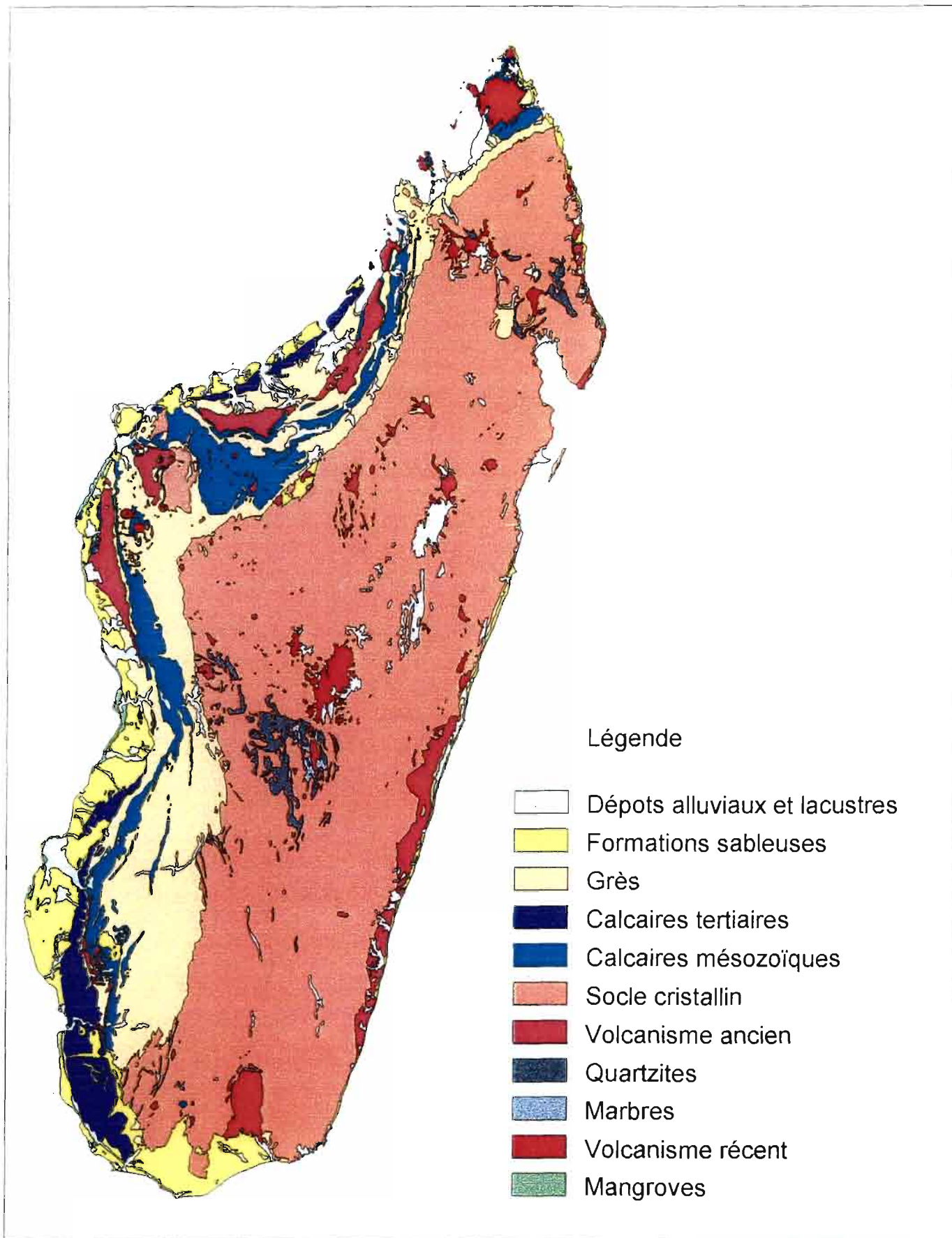


Figure 5-1 : Madagascar. Esquisse géologique (L. Ferry).



Figure 5-2 : Madagascar  
Carte du relief (L. Ferry)

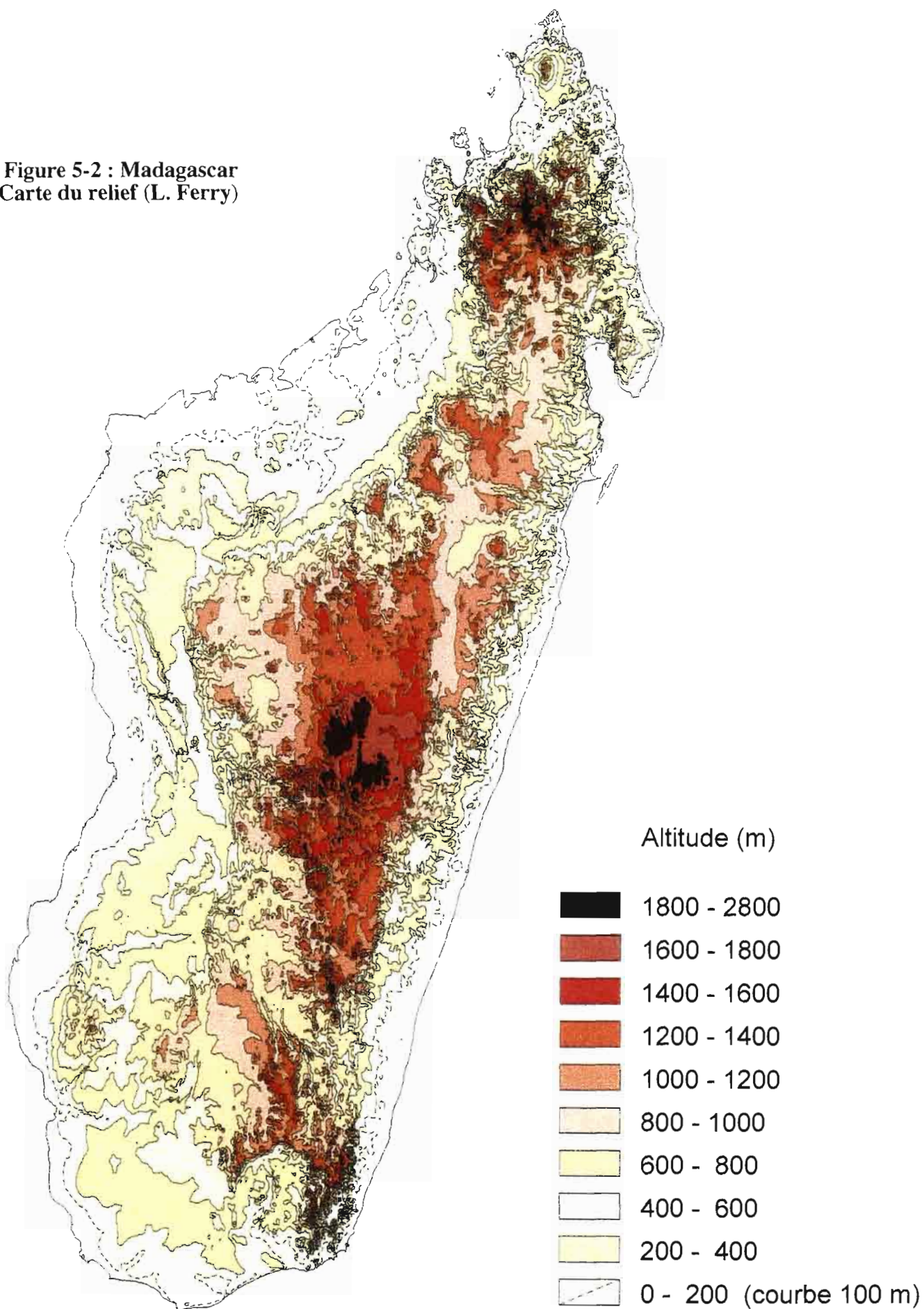






Figure 5-6 : Régions bioclimatiques  
carte simplifiée d'après  
Humbert et Cours Darne (1965)  
Koechlin (1962)

A : région  
B : pluviométrie annuelle  
C : nombre de mois secs  
D : température du mois le plus froid

A	B	C	D
1	> 2000 mm	0	0 à 10 °C
2	> 2000 mm	0	> 15 °C
3	1500 à 2000 mm	0	> 15 °C
4	> 2000 mm	3 à 4	> 20 °C
5	1500 à 2000 mm	1 à 4	10 à 15 °C
6	1500 à 2000 mm	5 à 6	> 20 °C
7	1000 à 1500 mm	5 à 6	10 à 20 °C
8	1000 à 1500 mm	7 à 8	> 20 °C
9	600 à 1000 mm	7 à 8	> 15 °C
10	400 à 600 mm	7 à 8	15 à 20 °C
11	< 400 mm	9 à 11	15 à 20 °C



Température de l'eau à 18H (°C)

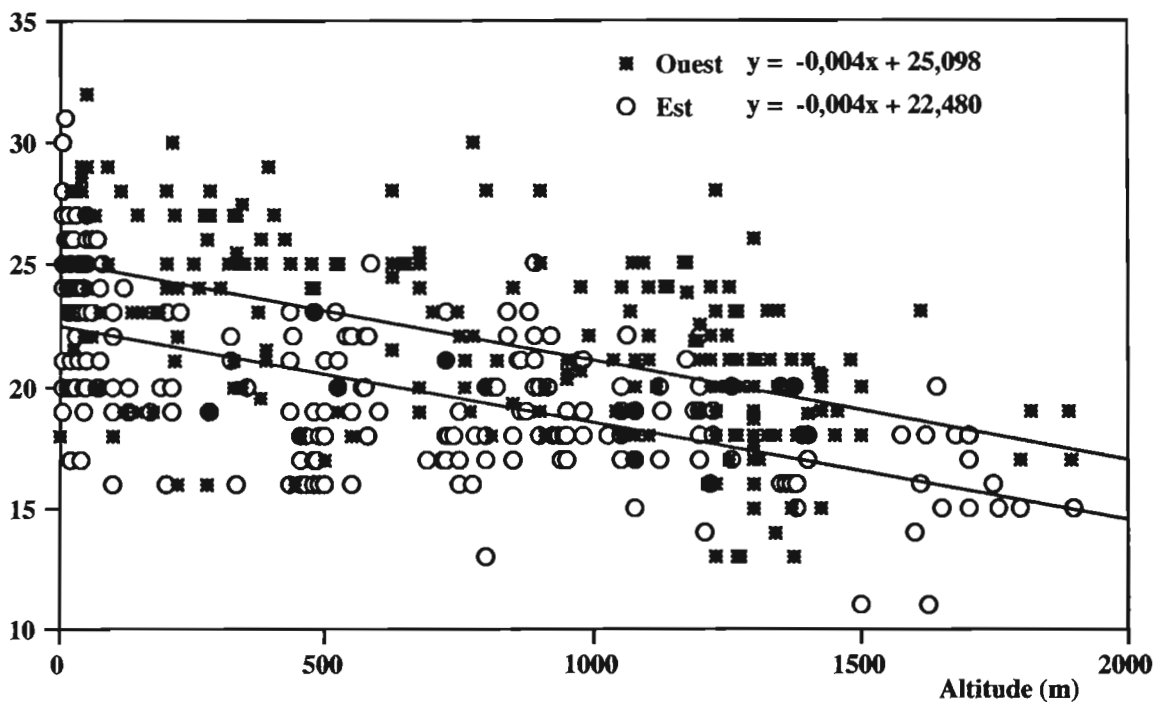


Figure 5-3 : Variations, sur chaque versant, de la température de l'eau à 18 heures en fonction de l'altitude



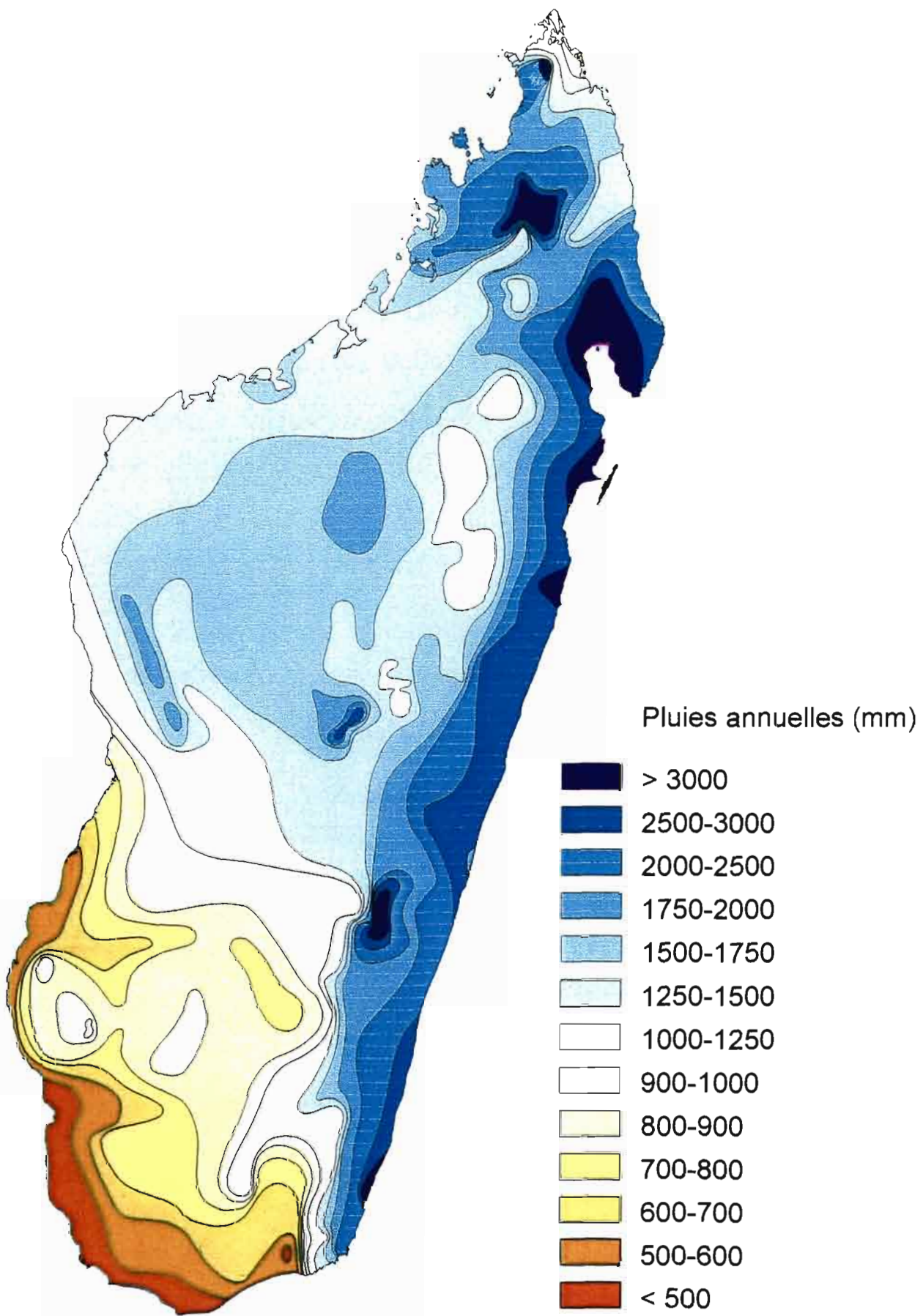
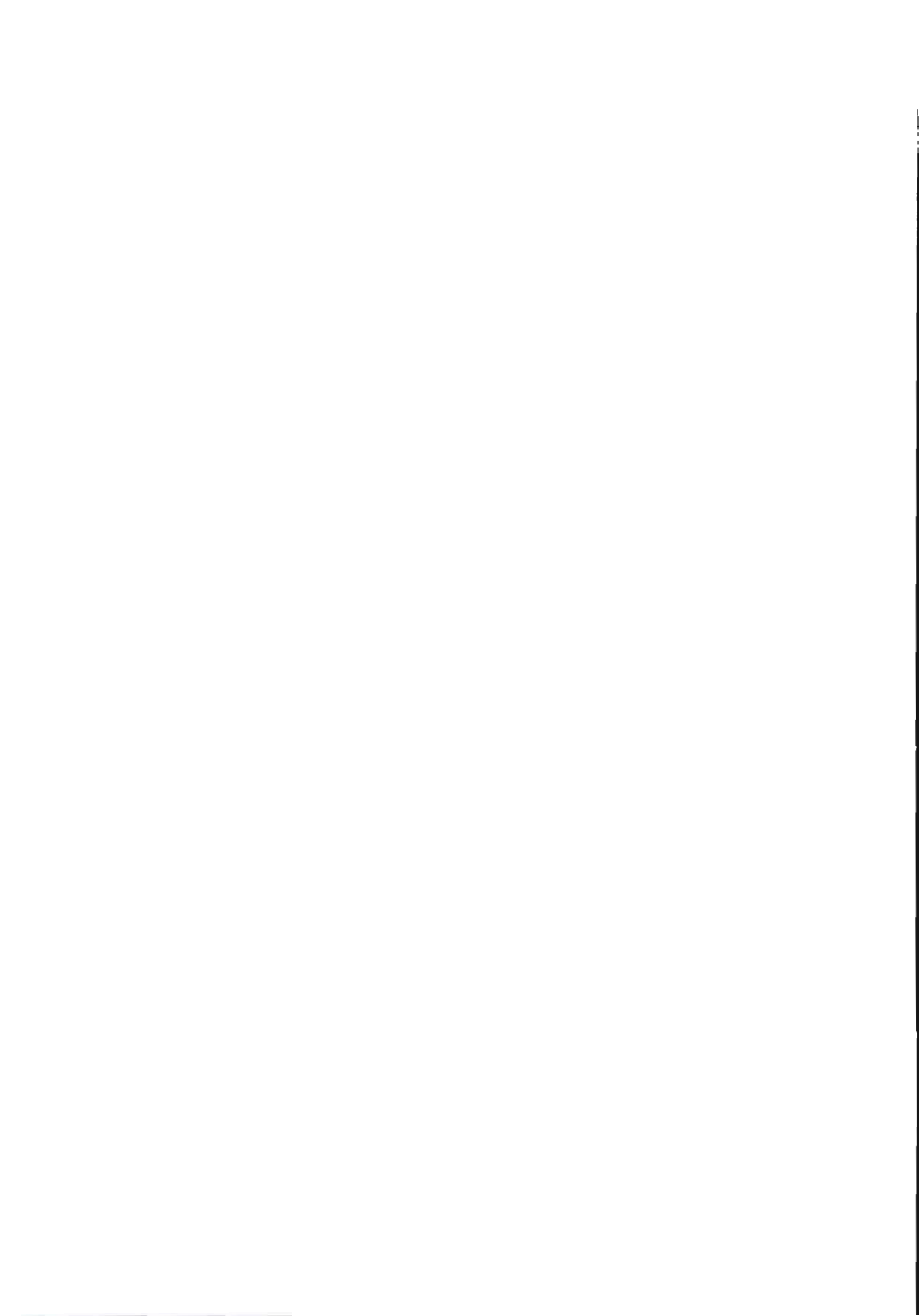
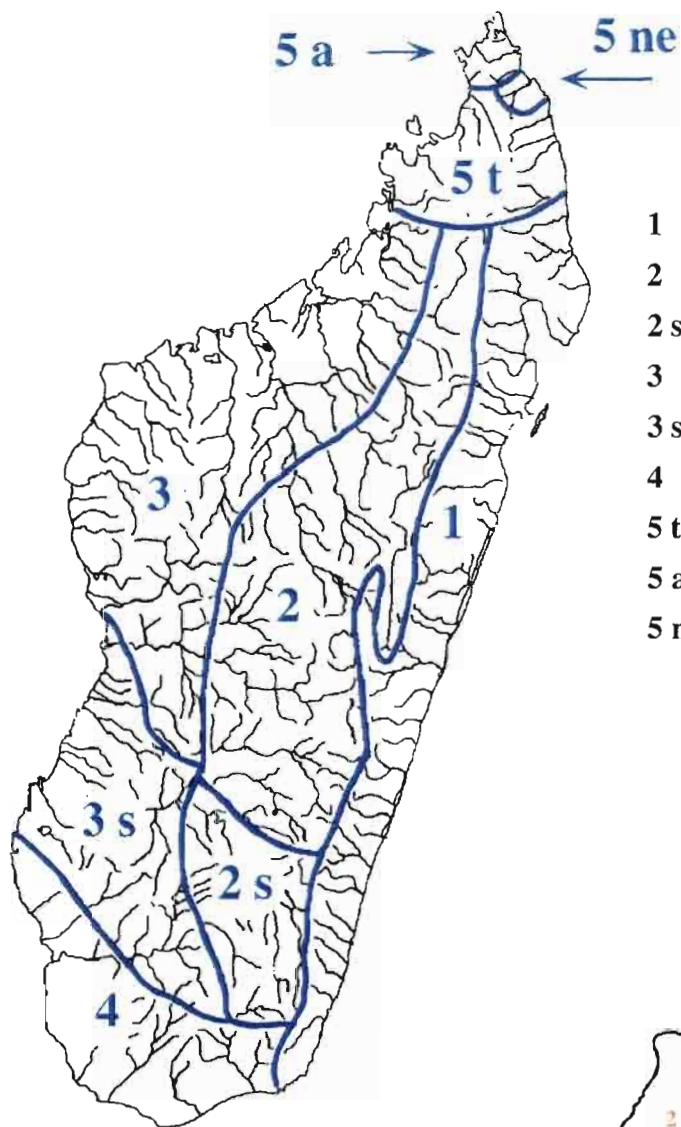


Figure 5-4 : Madagascar. Précipitations annuelles (L. Ferry).



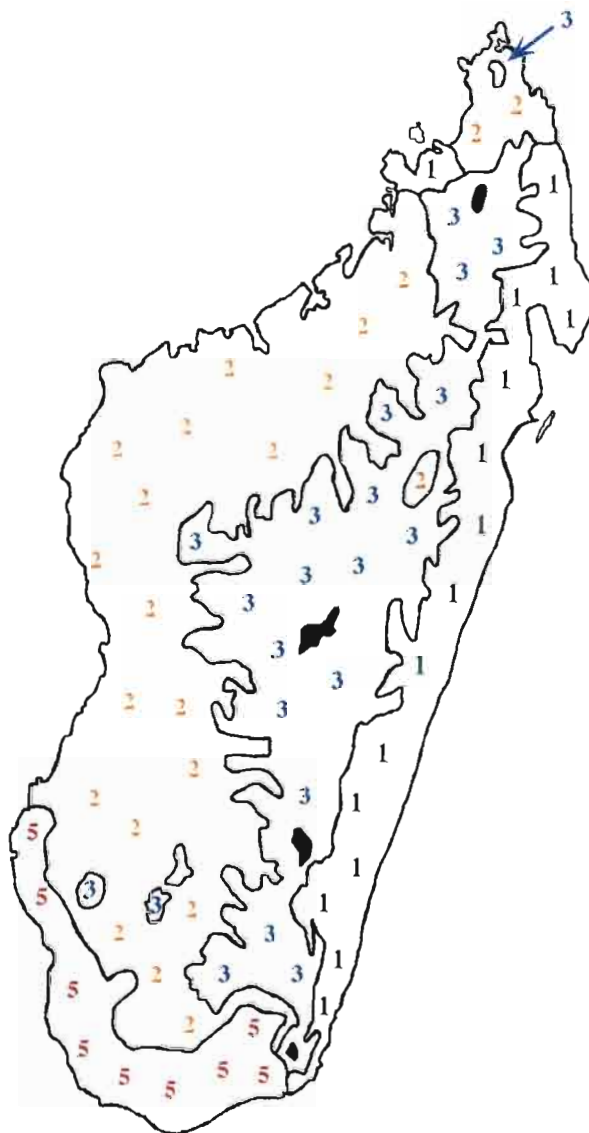


**Figure 5-7**  
**Principaux régimes hydrologiques**  
 (Chaperon et al., 1993)

- 1** Régimes du versant Est
- 2** Régimes des Hautes Terres Centrales
- 2 s** Régimes des Hautes Terres Méridionales
- 3** Régimes du Nord-ouest et de l'Ouest
- 3 s** Régimes du Sud-ouest
- 4** Régimes sahéliens du Sud
- 5 t** Régimes du Tsaratanana
- 5 a** Régimes de la Montagne d'Ambre
- 5 ne** Régimes du Nord-est

**Figure 5-5 : Grandes zones climatiques**

- 1** Tropical humide
- 2** Tropical sec
- 3** Tropical d'altitude
- 4** Tropical de haute montagne
- 5** Semi-aride





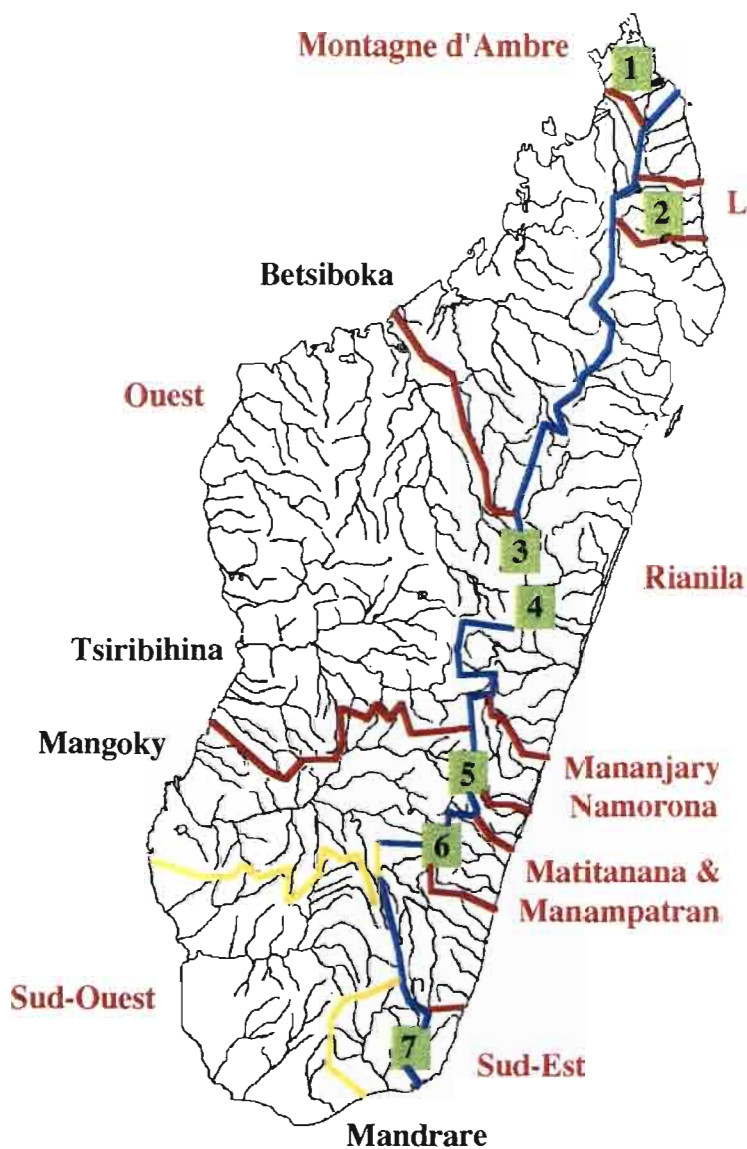
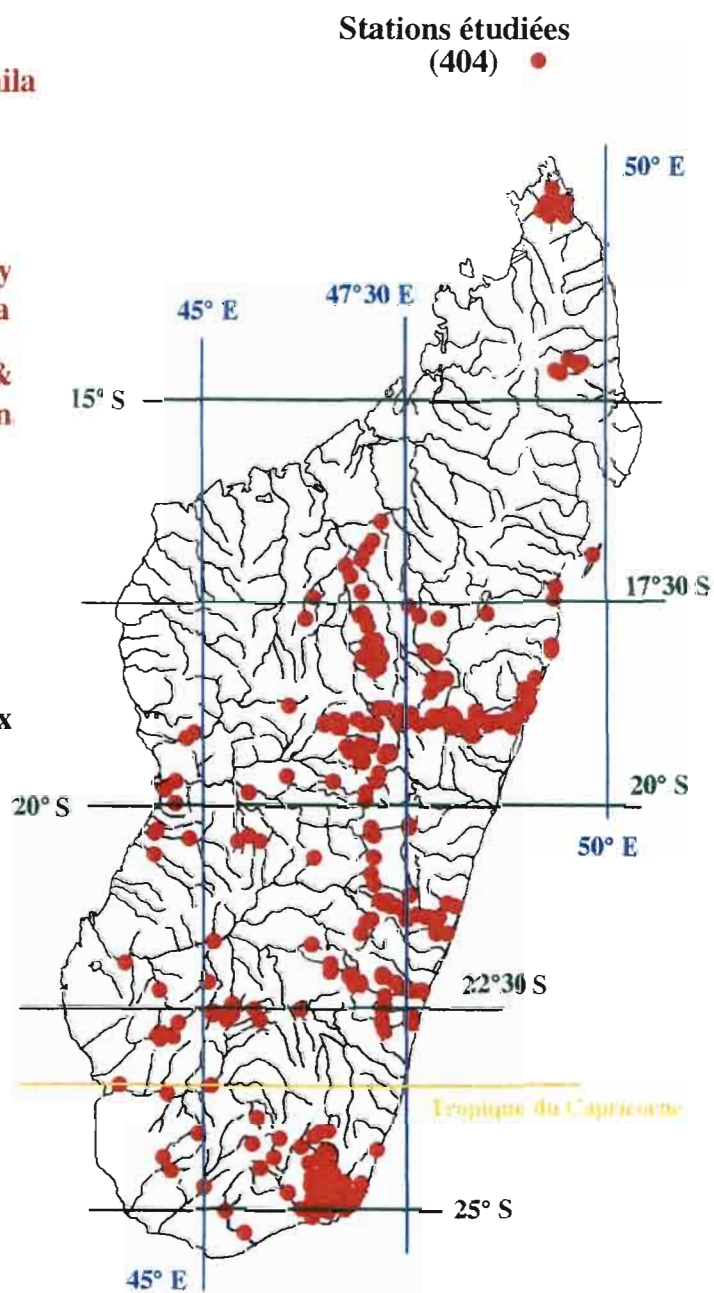


Figure 5-8 :Principales lignes de partage des eaux  
Forêts humides primaires étudiées

- 1 Montagne d'Ambre
- 2 Massif du Marojezy
- 3 Forêts d'Anjozorobe
- 4 Complexe forestier de Lakato / Andasibe
- 5 Forêts de Ranomafana
- 6 Massif de l'Andringitra
- 7 Massif d'Andohahela

Figure 5-9 : Localisation  
des sites de captures



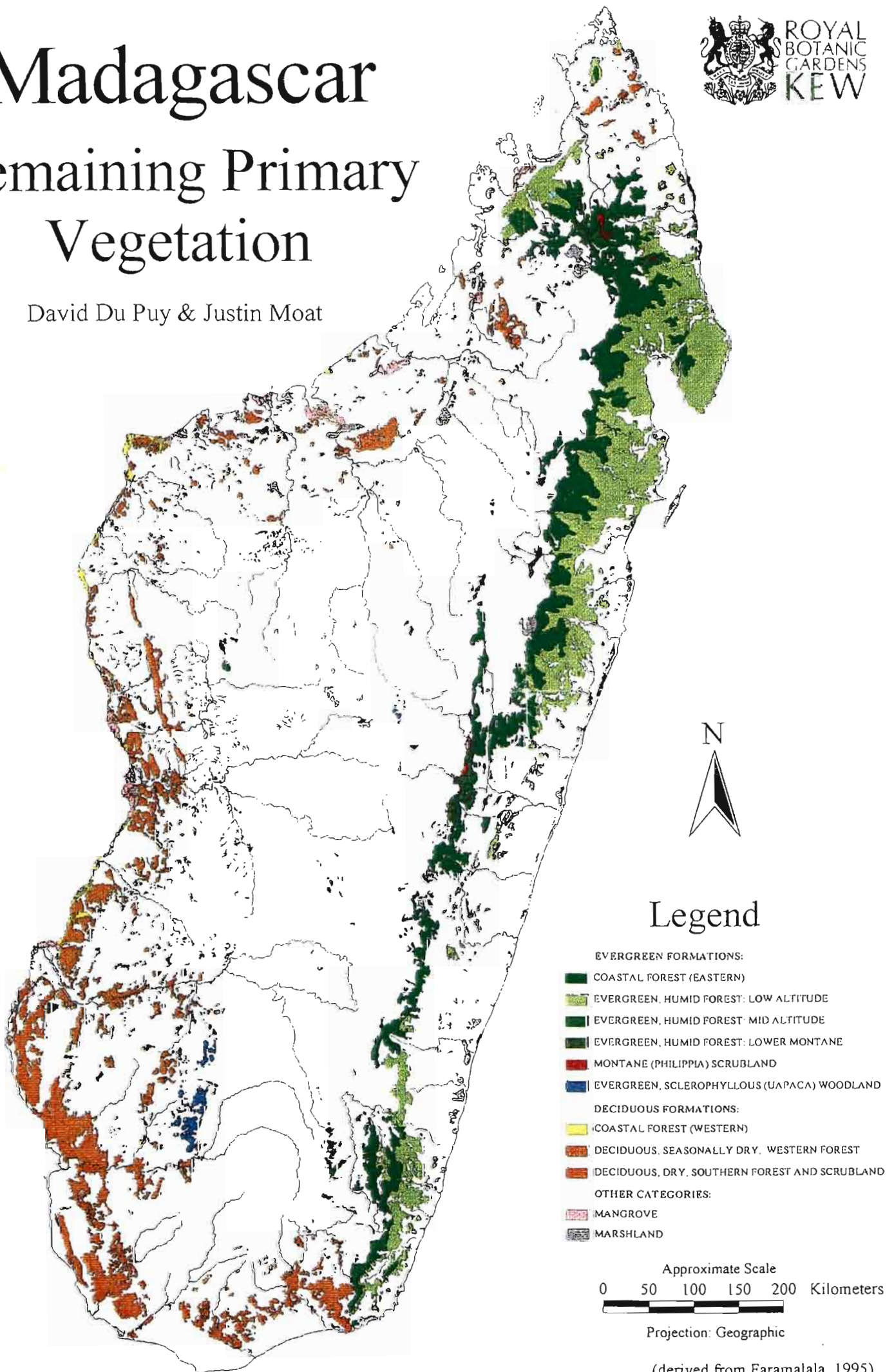




# Madagascar

## Remaining Primary Vegetation

David Du Puy & Justin Moat





**Tableau 5-1 Caractéristiques des principaux bassins étudiés**

Région	Bassin	Superficie (km <sup>2</sup> )	Nombre de sites étudiés	Station hydrologique	Superficie drainée	Débit moyen annuel	Débit (décennale sèche)	Débit (décennale humide)
Sud-Ouest	MANGOKY	55759	27	Banian	50.000	521	339	703
	ONILAHY	32153	8	Tongobory	27.700	145	91,6	172
	MANDRARE	12531	32	Amboasary	12.435	69,5	26,4	132
	MENARANDRA	8608	3	Tranoroa	5.330	30,3	14,2	50,5
	FIHERENANA	7713	7					
	LINTA	5430	2					
	LINTA A ONILAHY	7603	1					
	TSIMANAMPETSOTSA (LAC)	bassin endorhémique	1					
	IHOTRY (LAC)	bassin endorhémique	2					
TARANTSY	petit bassin côtier	3						
Ouest	BETSIBOKA	48784	56	Ambodiroka	11.800	297	214	378
	TSIRIBIHINA	47705	33	Btomba	45.000	987	663	1.340
	MANAMBOLO	14320	3					
	MORONDAVA	6202	3	Dabara	4.640	50,4	36,5	58,5
	MAHARIVO	4398	1					
	Mangoky à Manambolo	petits bassins côtiers	1					
Montagne d'Ambre	IRODO	1280	2					
	ANTONGOMBATO	petit bassin côtier	11					
	SAHANKAZO	petit bassin côtier	5					
	SAHARENANA	petit bassin côtier	3					
Est	RIANILA	7638	37	Brickaville	6000	345	225	485
	IVONDRO	3442	2	Ringa-Ringaa	2560	107	73,3	145
	SAKANILA	1726	2					
	Anove à Ivondro	petits bassins côtiers	5					
	MANGORO	17400	29	Mangoro-gare	3600	88,9	56,7	124
	IVOLOINA	855	4					
	MANANJARY	6984	8	Antsindra	2260	118	96,2	143
	NAMORONA	2075	35	Vohipara	445	12,6	8	18
	MATITANANA	4314	27					
	MANAMPATRANA	3977	24					
LOKOHO	2014	21						
Sud-est	MANAMPANIHY	2212	8					
	EFAHO	4019	13	Fanjihira	195	12	7	19,1
	Efaho à Manampanihy	petits bassins côtiers	3					



## **Chapitre 6**

# **Résultats de l'inventaire écologique malgache**



## Tableau 6-1 : Liste des espèces malgaches décrites ou recensées par le LRSAE

- GLOSSOSOMATIDAE Wallengren, 1891  
*Agapetus* Curtis, 1834  
n. spp. : 2
- HYDROPTILIDAE Stephens, 1836  
*Hydroptila* Dalman, 1819  
*Hydroptila cruciata* Ulmer, 1912  
n. spp. : ind.
- Oxyethira* Eaton, 1873  
n. spp. : ind.
- Dhatrichia* Mosely, 1948  
n. spp. : ind.
- Orthotrichia* Eaton, 1873  
n. spp. : ind.
- Catoxyethira* Ulmer, 1912  
*C. catichae* Gibon & Ranaivoharindriaka, 1995  
*C. decampeii* Gibon, 1995  
*C. mali* (Marlier, 1978)  
*C. namoronae* Gibon, 1995  
*C. razanamiadanae* Gibon, 1995  
*C. robisoni* Gibon & Ranaivoharindriaka, 1995
- PHILOPOTAMIDAE Stephens, 1829  
*Chimarra* Leach, 1815  
*C. dybowskiana* Navàs, 1931  
*C. lacroixi* Navàs, 1921  
n. spp. : 58
- Paulianodes* Ross, 1956  
*P. tsaratananae* Ross, 1956  
n. spp. : 15
- Dolophilodes* Ulmer, 1909  
n. spp. : 2
- Wormaldia* McLachlan, 1865  
*W. pauliani* Ross, 1956  
n. spp. : 9
- HYDROPSYCHIDAE Curtis, 1935  
*Cheumatopsyche* Wallengren, 1891  
*C. madagassa* (Navàs, 1923)  
*C. pallida* (Banks, 1920)  
*C. roscida* (Navàs, 1934)  
*C. vala* Malicky, 1992  
n. spp. : 39
- Hydropsyche* Pictet, 1834  
*H. angulata* (Navàs, 1934)  
*H. longipalpis* Banks, 1920  
*H. palpalis* Navàs, 1936
- Potamyia* Banks, 1900  
n. spp. : 7
- Amphipsyche* McLachlan, 1872  
*A. pellucida* Navàs, 1923  
*A. senegalensis* Brauer,
- Leptonema* Guérin, 1843  
*L. aconicum* Chvojka & Sykora, 1999  
*L. affine* Ulmer, 1905  
*L. conicum* Flint, McAlpine & Ross, 1987  
*L. dispiciens* Navàs, 1935  
*L. madagascariense* Ulmer, 1905  
*L. milae* Sykora, 1964  
*L. nupharum* Flint, McAlpine & Ross, 1987  
*L. zahradniki* Sykora, 1964  
n. sp. : 1
- Macrostemum* Kolenati, 1859  
*M. adpictum* (Navàs, 1934)  
*M. gihannae* Andriambelo & Gibon, sous-presse  
*M. graphicum* (Navàs, 1934)  
*M. lacroixi* (Navàs, 1923)  
*M. langettiferum* Gibon & Andriambelo, sous-presse  
*M. madagascariense* (Ulmer, 1905)  
*M. mainty* Gibon & Andriambelo, sous-presse  
*M. marabe* Gibon & Andriambelo, sous-presse  
*M. obscurum* (Banks, 1920)
- M. placidum* (Navàs, 1935)  
*M. scriptum* Rambur, 1842  
*M. tsilo* Andriambelo & Gibon, sous-presse  
n. spp. : 4
- Aethaloptera* Brauer, 1875  
n. sp. : 1
- Polymorphanus* Walker, 1852  
*P. guttatus* Navàs, 1934
- POLYCENTROPODIDAE Ulmer, 1906  
*Nyctiophylax* Brauer, 1865  
n. spp. : 16
- Polycentropus* Curtis, 1835  
n. sp. : 1
- Pseudoneureclipsis* Ulmer, 1913  
n. spp. : 9
- DIPSEUDOPSIDAE Ulmer, 1904  
*Dipseudopsis* Walker, 1852  
*D. angusta* Ulmer, 1911  
*D. cubitalis* Navàs, 1934  
*D. curvata* Banks, 1920  
*D. discalis* Navàs, 1933  
*D. furcata* Ulmer, 1905  
*D. grammoptera* Navàs, 1934  
*D. itremensis* Ross, 1959  
*D. longispina* Mosely, 1936  
*D. mitrata* Ross, 1959  
*D. morafenobena* Ulmer, 1931  
*D. nossina* Navàs, 1933  
*D. olsoufieffi* Navàs, 1934  
*D. pauliani* Ross & Kingsolver, 1959  
*D. serrata* Ross & Kingsolver, 1959  
*D. seyrigi* Navàs, 1934  
*D. spinigera* Ulmer, 1909  
*D. spinulosa* Navàs, 1934  
*D. unguicularis* Ulmer, 1905  
*D. violacea* Ross, 1959
- ECNOMIDAE Ulmer, 1903  
*Ecnomus* McLachlan, 1864  
n. spp. : 9
- Psychomyiellodes* Mosely, 1931  
n. spp. : 42
- HYALOPSYCHIDAE Lestage, 1925  
*Phylocentropus* Banks, 1907  
n. sp. : 1
- PSYCHOMYIIDAE Curtis, 1835  
*Paduniella* Ulmer, 1913  
n. spp. : ind.
- Lype* McLachlan, 1878  
n. spp. : ind.
- Tinodes* Curtis, 1834  
n. spp. : 5
- GOERIDAE Ulmer, 1903  
*Goera* Stephens, 1829  
n. spp. : 2
- LEPIDOSTOMATIDAE Ulmer, 1903  
*Goerodes* Ulmer, 1907  
*G. brunnea* Ulmer, 1905  
n. spp. : 10
- PISULIIDAE Ross, 1967  
*Dyschimus* Barnard, 1934  
*D. madagascariensis* Stoltze, 1989  
n. sp. : 1
- Pisulia* Marlier, 1943  
n. spp. : 20
- SERICOSTOMATIDAE Stephens, 1836  
*Cheimacheramus* Barnard, 1934  
n. spp. : 4
- HELICOPSYCHIDAE Ulmer, 1906  
*Helicopsyche* Von Siebold, 1856



## Tableau 6-1 : Liste des espèces malgaches décrites ou recensées par le LRSAE

- H. giboni* Johanson, 1997  
n. spp. : 5
- PETROTHRINCIDAE Scott, 1985
- Gyrocarsa* Weaver, 1997  
*G. acuta* Weaver, 1997  
*G. concava* Weaver, 1997  
*G. steineri* Weaver, 1997  
n. spp. : 12
- LEPTOCERIDAE Leach, 1815
- Athripsodes* Billberg, 1820  
*A. furcifer* (Navàs, 1923)  
*A. madagassicus* (Ulmer), 1907  
n. spp. : 36
- Ceraclea* Stephens, 1829  
*C. grandis* (Mosely, 1932)  
n. spp. : 27
- Leptocerina* Mosely, 1932  
n. spp. : 5
- N. g. " *Lolondrano* "  
n. spp. : 56
- N. g. " *Ambrea* "  
n. spp. : 4
- Parasetodes* McLachlan, 1880  
n. spp. : 2
- Oecetis* McLachlan, 1877  
*O. elouardi* Gibon & Randriamasimanana 1998  
*O. goodmani* Randriamasimanana & Gibon 1998  
*O. hertui* Randriamasimanana & Gibon 1999  
*O. lantoyae* Randriamasimanana & Gibon 1998  
*O. legrandi* Randriamasimanana & Gibon 1998  
*O. marojejyensis* Randriamasimanana & Gibon 1999  
*O. mbeloae* Randriamasimanana et Gibon 1998  
*O. olgae* Gibon & Randriamasimanana 1998  
*O. oliae* Gibon & Randriamasimanana 1999  
*O. pilakai* Randriamasimanana et Gibon 1998  
*O. spinifera* Randriamasimanana et Gibon 1998  
*O. stepheni* Randriamasimanana & Gibon 1999  
*O. sylveri* Randriamasimanana & Gibon 1998  
*O. tampoloensis* Randriamasimanana & Gibon 1999  
*O. rivieri* Randriamasimanana & Gibon 2000  
*O. jeannettae* Randriamasimanana & Gibon 2000  
*O. anjiro* Randriamasimanana & Gibon 2000  
*O. landiae* Randriamasimanana & Gibon 2000  
*O. ambatoma* Randriamasimanana & Gibon 2000  
*O. riakae* Randriamasimanana & Gibon 2000  
*O. anandra* Randriamasimanana & Gibon 2000  
*O. zaeliae* Randriamasimanana & Gibon 2000  
n. spp. : 2
- Leptocerus* Leach, 1915  
*L. mailei* Gibon & Randriamasimanana, 2000  
n. spp. : 7
- Setodes* Rambur, 1842  
*S. fabiennae* Gibon & Randriamasimanana, sous-presse  
*S. heryae* Randriamasimanana & Gibon, sous-presse  
*S. madagasca* Randriamasimanana & Gibon, sous-presse  
*S. reynae* Randriamasimanana & Gibon, sous-presse  
*S. orientalis* Randriamasimanana & Gibon, sous-presse
- Adicella* McLachlan, 1877  
n. spp. : 4
- Triaenodes* McLachlan, 1865  
*T. apicatus* Navàs, 1933  
*T. bifasciatus* Navàs, 1933  
*T. insularis* Navàs, 1930  
n. spp. : 15
- CALAMOCERATIDAE Ulmer, 1905
- Anisocentropus* McLachlan, 1863  
*A. voeltzkowi* Ulmer, 1909  
n. sp. : 1

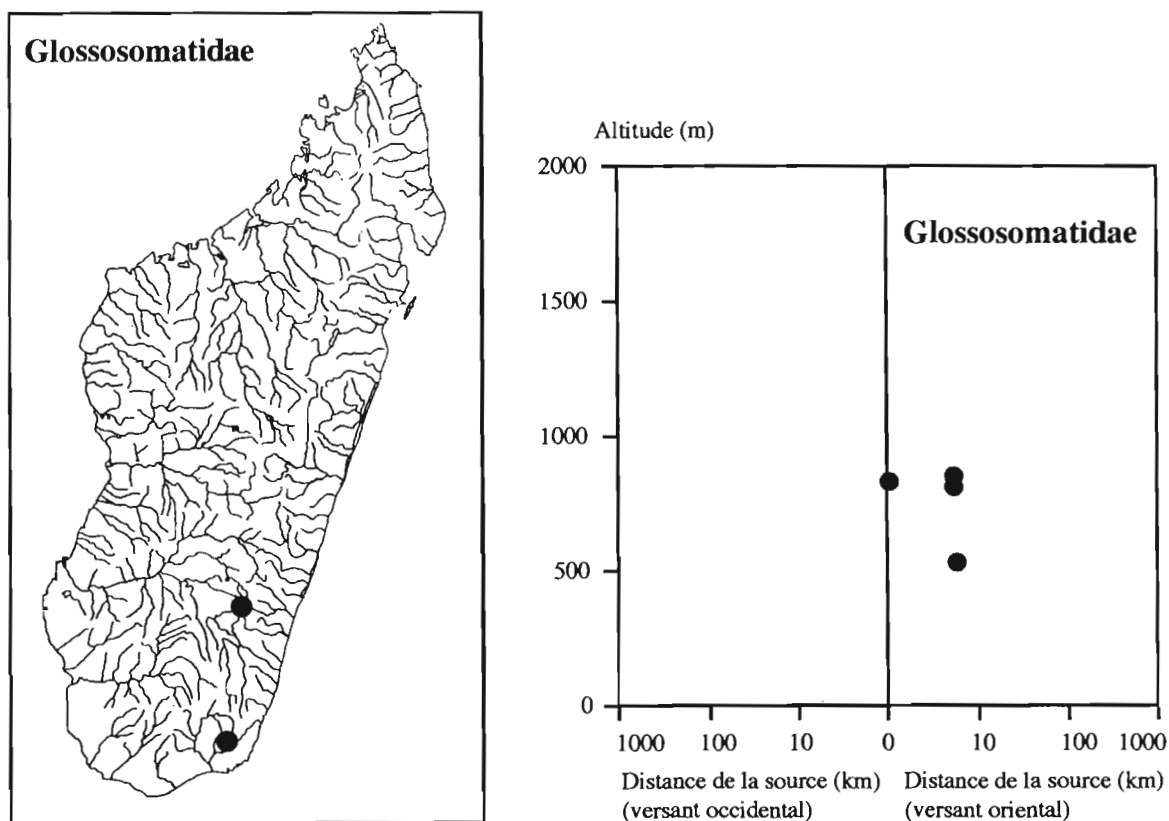
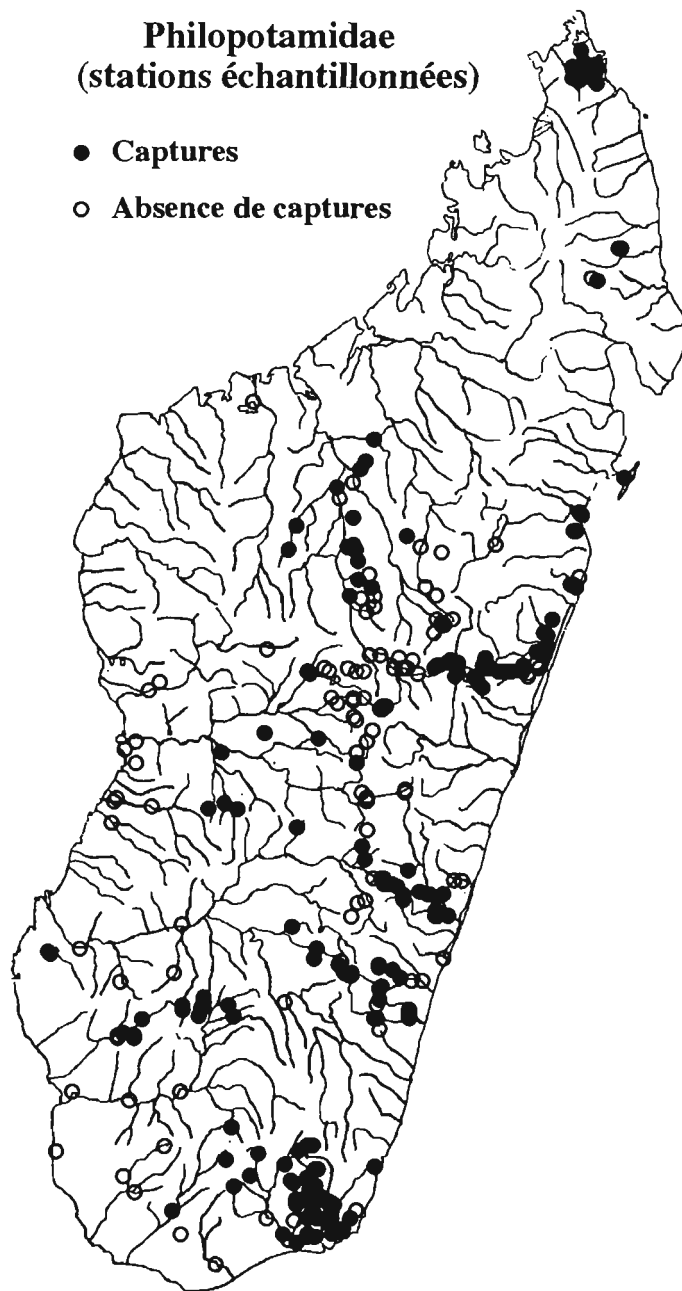


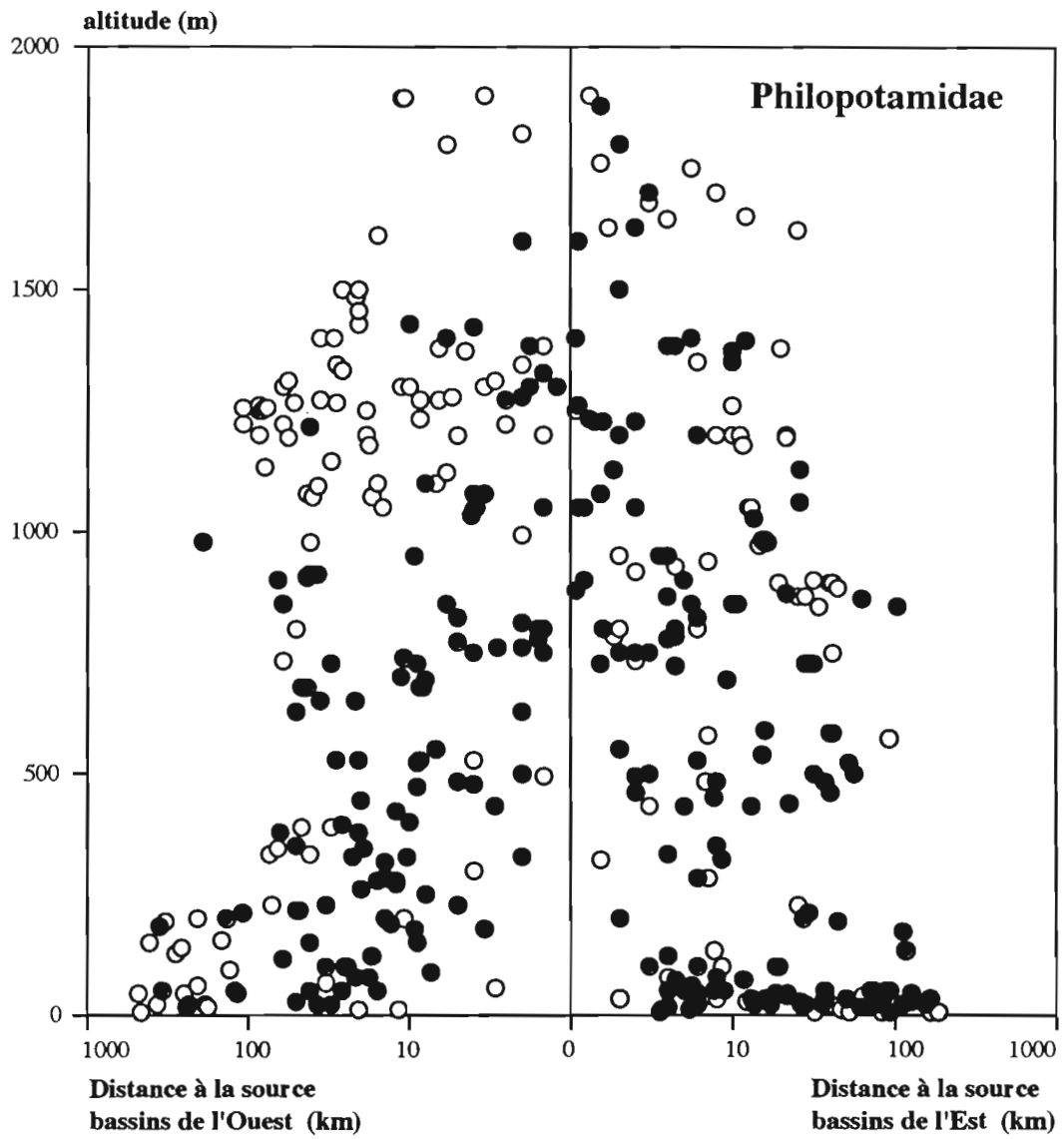
Figure 6-1 : Glossosomatidae : Carte et profil écologique des captures

Richesse spécifique	Af. Sud/1993	Mad./1994	Mad./1999	endémisme
Genre :				malgache
<i>Chimarra</i>	11	1	60	98%
<i>Dolophilodes</i>	4	0	3	100%
<i>Wormaldia</i>	0	1	10	100%
<i>Paulianodes</i>	0	1	17	100%

Tableau 6-2 : Richesses comparées des faunes sud-africaines et malgaches



**Figure 6-2 : Philopotamidae : Carte des localités de capture**



**Figure 6-3 : Philopotamidae**  
**Profil écologique des localités de capture**

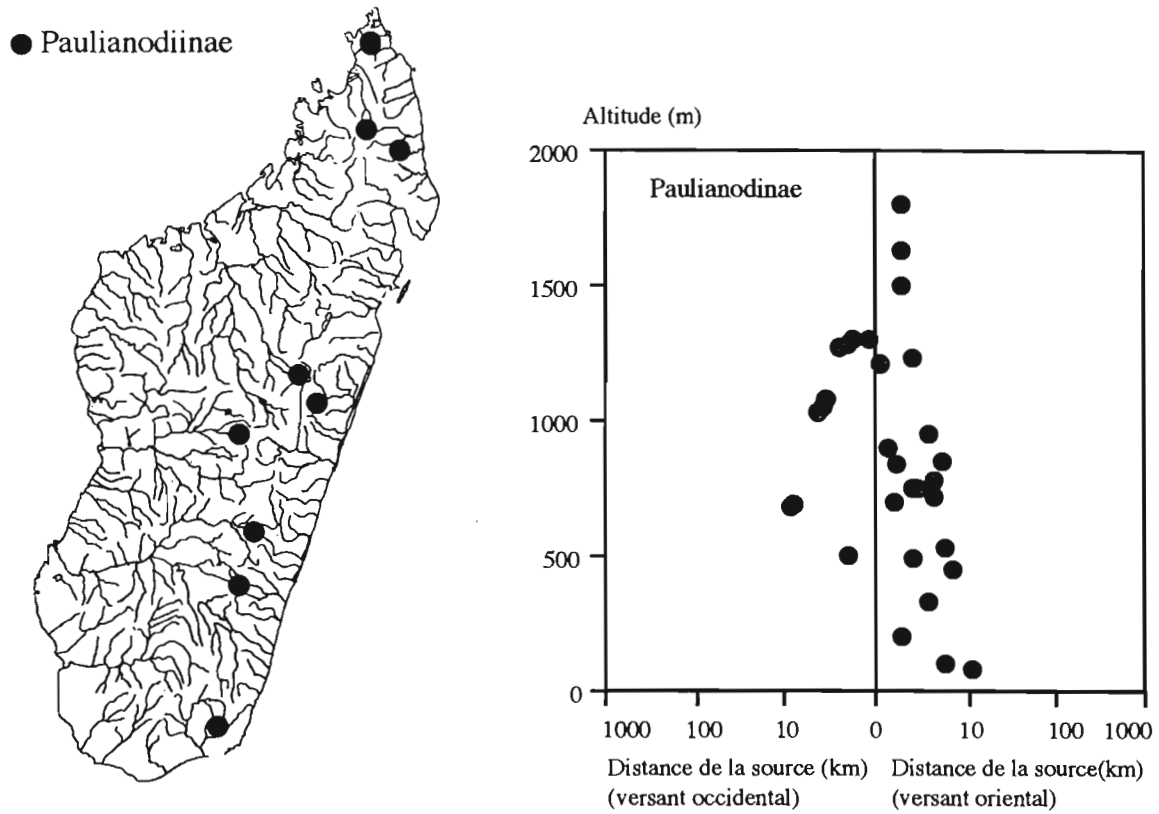


Figure 6-4 : Paulianodiinae : Carte et profil écologique des localités de captures

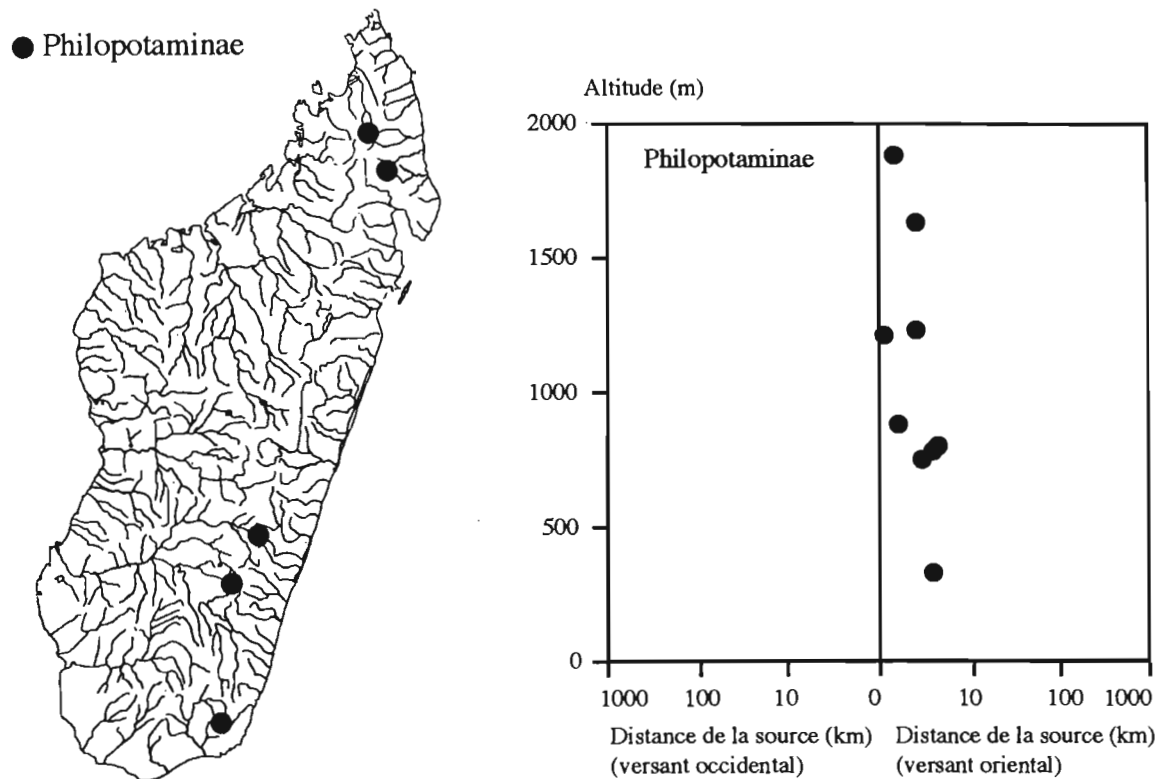


Figure 6-5 : Philopotaminae : Carte et profil écologique des localités de capture

Genre	sp.		Ambre	Marojezy	Rianila	Namorona	Manamp.	Andohahela
<i>Chimarra</i>	AB	1						
<i>Chimarra</i>	AM	4						
<i>Chimarra</i>	AC	1						
<i>Chimarra</i>	Q	7						
<i>Chimarra</i>	Z	1						
<i>Paulianodes</i>	G	4						
<i>Paulianodes</i>	H	7						
<i>Chimarra</i>	AU	7						
<i>Chimarra</i>	AV	18						
<i>Chimarra</i>	BB	3						
<i>Chimarra</i>	BA	3						
<i>Chimarra</i>	BC	5						
<i>Chimarra</i>	BD	6						
<i>Chimarra</i>	BG	2						
<i>Chimarra</i>	BI	1						
<i>Chimarra</i>	AZ	4						
<i>Chimarra</i>	BH	1						
<i>Wormaldia</i>	G	1						
<i>Wormaldia</i>	H	1						
<i>Wormaldia</i>	I	1						
<i>Wormaldia</i>	J	1						
<i>Wormaldia</i>	K	1						
<i>Wormaldia</i>	L	1						
<i>Paulianodes</i>	O	4						
<i>Paulianodes</i>	Q	2						
<i>Paulianodes</i>	R	2						
<i>Chimarra</i>	AO	3						
<i>Chimarra</i>	BJ	1						
<i>Chimarra</i>	H	1						
<i>Chimarra</i>	AJ	4						
<i>Chimarra</i>	BE	1						
<i>Chimarra</i>	BF	1						
<i>Paulianodes</i>	I	1						
<i>Paulianodes</i>	J	1						
<i>Paulianodes</i>	L	2						
<i>Paulianodes</i>	M	4						
<i>Chimarra</i>	AL	16						
<i>Chimarra</i>	AD	1						
<i>Chimarra</i>	U	3						
<i>Chimarra</i>	P	3						
<i>Chimarra</i>	T	2						
<i>Wormaldia</i>	E	1						
<i>Wormaldia</i>	F	1						
<i>Paulianodes</i>	P	3						
<i>Chimarra</i>	AE	4						
<i>Chimarra</i>	L	17						
<i>Chimarra</i>	J	7						
<i>Chimarra</i>	AF	11						
<i>Chimarra</i>	M	1						
<i>Chimarra</i>	N	1						
<i>Chimarra</i>	K	2						
<i>Dolophilodes</i>	A	1						
<i>Dolophilodes</i>	B	1						
<i>Paulianodes</i>	C	1						
<i>Paulianodes</i>	D	1						
<i>Paulianodes</i>	E	2						
<i>Chimarra</i>	AG	7						
<i>Chimarra</i>	F	2						
<i>Chimarra</i>	G	1						
<i>Chimarra</i>	AP	1						
<i>Wormaldia</i>	D	1						
<i>Dolophilodes</i>	C	1						
<i>Paulianodes</i>	A	4						
<i>Paulianodes</i>	F	4						
<i>Paulianodes</i>	K	1						

Tableau 6-3 : Présence des Philopotamidae dans les zones forestières

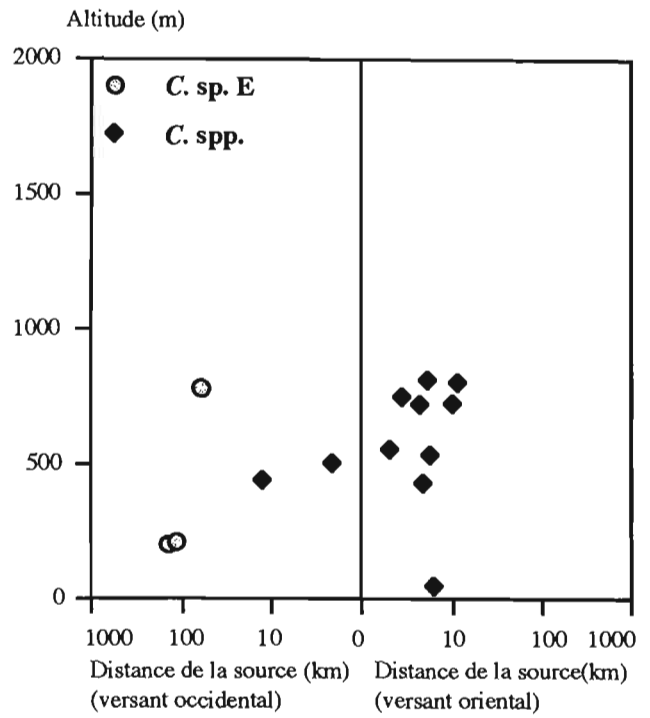
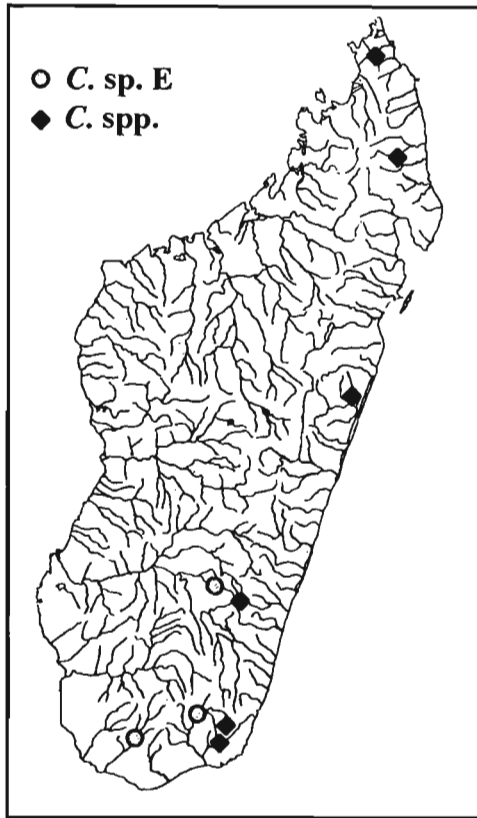
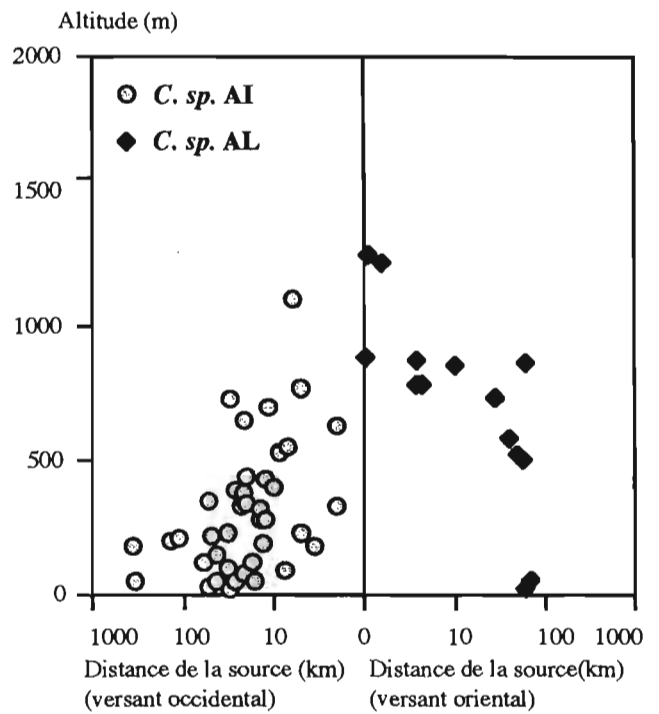
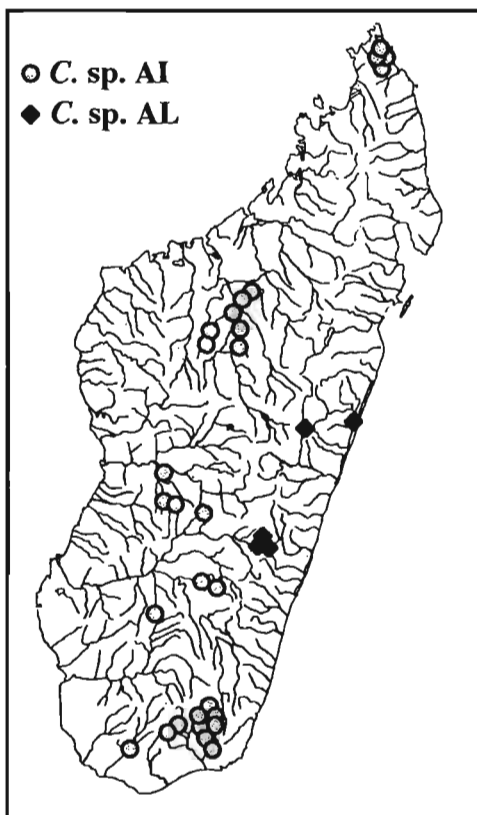


Figure 6-6 : *Chimarra* du groupe archaïque  
Carte et profil écologique des localités de captures



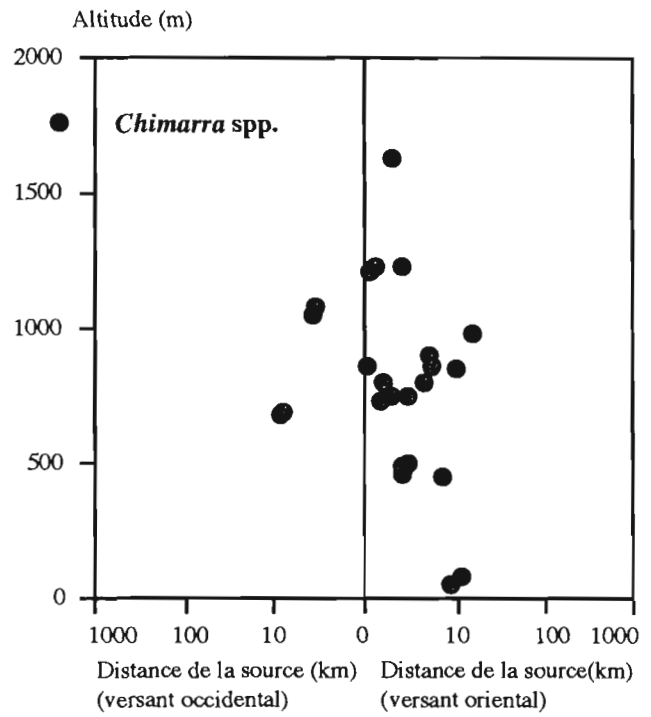
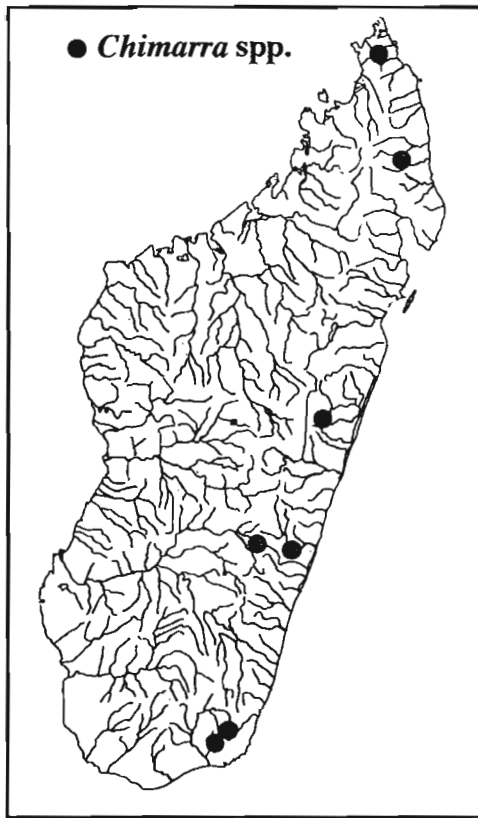
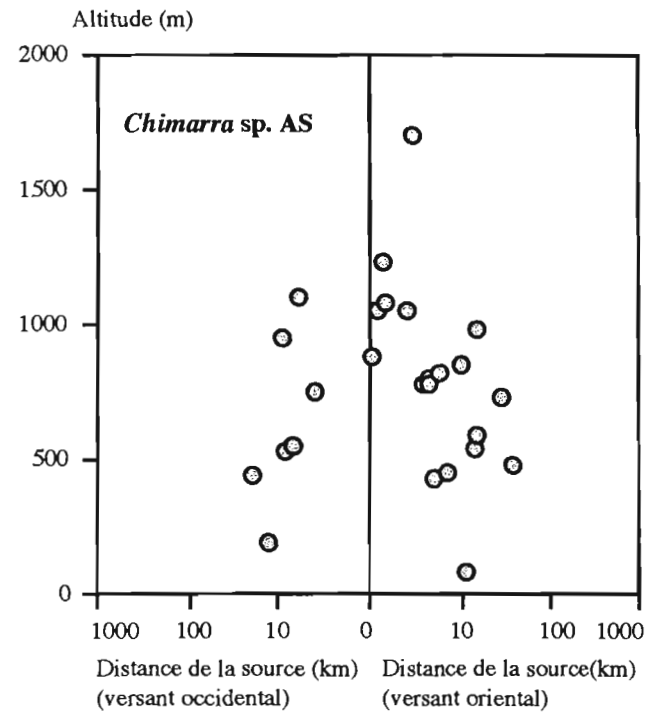
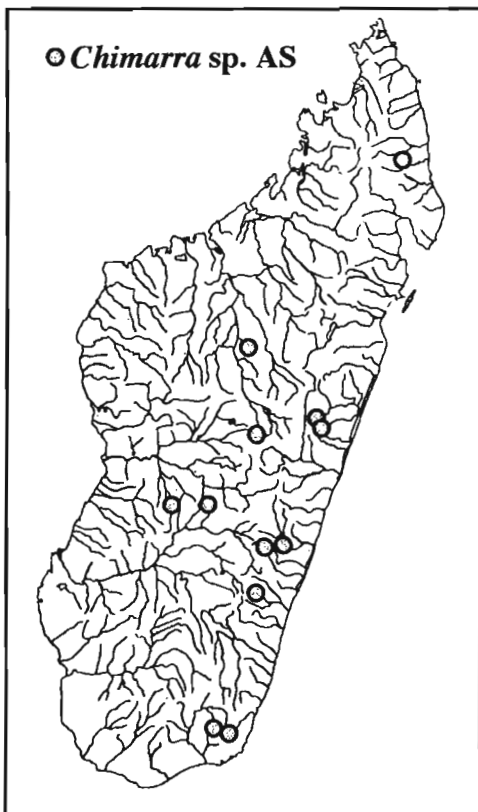


Figure 6-7 : *Chimarra* du groupe des géants  
Carte et profil écologique des localités de capture





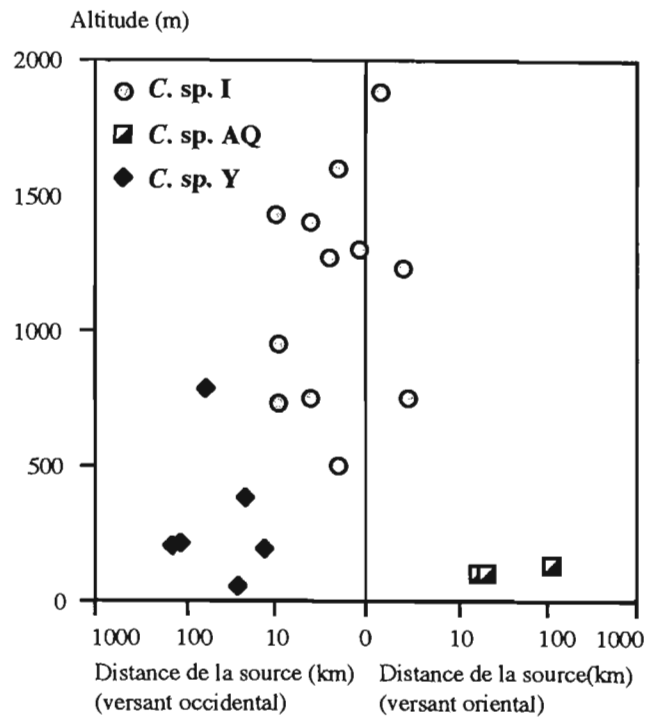
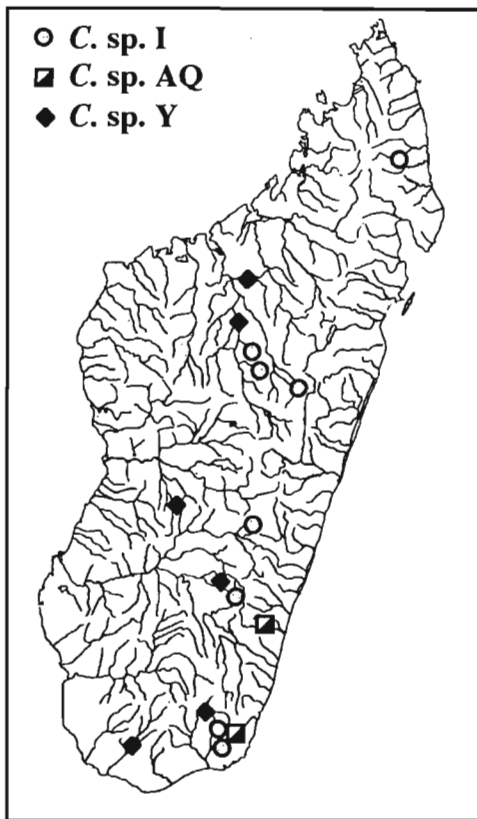
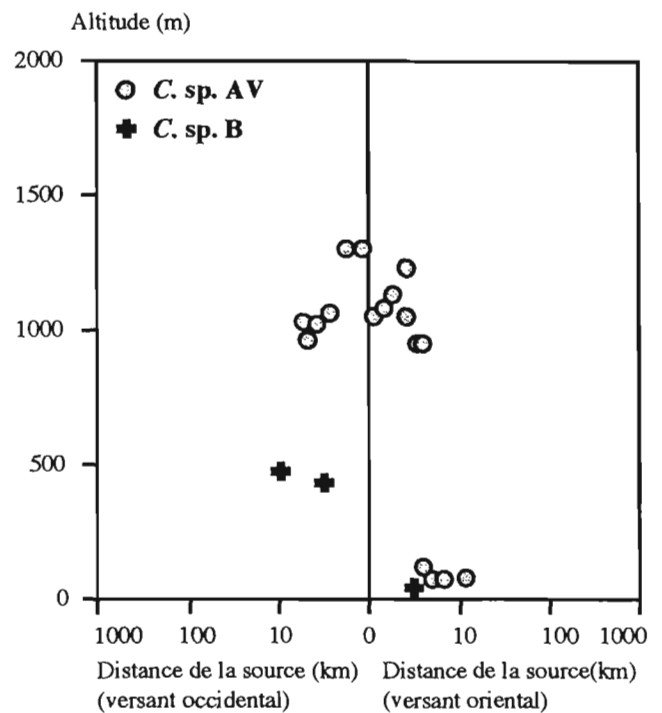
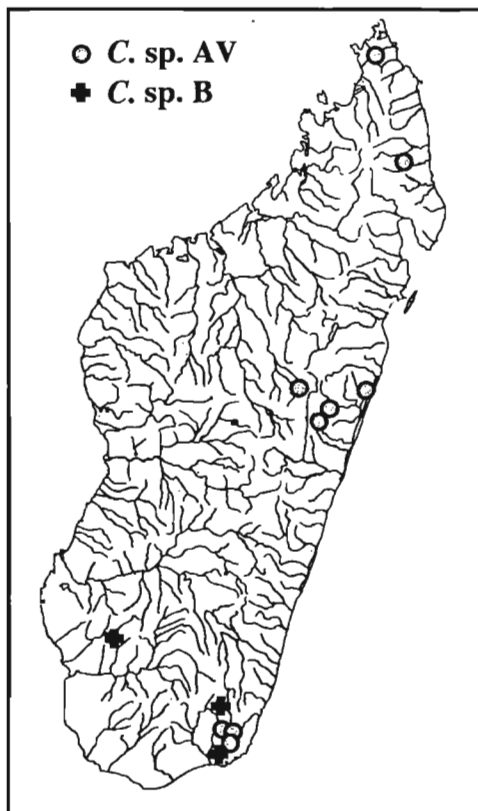
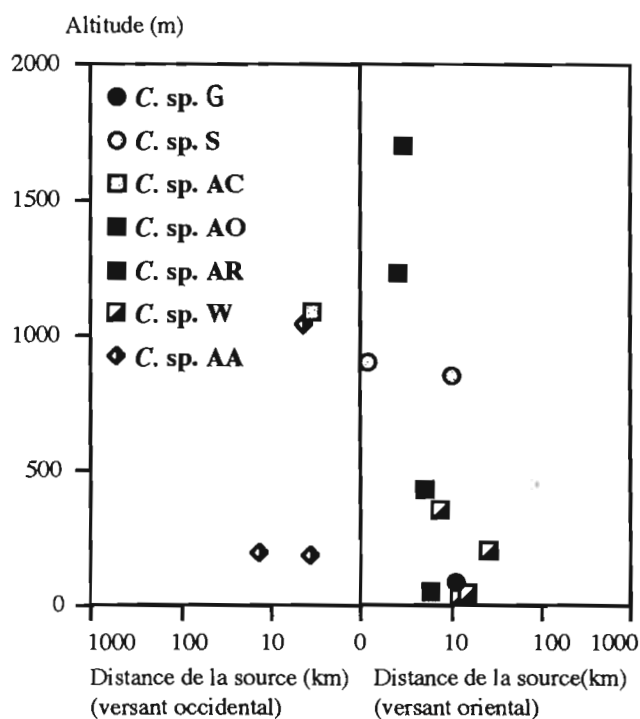


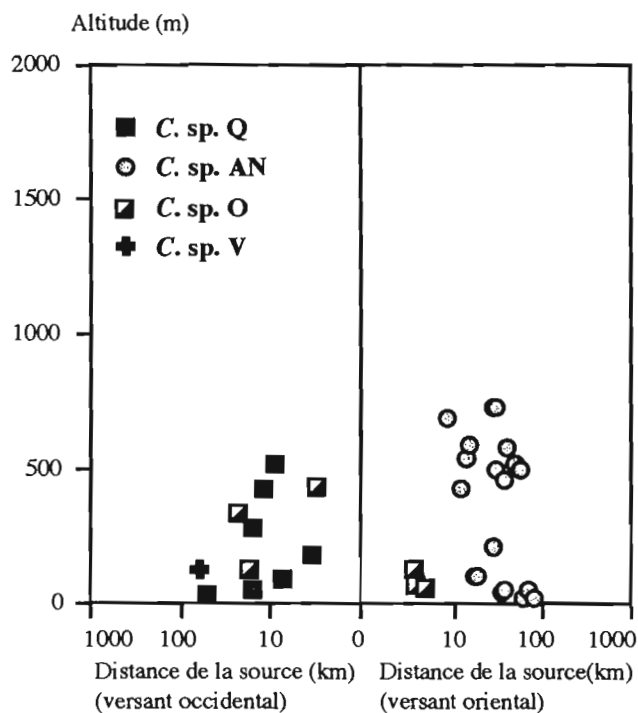
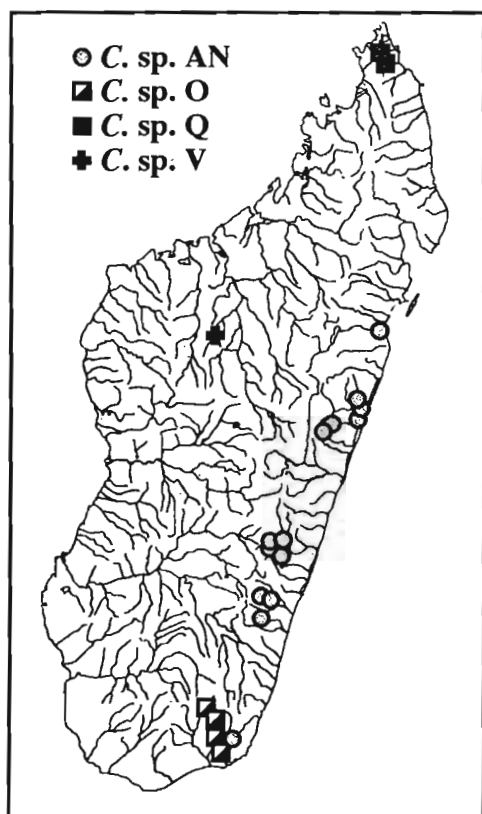
Figure 6-8 : *Chimarra* du groupe *digitata* (s-g AA)  
 Cartes et profil séculogiques des localités de capture

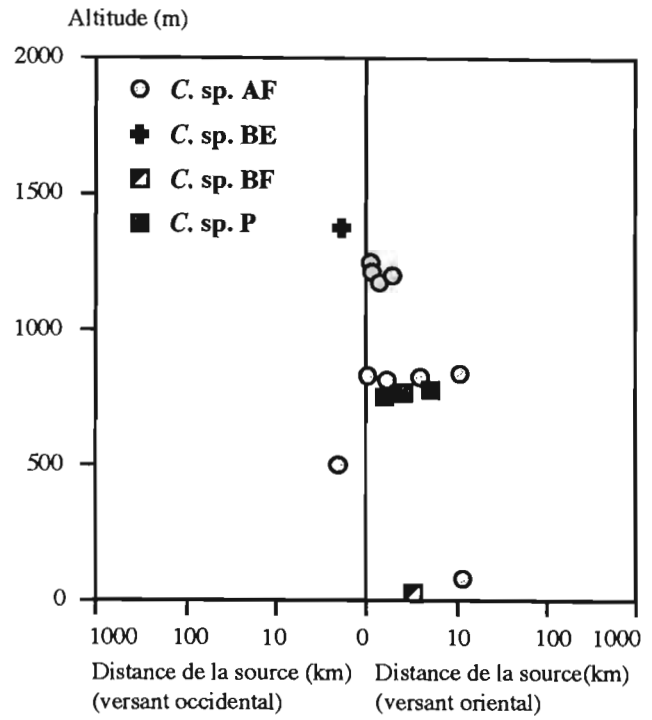
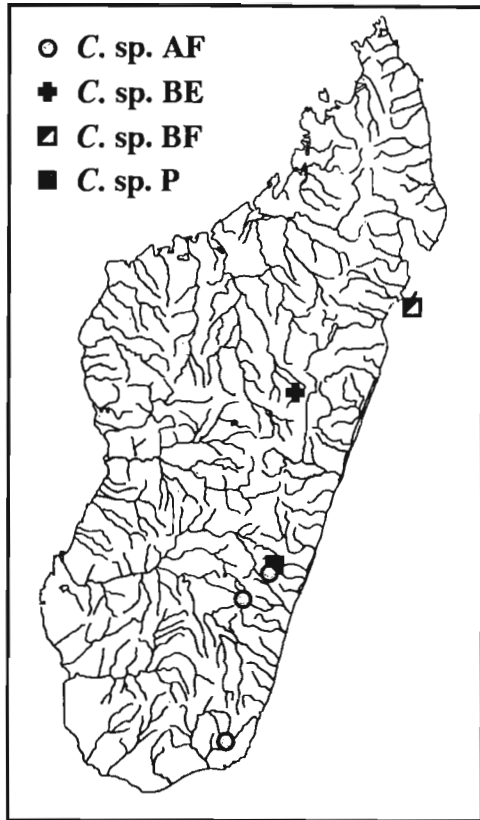


**Figure 6-9 : *Chimarra* du groupe *digitata* (s-g AA)**  
**Carte et profil écologique des localités de captures**  
**(deuxième partie)**

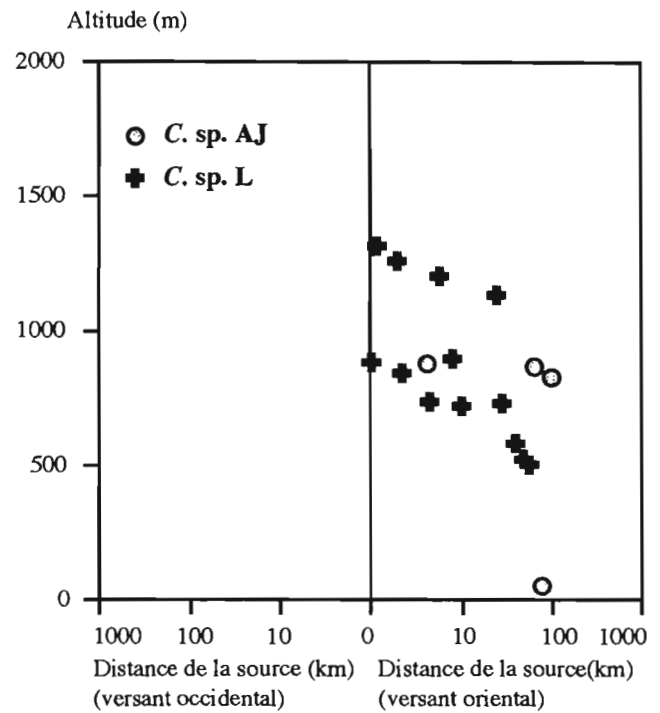
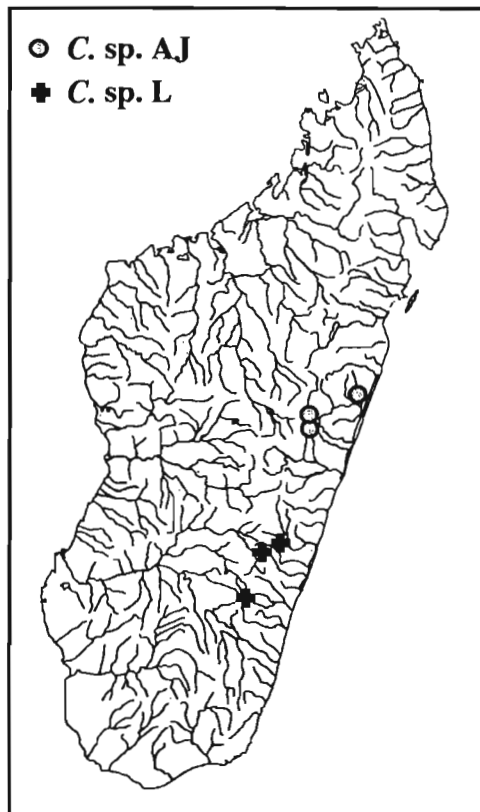


**Figure 6-10 : *Chimarra* du groupe *digitata* (s-g AN)**  
**Carte et profil écologique des localités de captures**

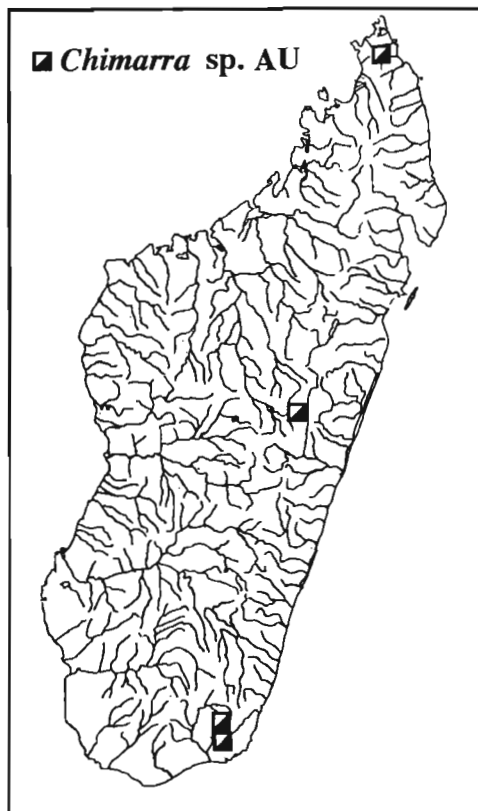
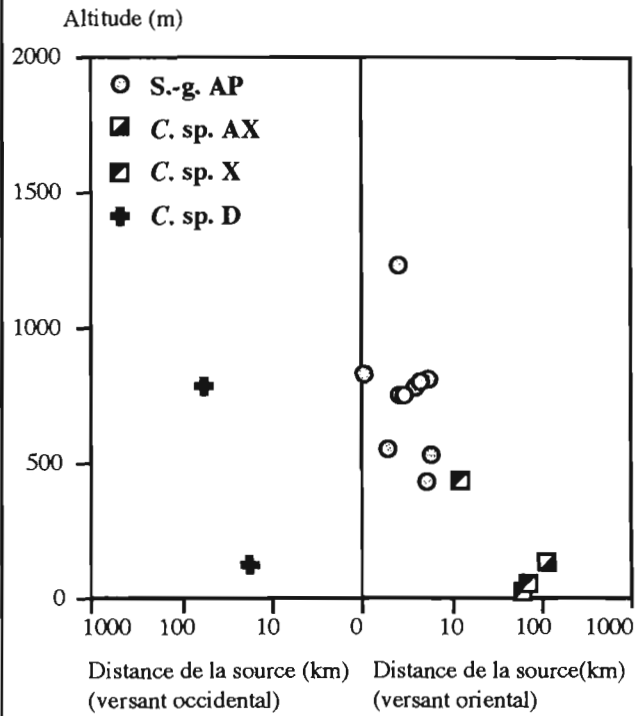
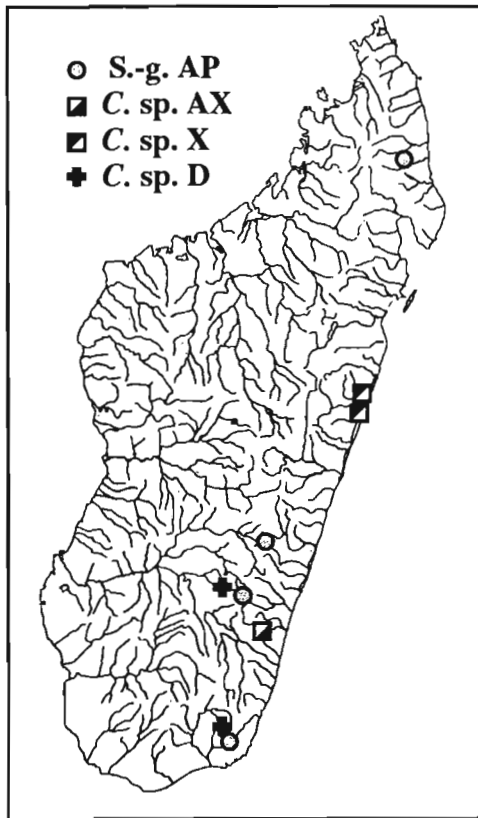




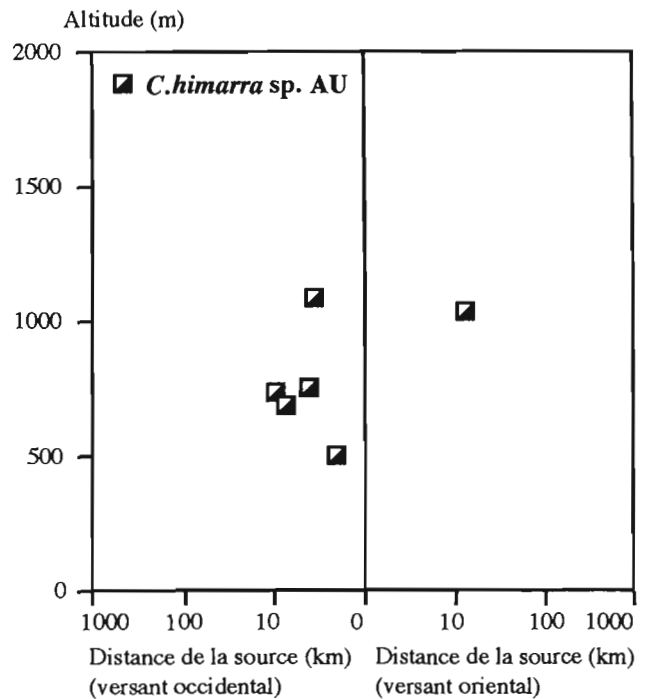
**Figure 6-11 : *Chimarra* du groupe *digitata* (s-g AF)  
 Carte et profil écologique des localités de capture**



**Figure 6-12 : *Chimarra* du groupe *digitata* (s-g AP) et espèces isolées**  
**Carte et profil écologique des localités de captures**

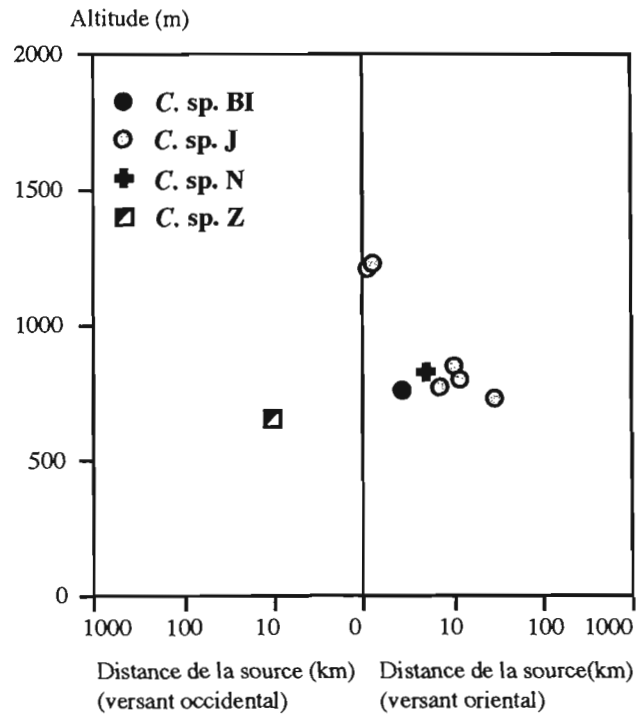
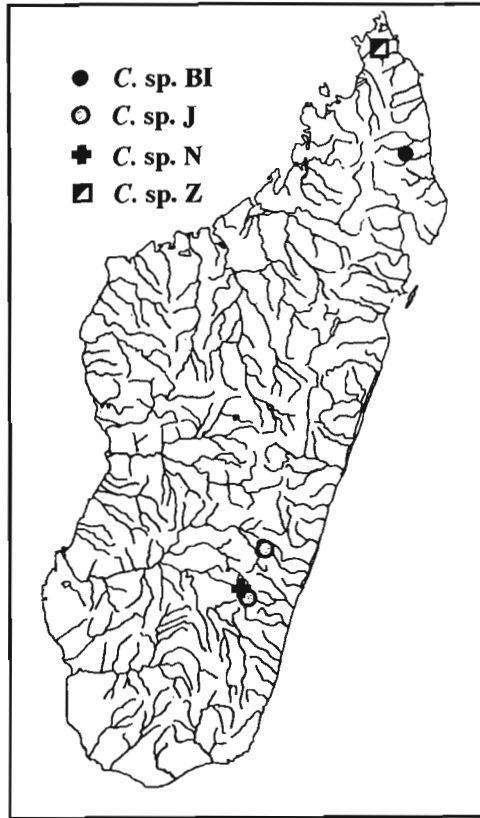


**Figure 6-13 : *Chimarra* sp. AU**  
**Cartes et profils écologiques des localités de captures**

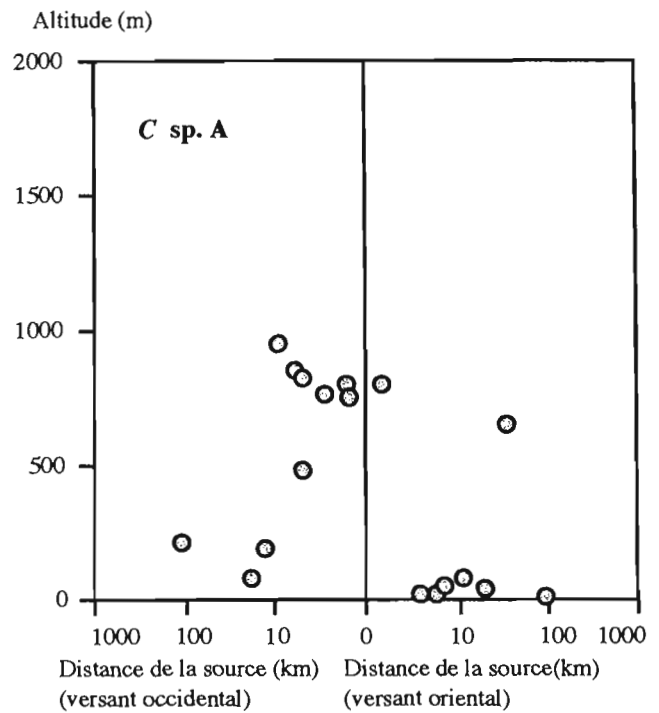
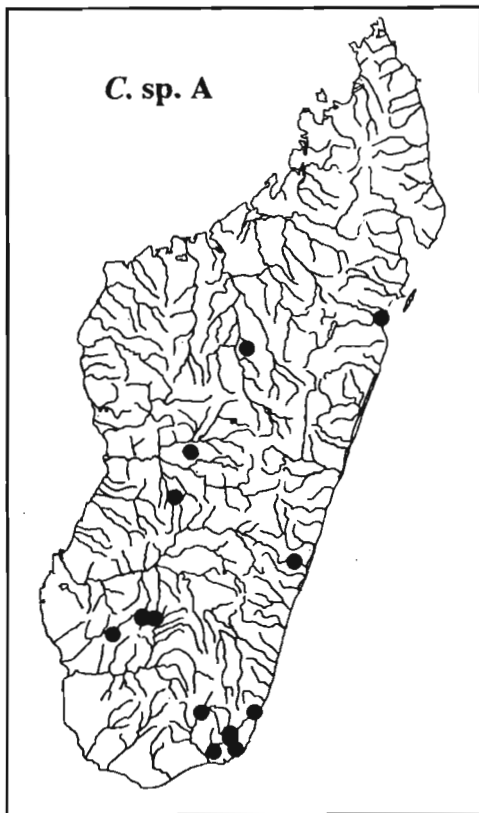




**Figure 6-14 : *Chimarra* du groupe *digitata* (s-g BI)  
Carte et profil écologique des localités de captures**



**Figure 6-15 : *Chimarra* sp. A (groupe *hoogstrali*)  
Carte et profil écologique des localités de captures**



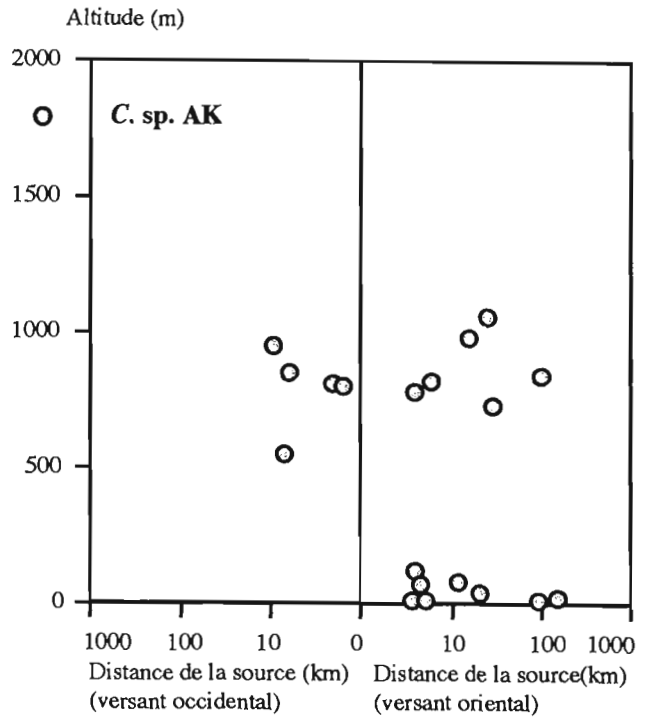
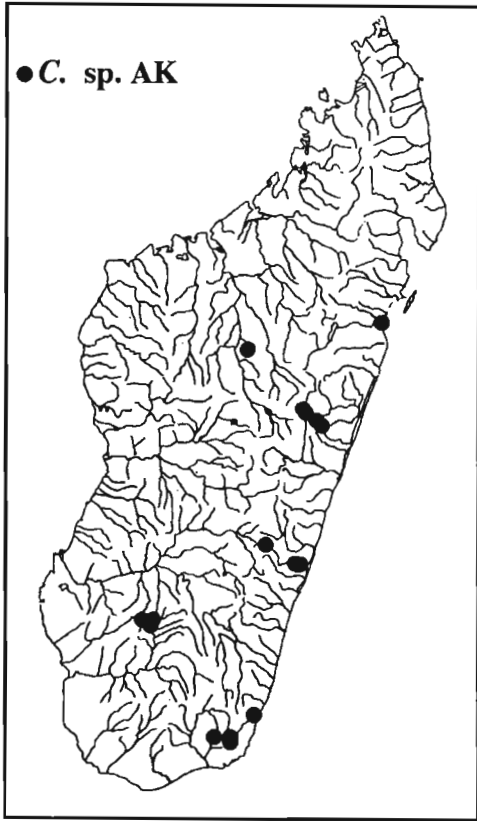
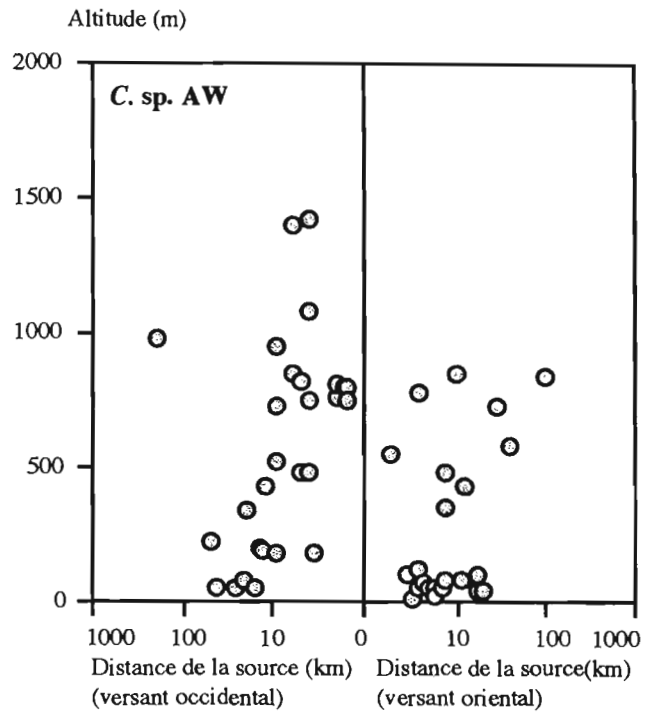
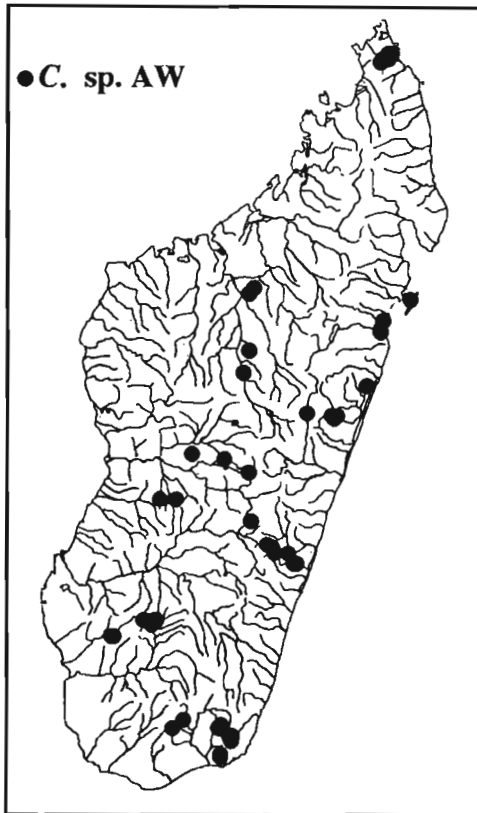
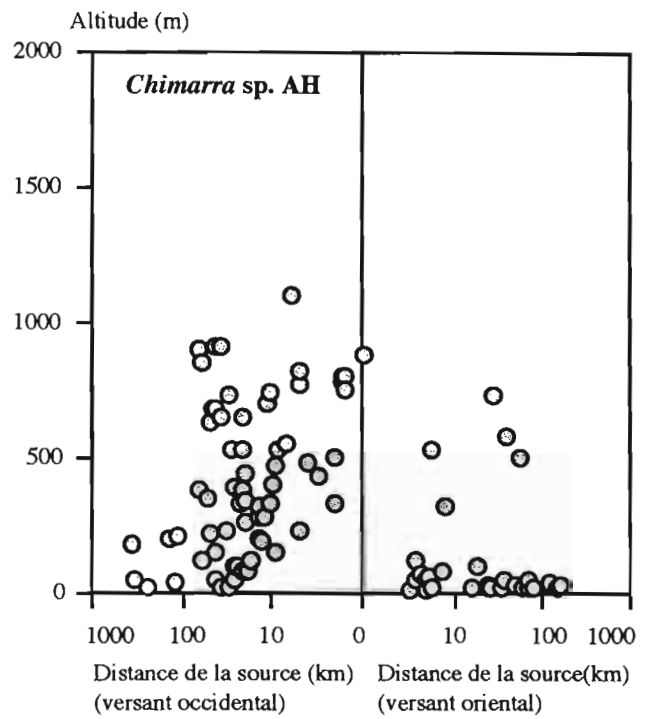
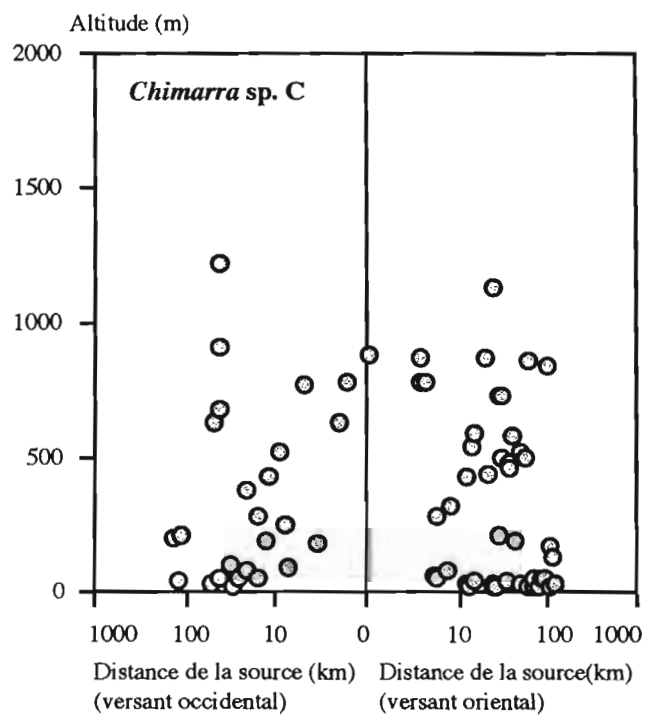
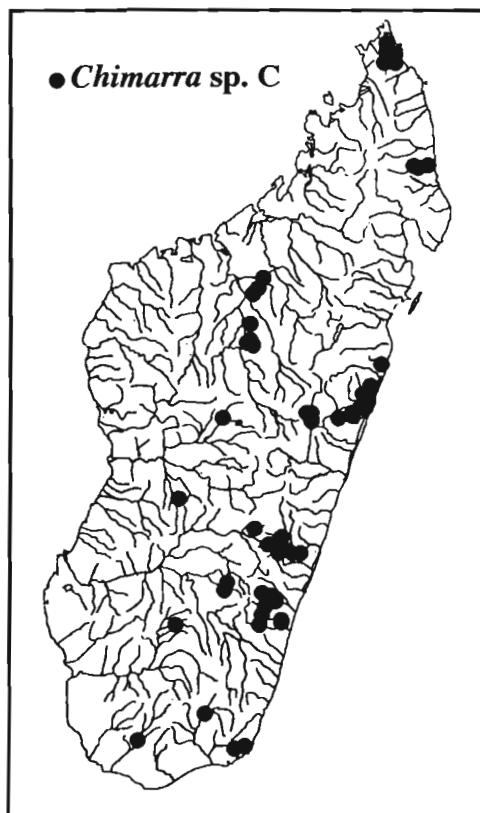


Figure 6-16 : *Chimarra* du groupe *dybowskina*  
Cartes et profil sécologiques des localités de capture





**Figure 6-17 : *Chimarra* du groupe *cereris***  
**Cartes et profils écologiques des localités de capture**





**Tableau 6-4 Quelques caractéristiques des localités de capture  
(Chimarra des groupes hoogstrali, cereris et dybowskina)**

C. sp. AH	Altitude m			D./source km		
	médiane	maximale	minimale	médiane	maximale	minimale
V. oriental	43	875	2	26	165	0,05
V. occidentale	360	1.100	20	20,5	360	0,5
Ensemble	266			21,5		

C. sp. C	Altitude m			D./source km		
	médiane	maximale	minimale	médiane	maximale	minimale
V. oriental	280	1.125	15	29	125	0,05
V. occidentale	230	1.213	20	23	135	0,6
Ensemble	250			28		

C. sp. A	Altitude m			D./source km		
	médiane	maximale	minimale	médiane	maximale	minimale
V. oriental	43	800	2	8,5	90	0,5
V. occidentale	753	950	75	4,5	110	0,5
Ensemble	345			5,75		

C. sp. AW	Altitude m			D./source km		
	médiane	maximale	minimale	médiane	maximale	minimale
V. oriental	100	850	2	7	100	1
V. occidentale	623	1.420	48	6,5	190	0,5
Ensemble	430			7		

C. sp. AK	Altitude m			D./source km		
	médiane	maximale	minimale	médiane	maximale	minimale
V. oriental	96	1.060	2	13	150	2,6
V. occidentale	810	950	550	5	8,5	0,5
Ensemble	725			6		

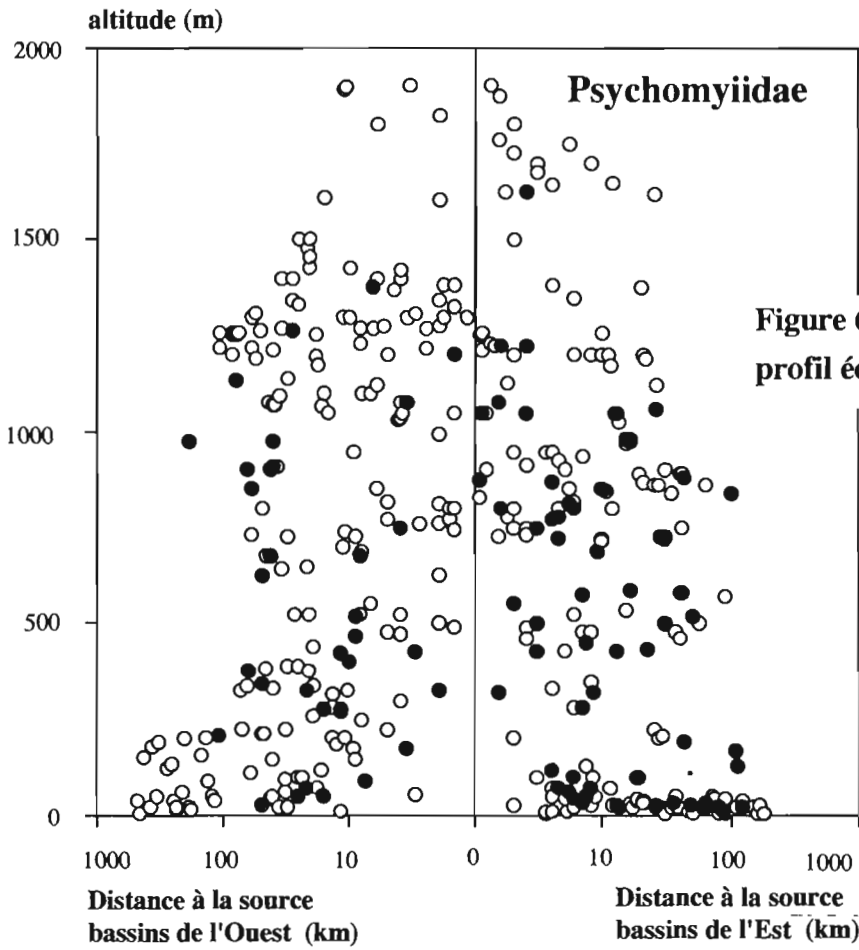
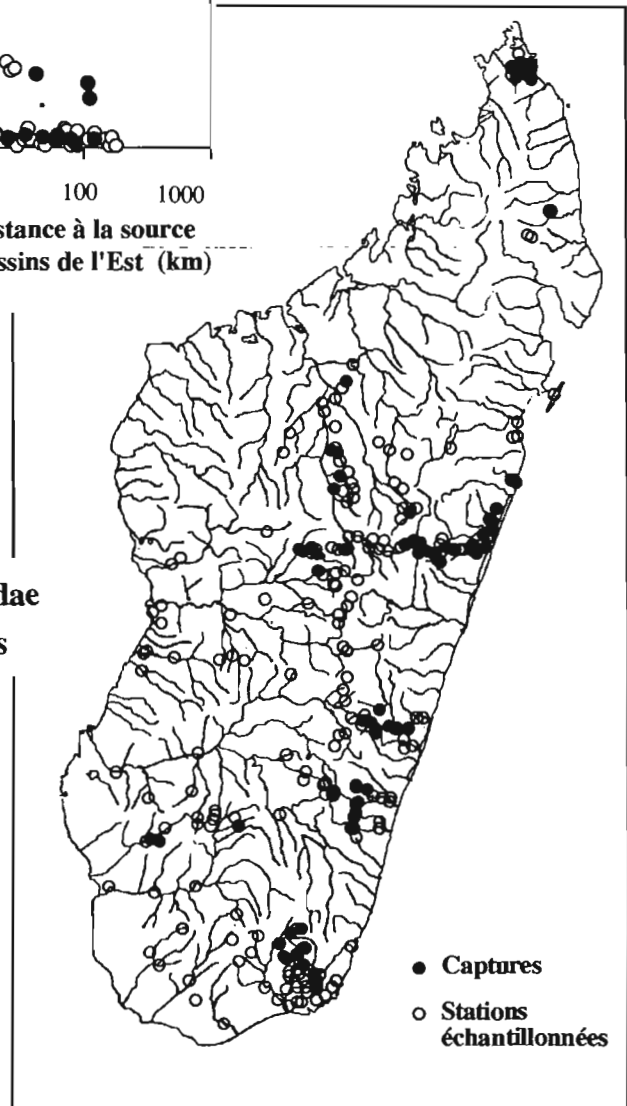
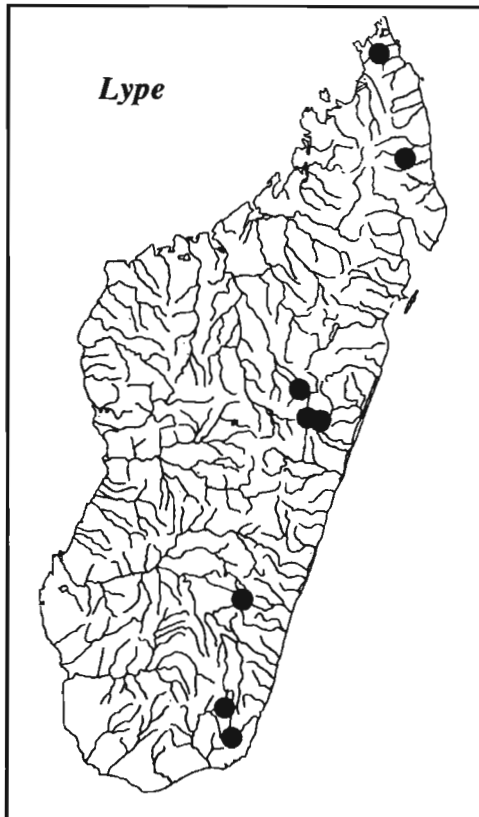


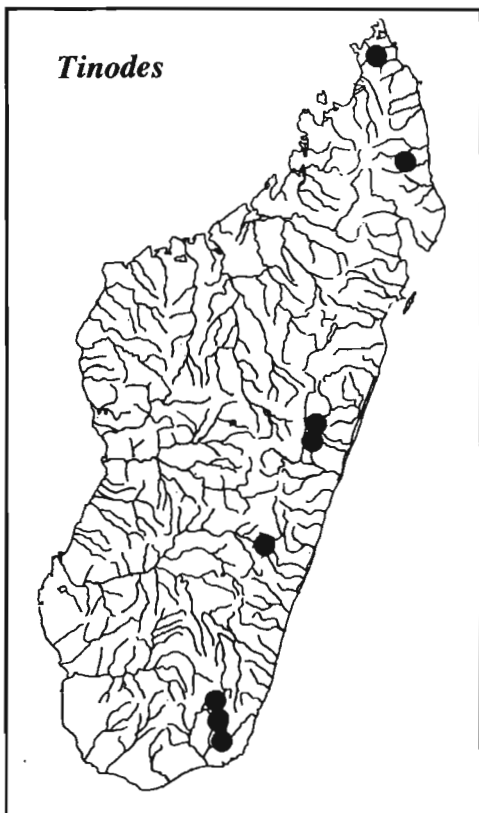
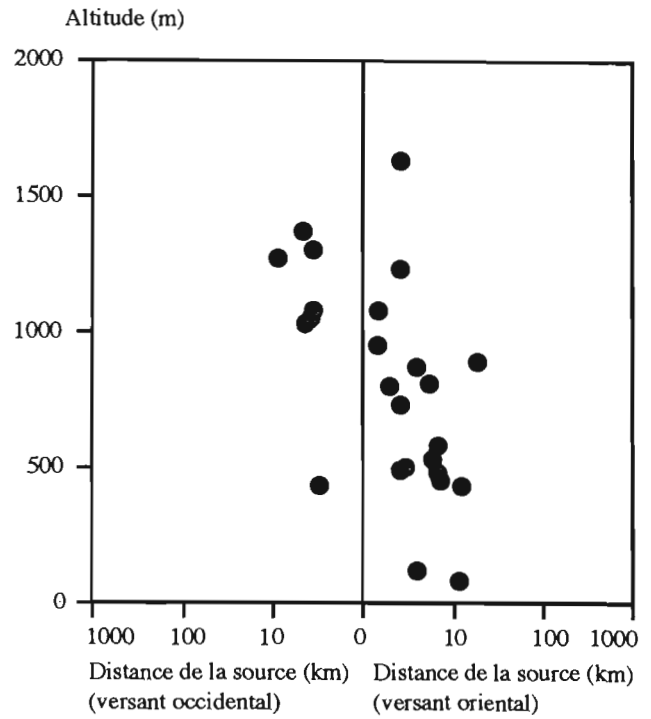
Figure 6-19 : Psychomyiidae  
profil écologique des captures

Figure 6-18 : Psychomyiidae  
localisation des captures

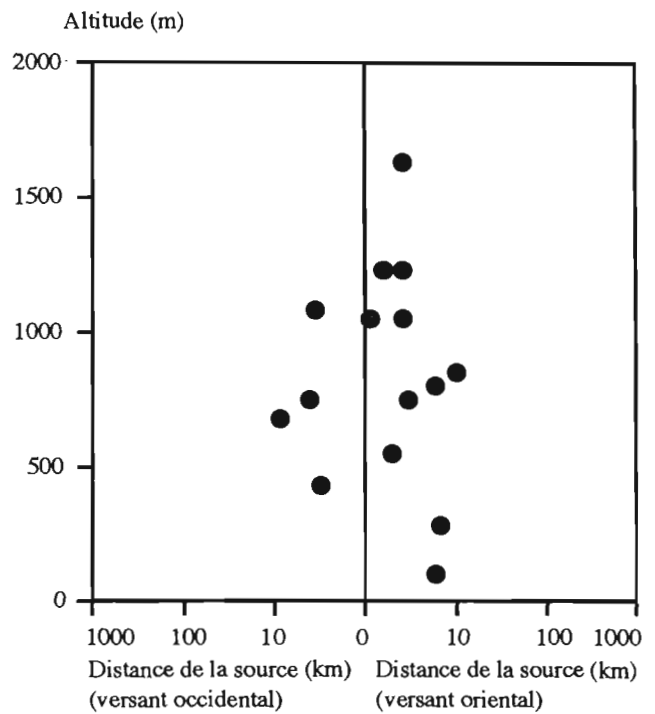


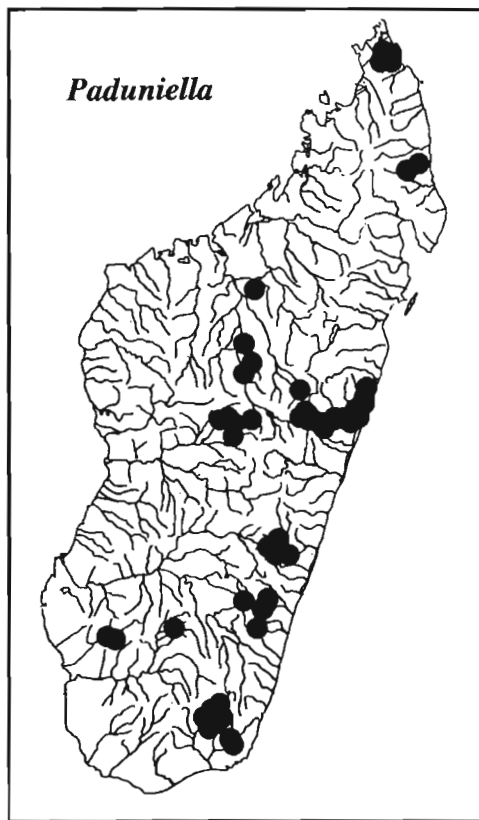


**Figure 6-20 : *Lype***  
**Carte et profil écologique des localités de capture**

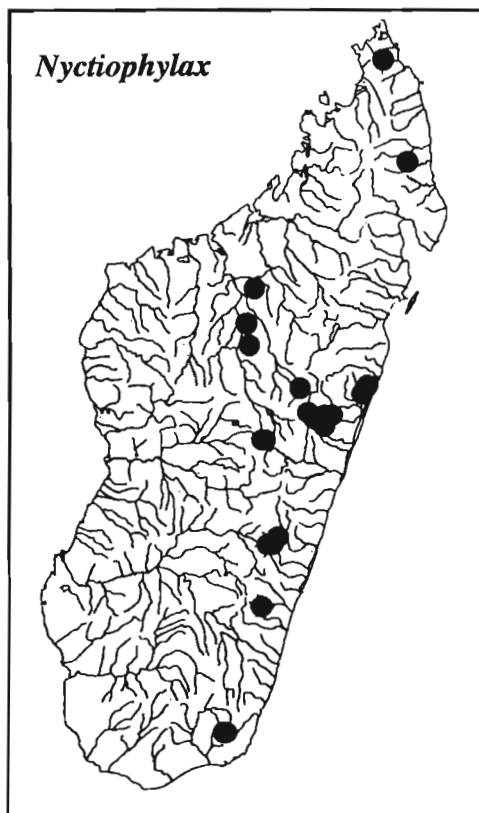
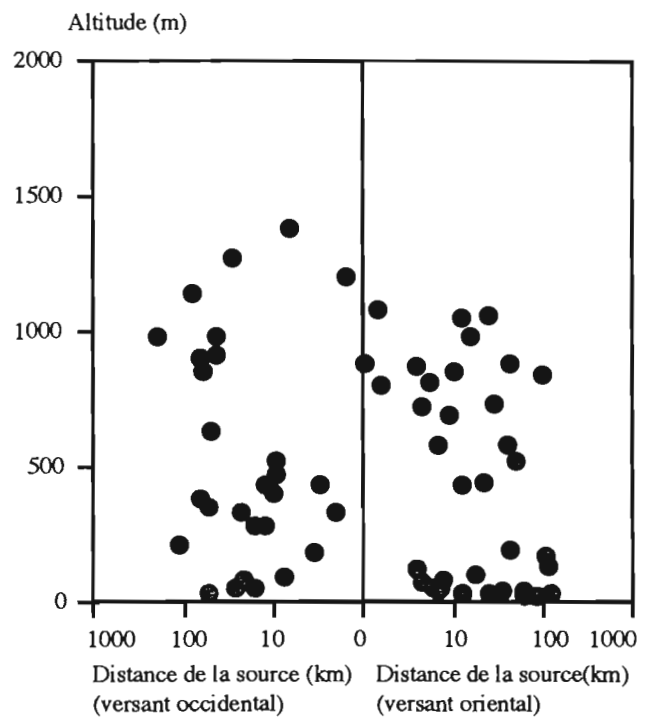


**Figure 6-21 : *Tinodes***  
**Carte et profil écologique des localités de capture**

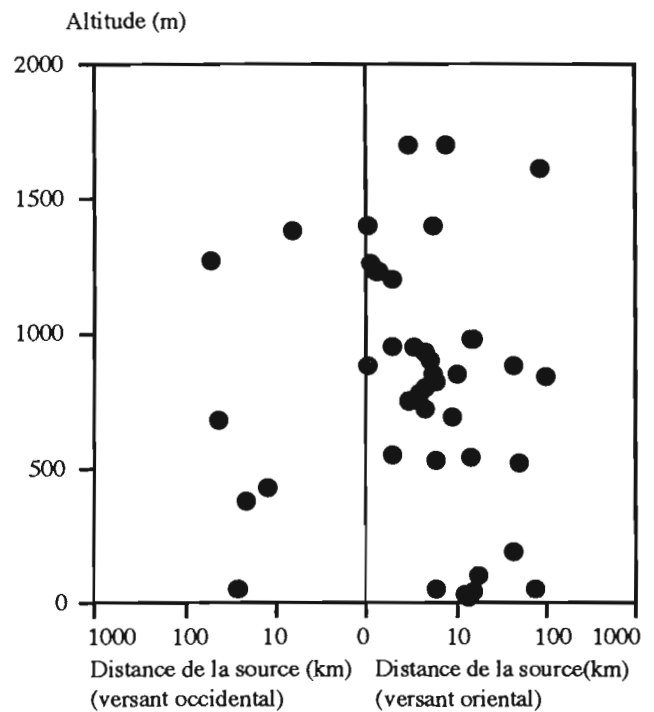


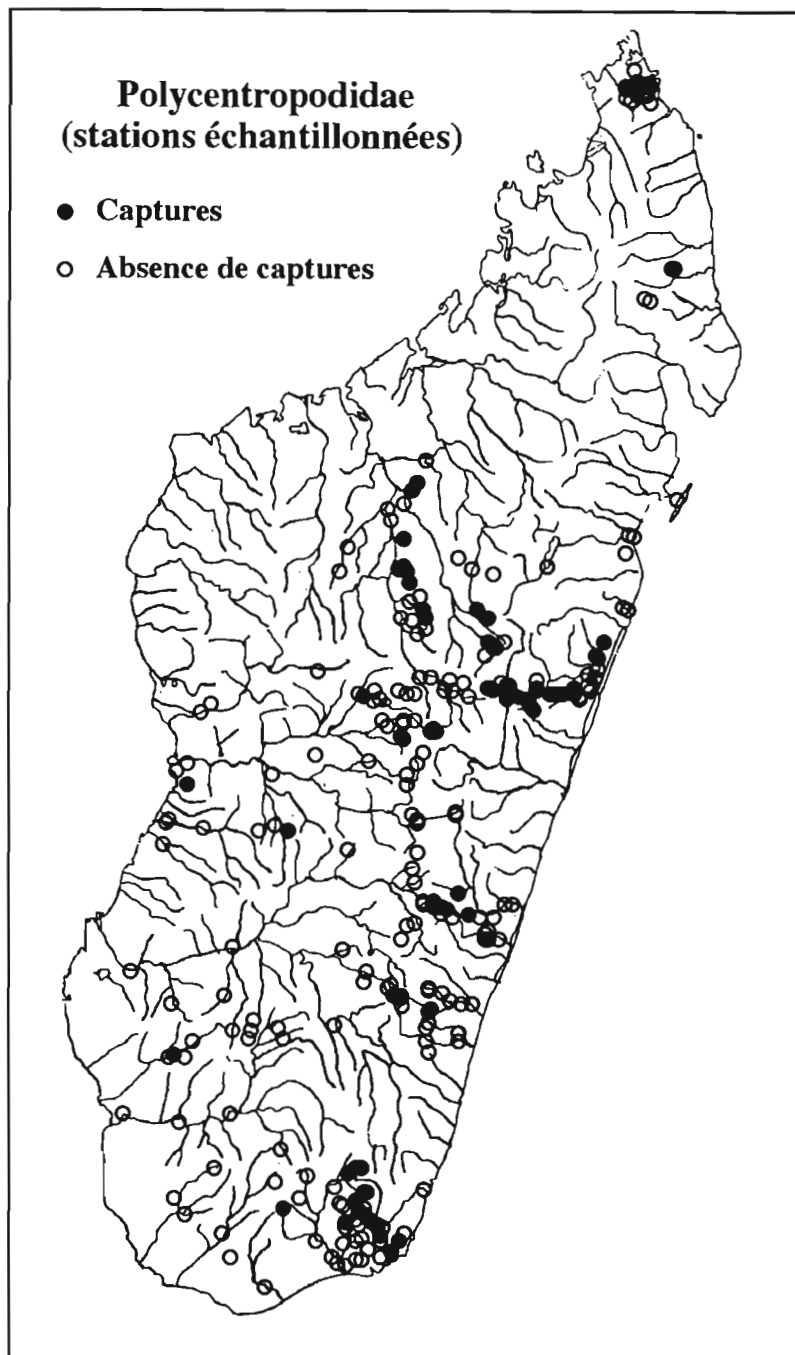


**Figure 6-22 : Genre *Paduniella***  
**Carte et profil écologique des localités de capture**

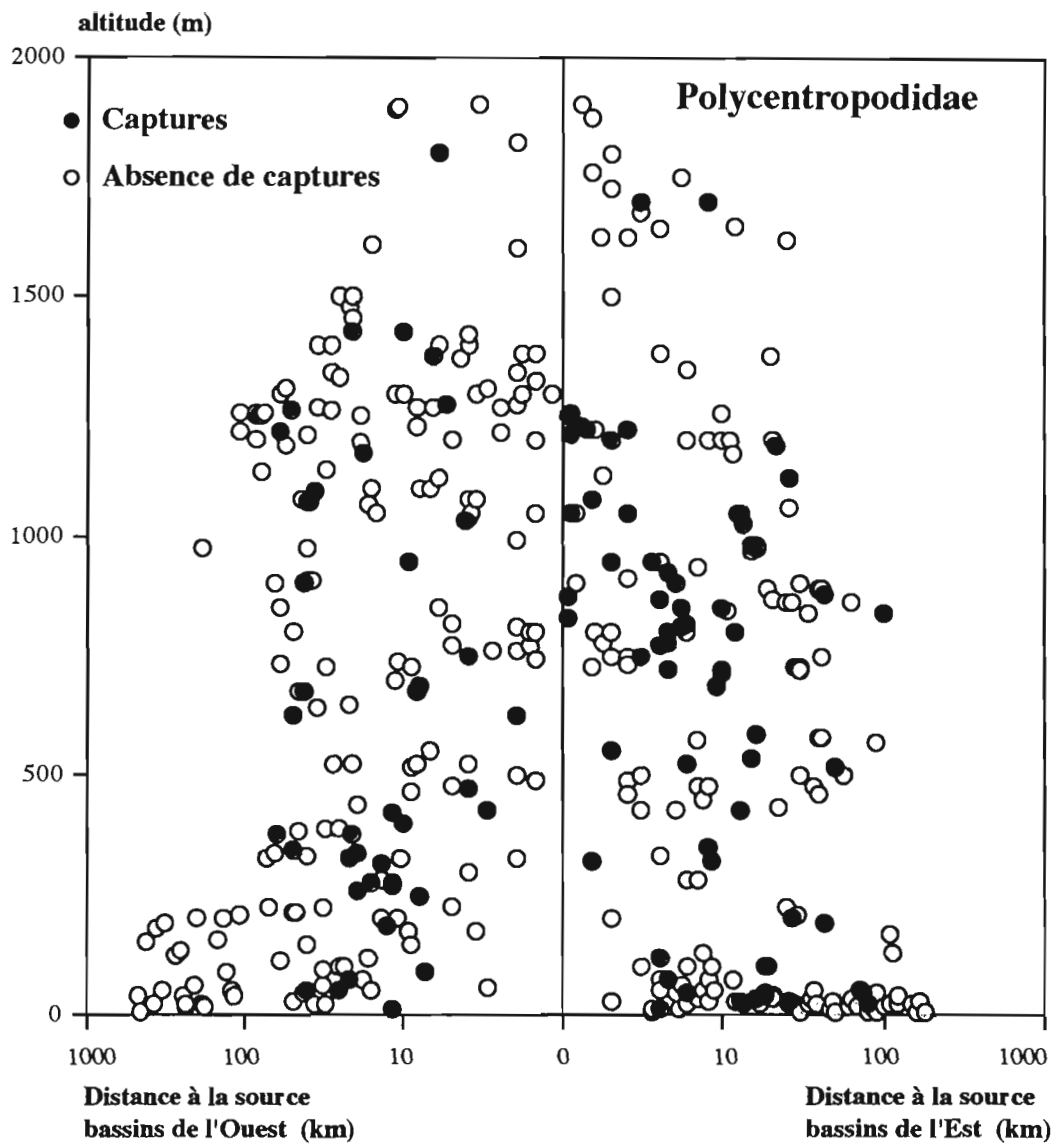


**Figure 6-25 : Genre *Nyctiophylax***  
**Carte et profil écologique des localités de capture**





**Figure 6-23 : Polycentropodidae, localisation des captures**



**Figure 6-24 : Polycentropodidae, profil écologique des captures**

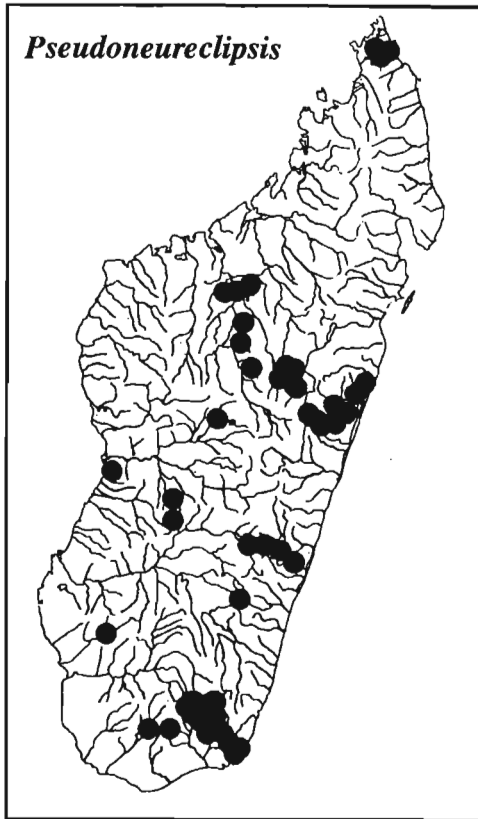


Figure 6-26 : Genre *Pseudoneureclipsis*  
Carte et profil écologique des localités de capture

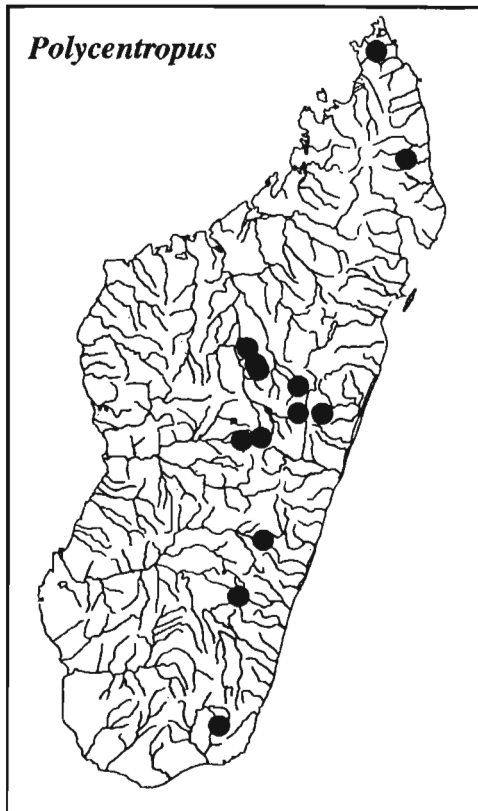
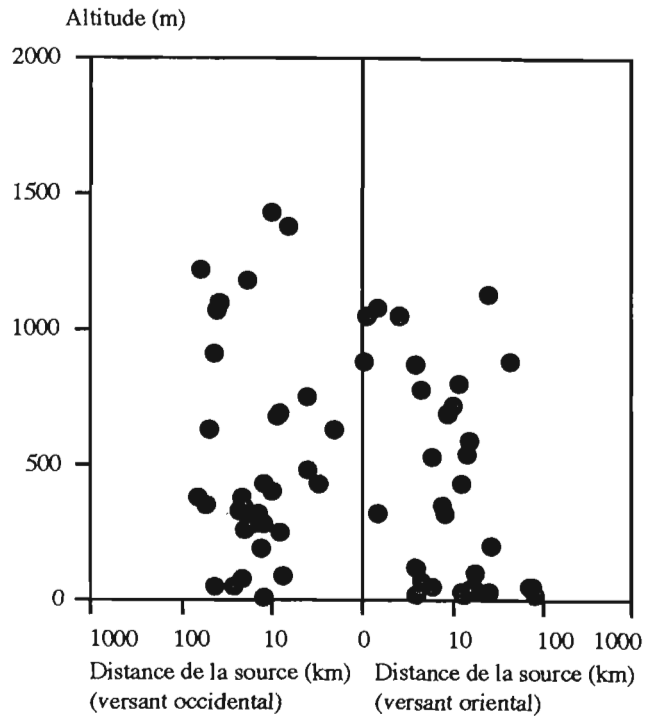
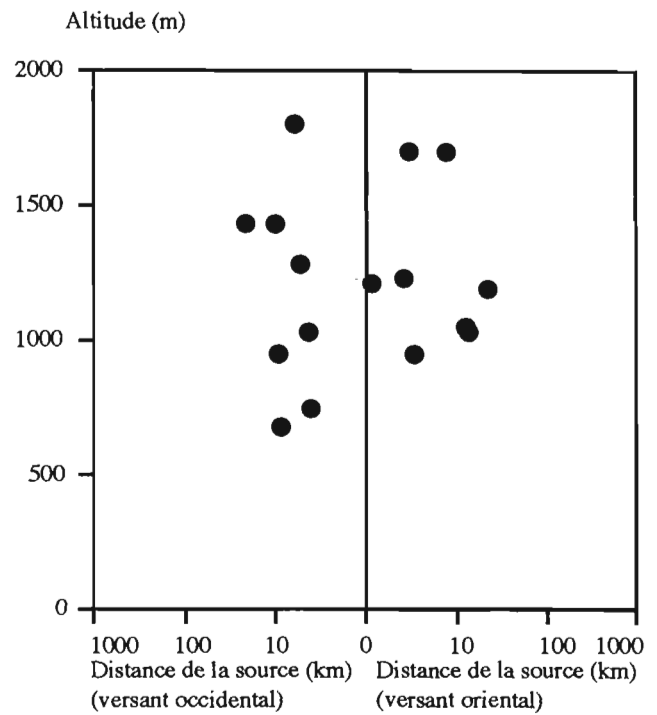


Figure 6-27 : Genre *Polycentropus*  
Carte et profil écologique des localités de capture



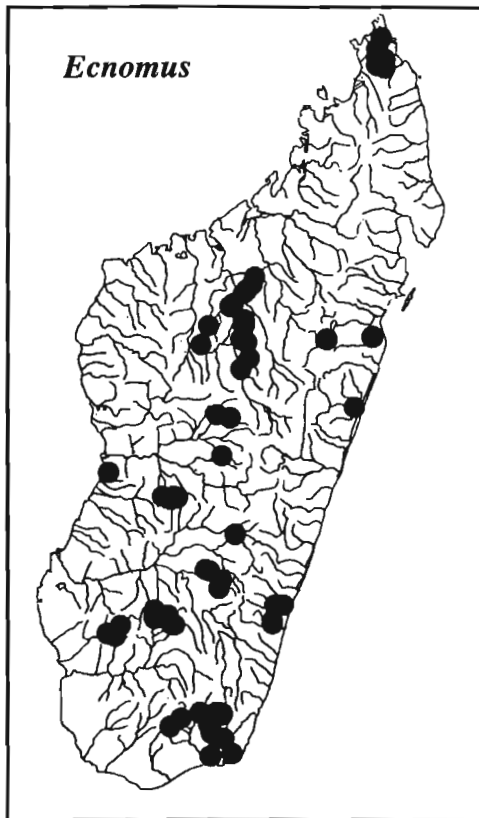


Figure 6-28 : Genre *Ecnomus*  
Carte et profil écologique des localités de capture

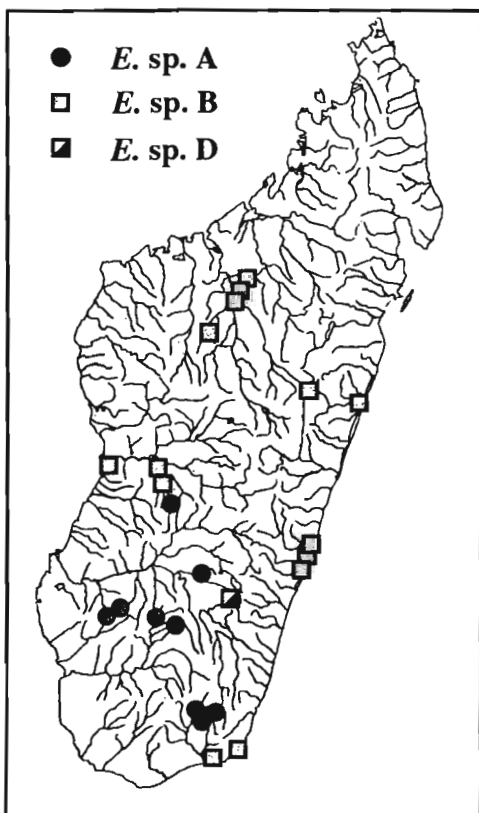
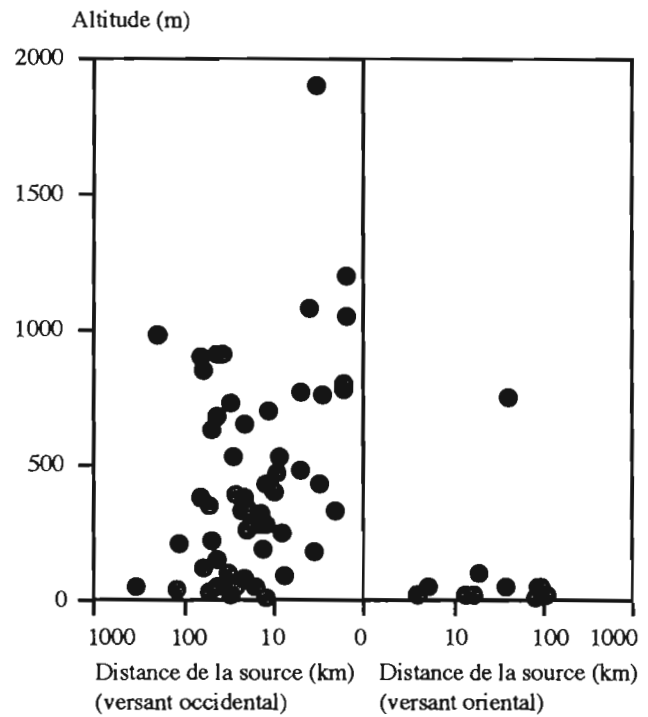
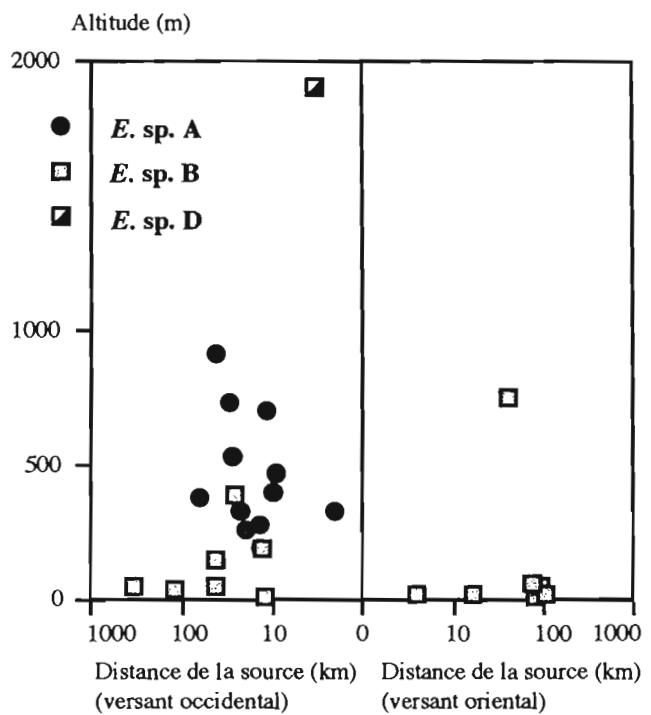


Figure 6-29 : *Ecnomus* sp. A, sp. G et sp. D  
Carte et profil écologique des localités de capture





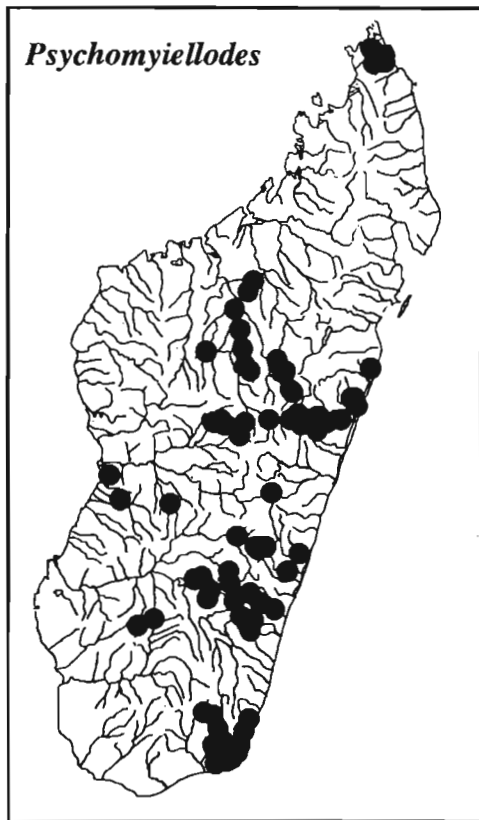


Figure 6-30 : Genre *Psychomyiellodes*  
Carte et profil écologique des localités de capture

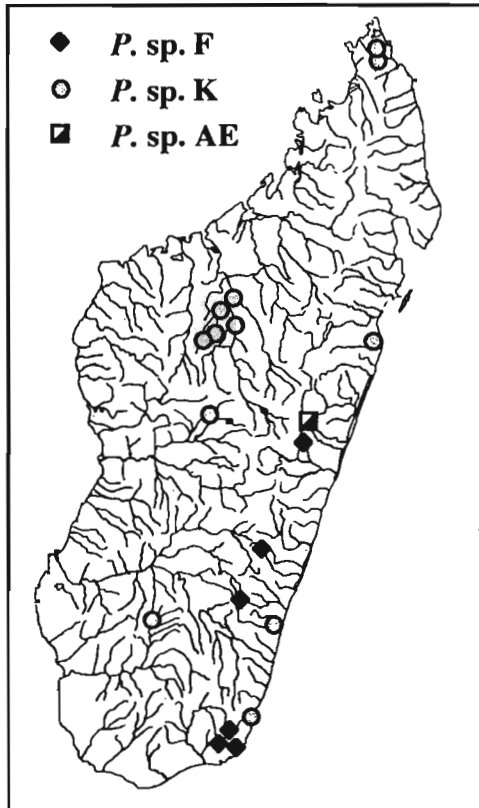
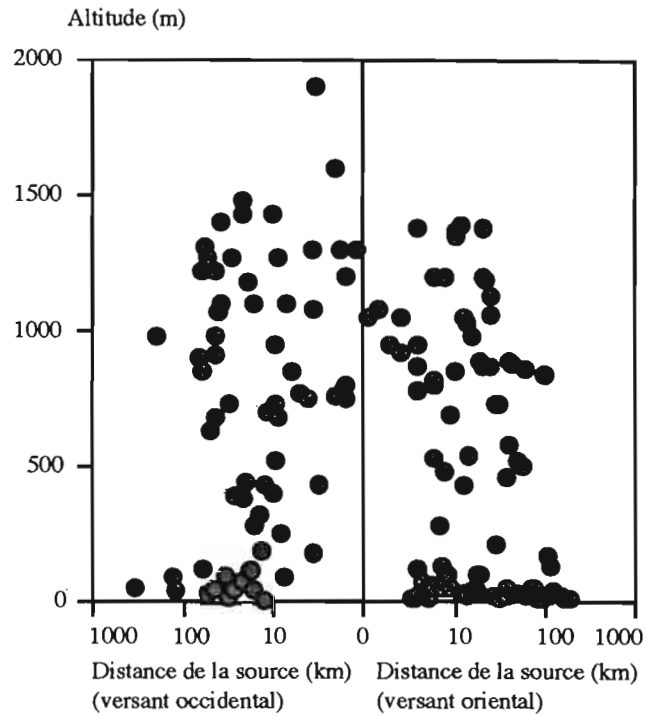
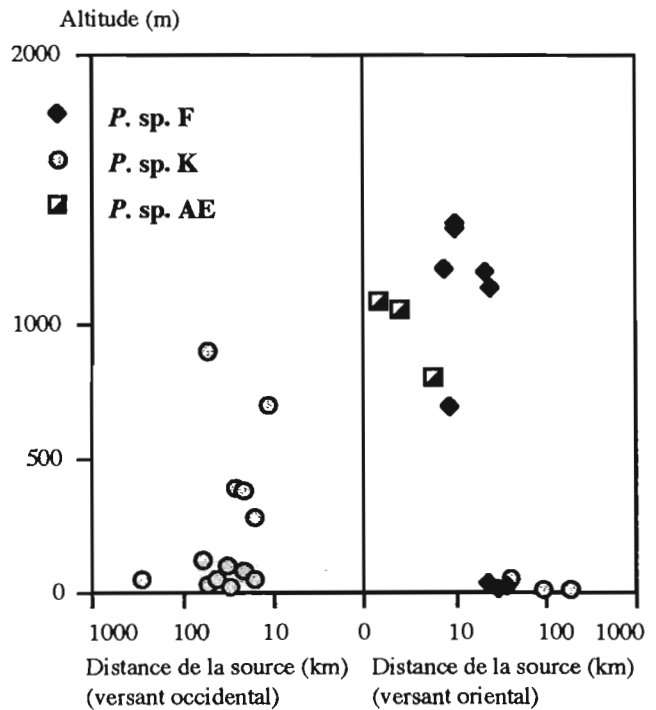
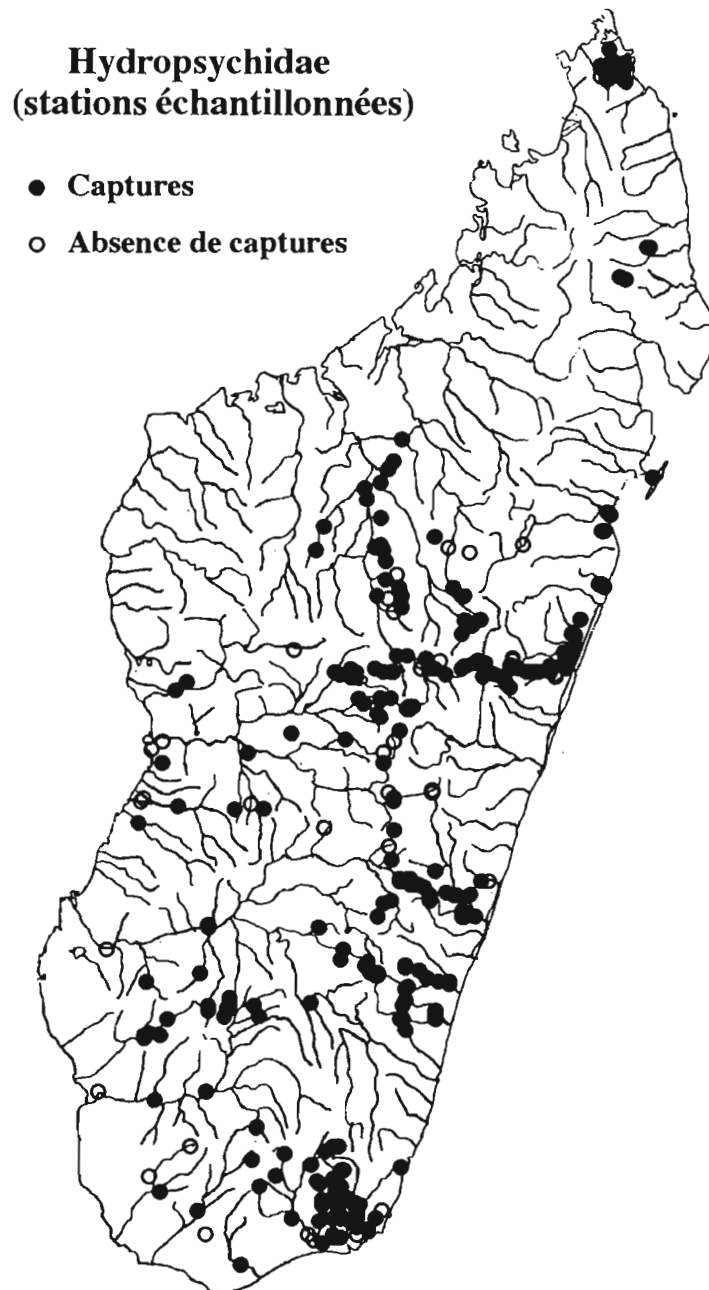


Figure 6-31 : *Psychomyiellodes* sp. F, sp. K et sp. AE  
Carte et profil écologique des localités de capture





**Figure 6-32 : Hydropsychidae, localisation des captures**

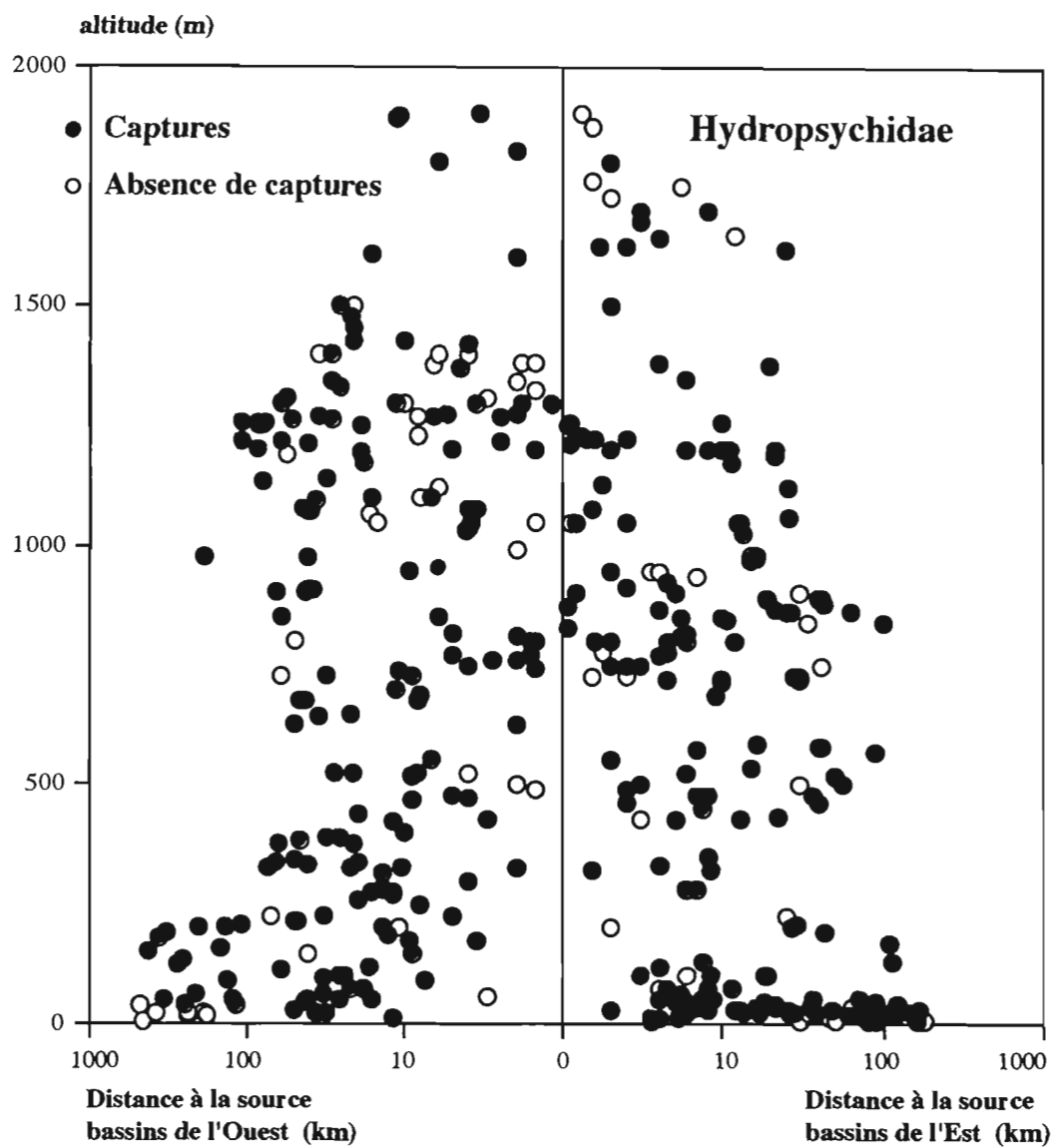
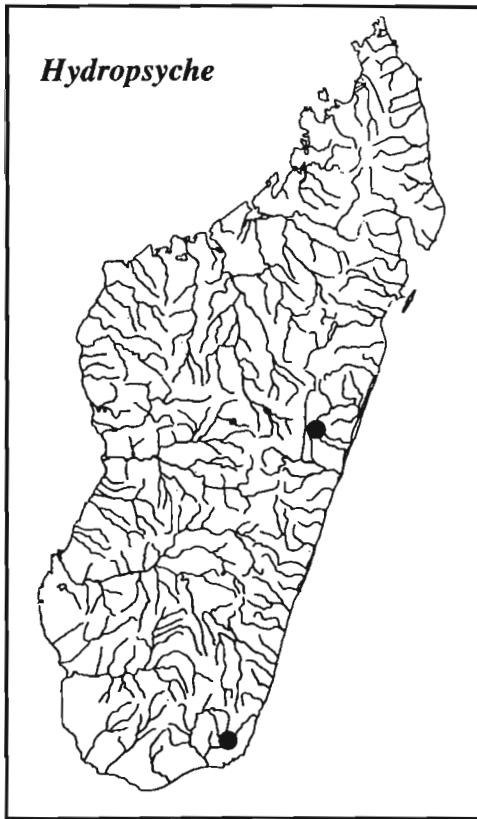
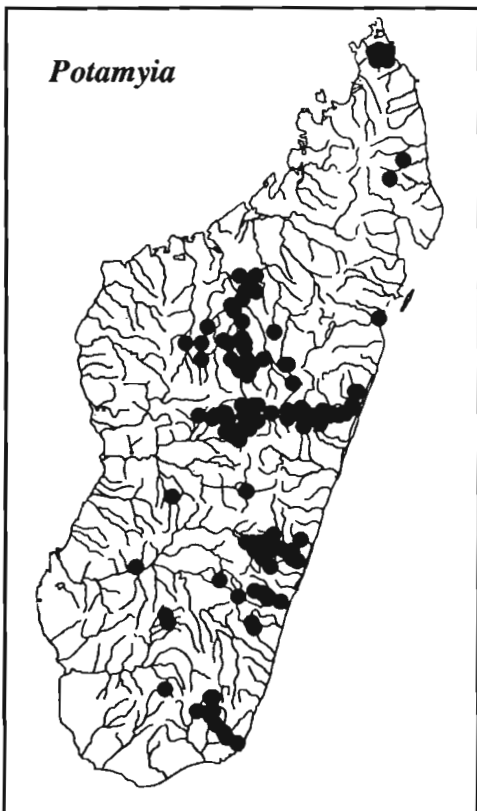
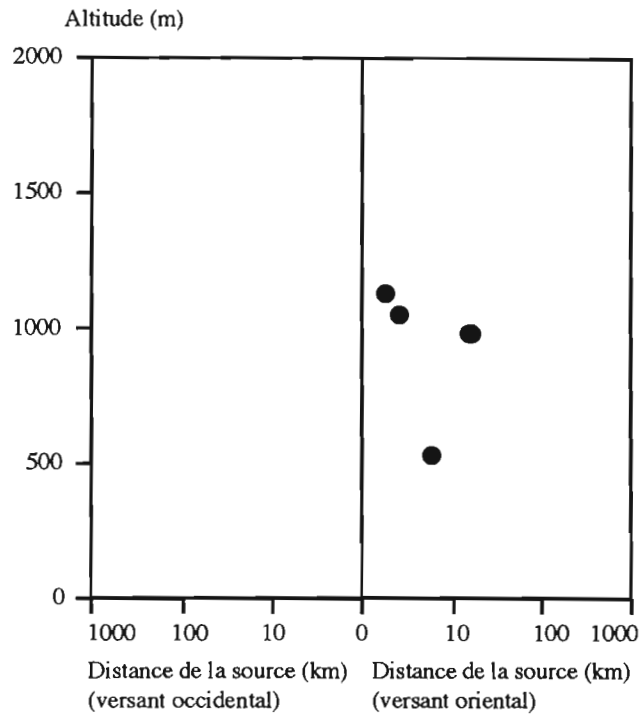


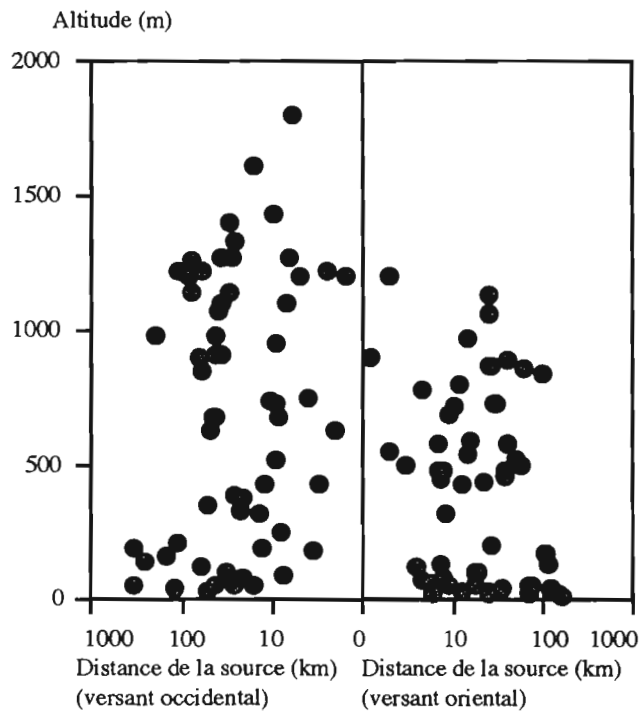
Figure 6-33 : Hydropsychidae, profil écologique des captures



**Figure 6-34 : Genre *Hydropsyche***  
**Carte et profil écologique des localités de capture**



**Figure 6-35 : Genre *Potamyia***  
**Carte et profil écologique des localités de capture**



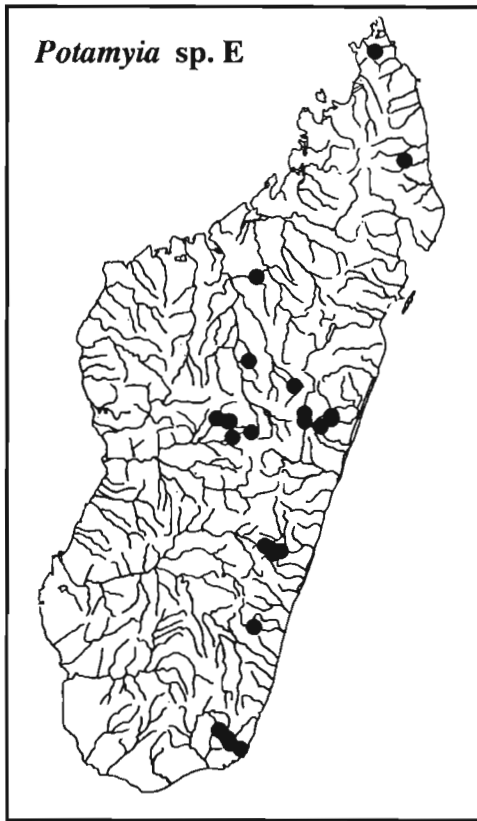


Figure 6-36 : *Potamyia* sp. E  
Carte et profil écologique des localités de capture

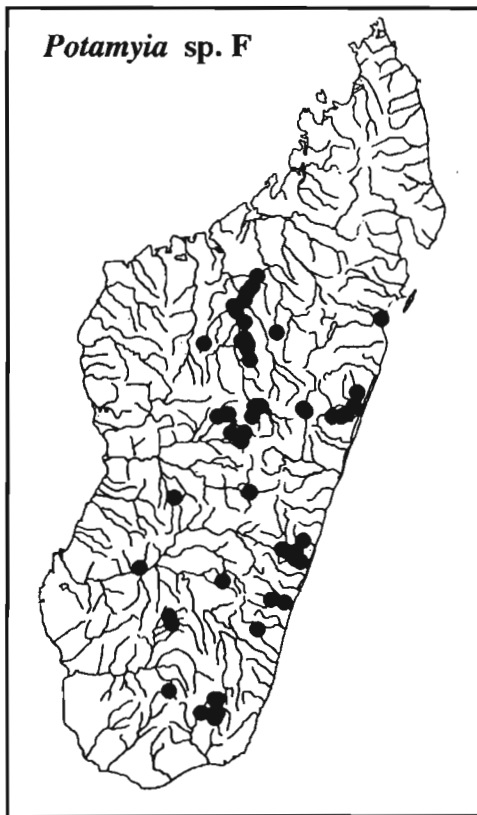
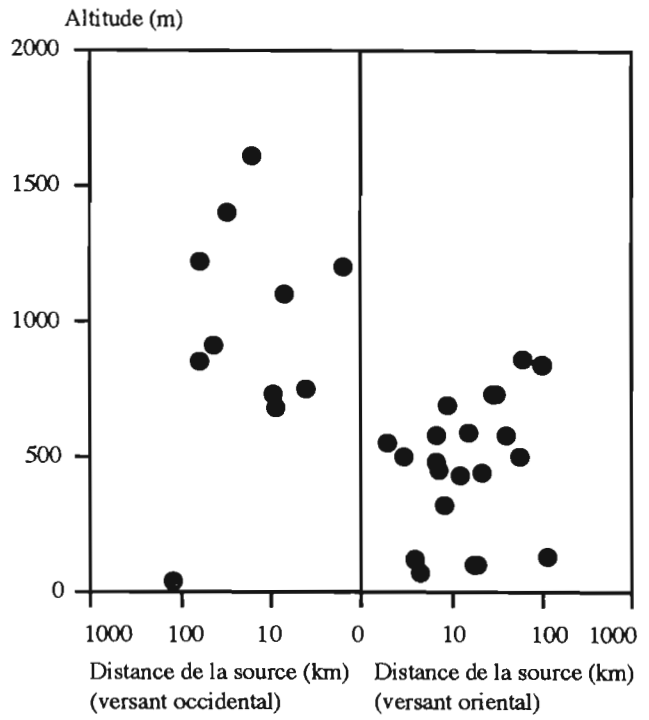
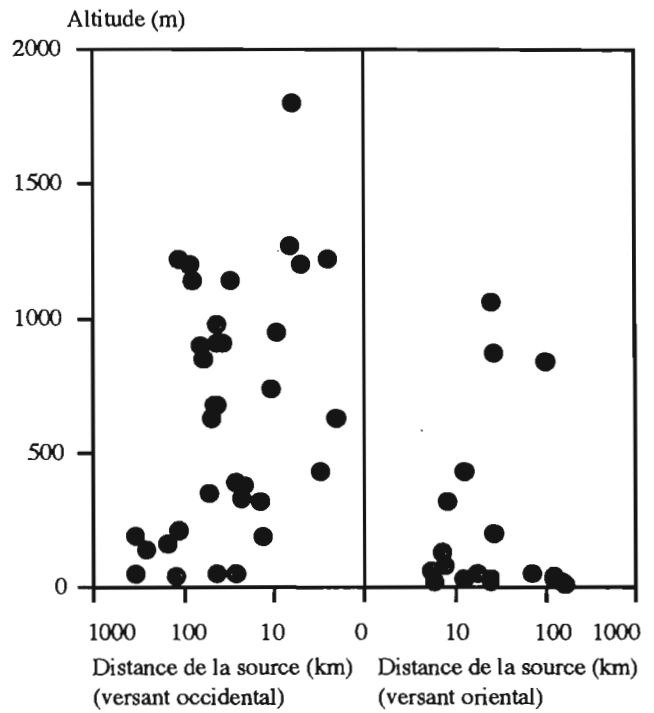
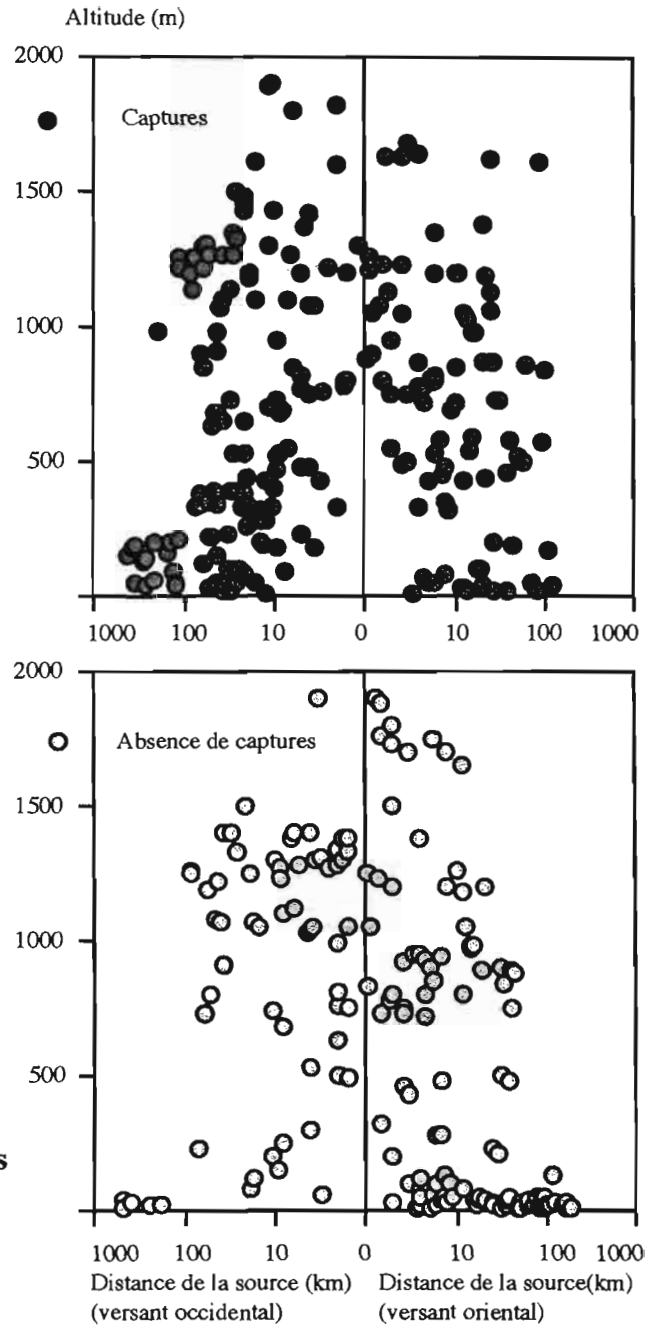


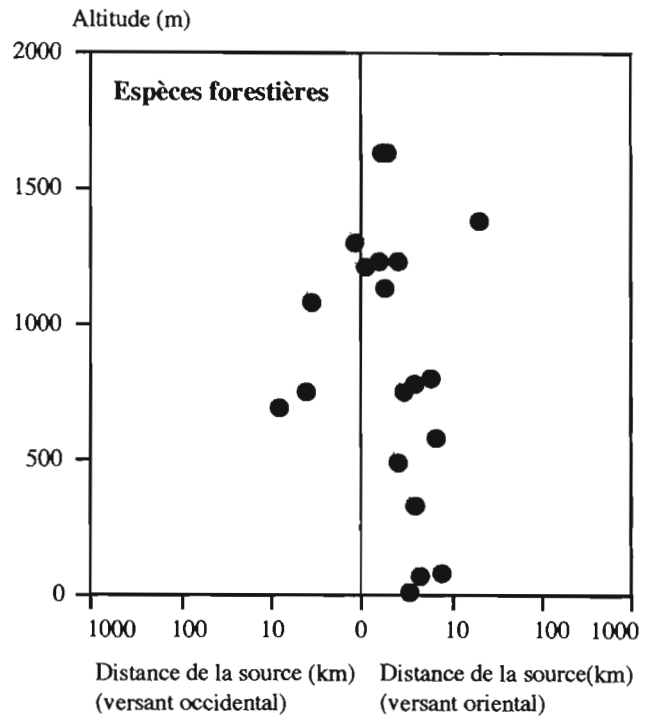
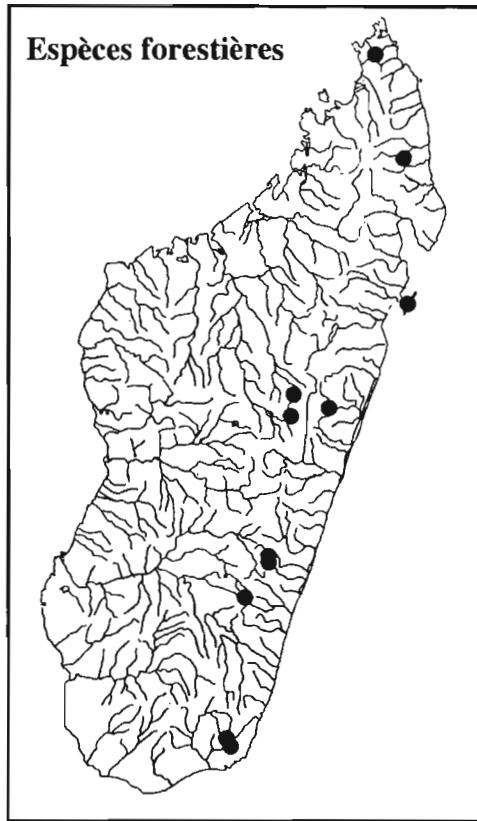
Figure 6-37 : *Potamyia* sp. F  
Carte et profil écologique des localités de capture





**Figure 6-38 : Genre *Cheumatopsyche* localisation et profil écologique des captures**





**Figure 6-39 : *Cheumatopsyche* (groupe des espèces noires)  
Carte et profil écologique des captures**

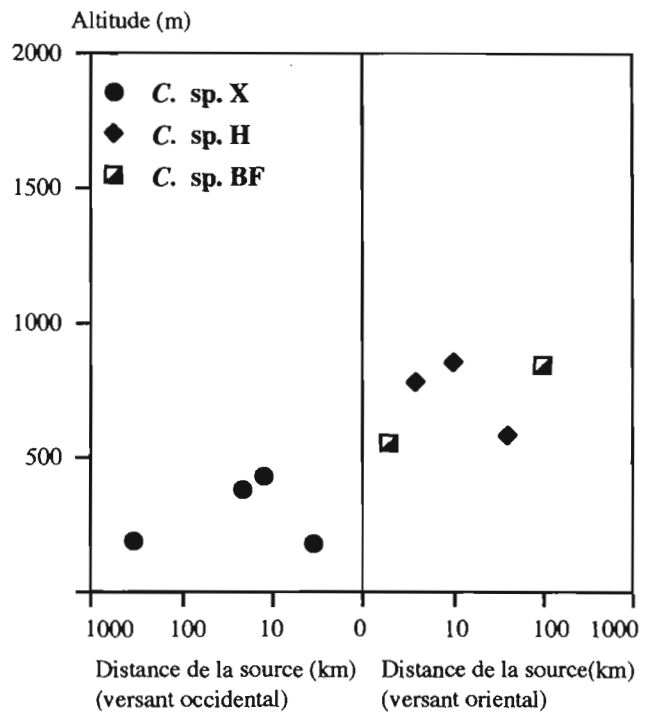
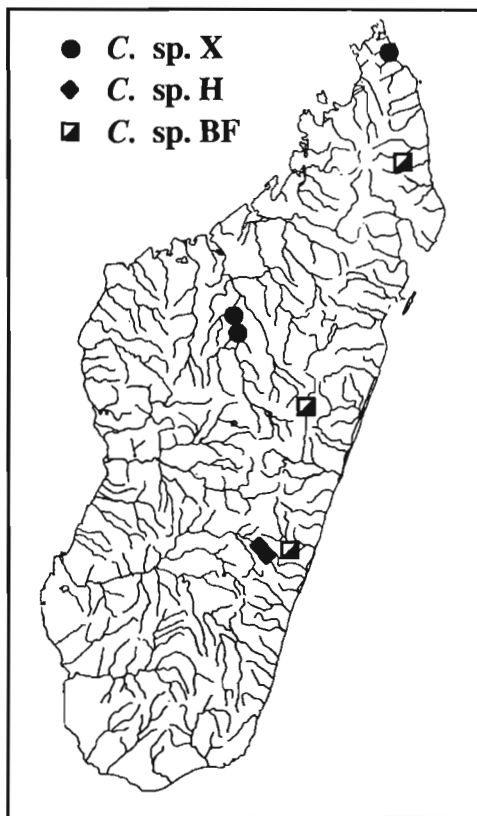


Figure 6-40 : *Cheumatopsyche* sp. C et sp. M  
(groupe des Hautes-Terres)  
Carte et profil écologique des captures

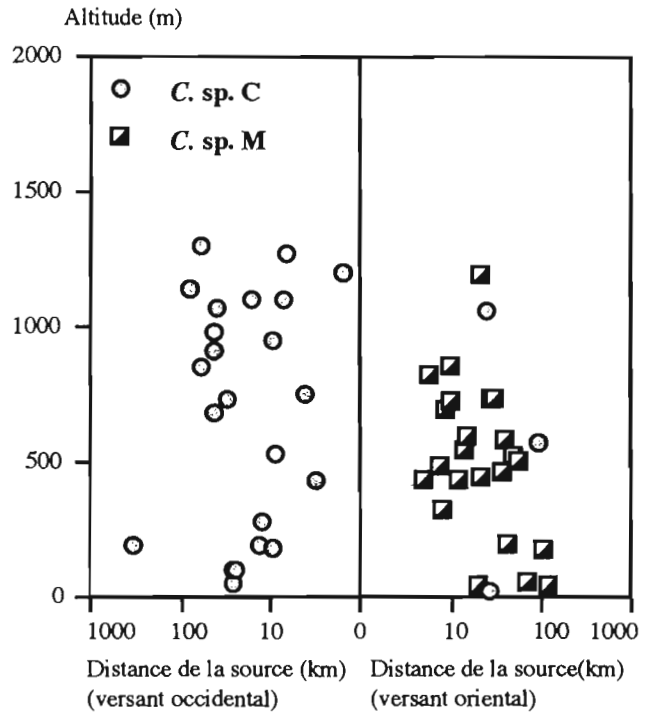
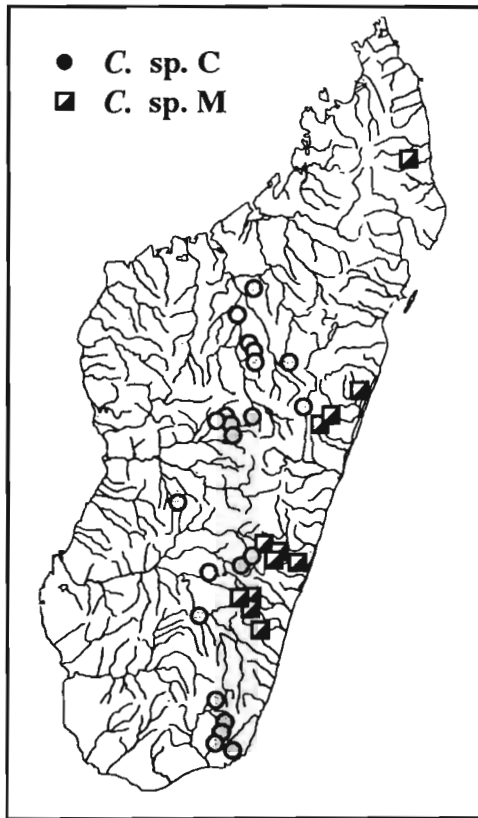
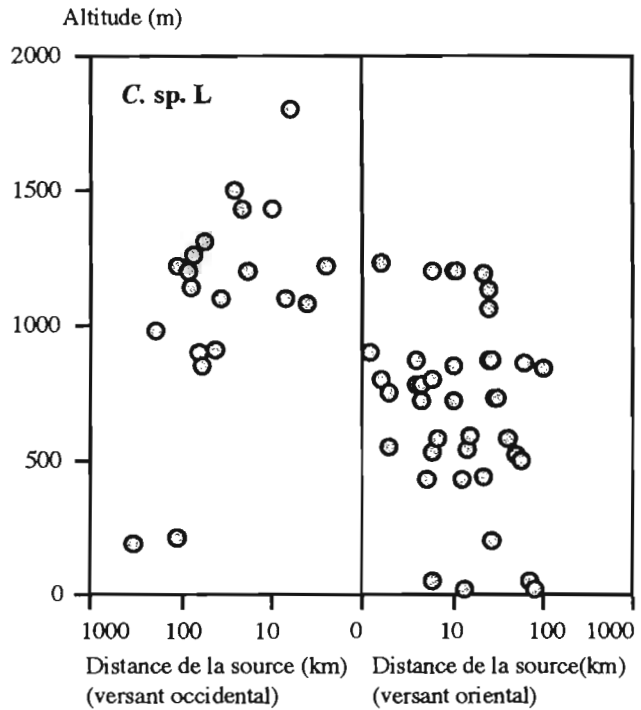
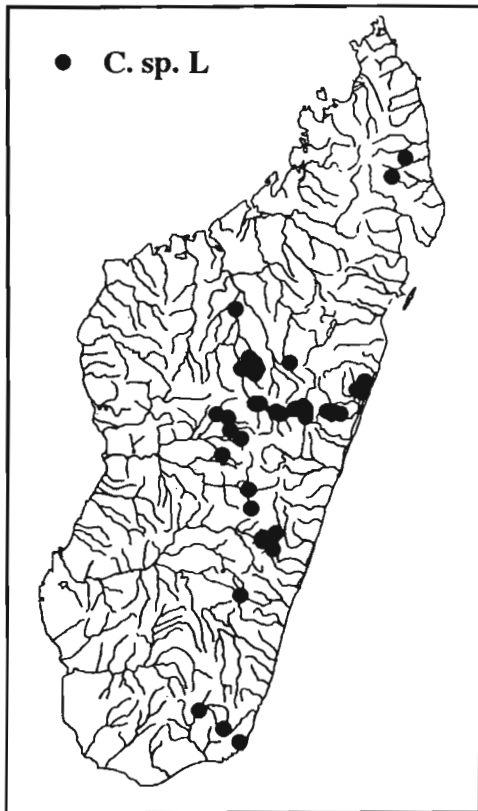
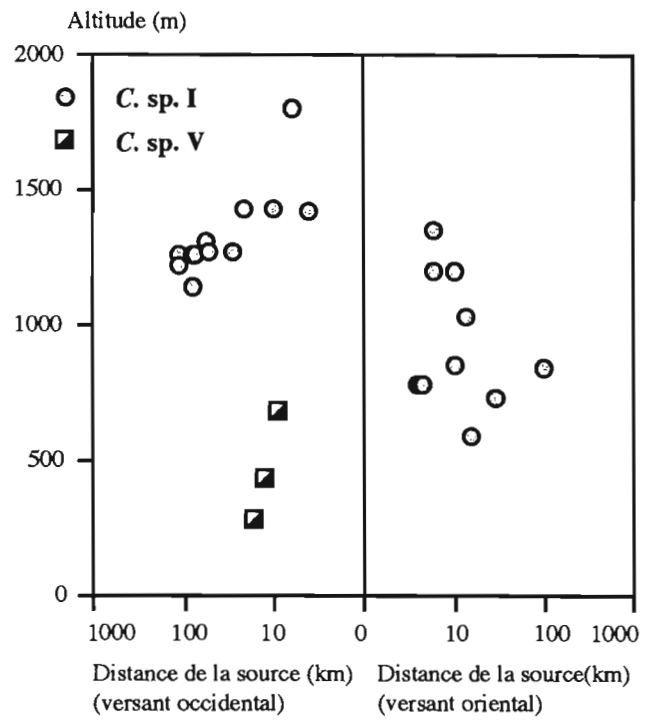
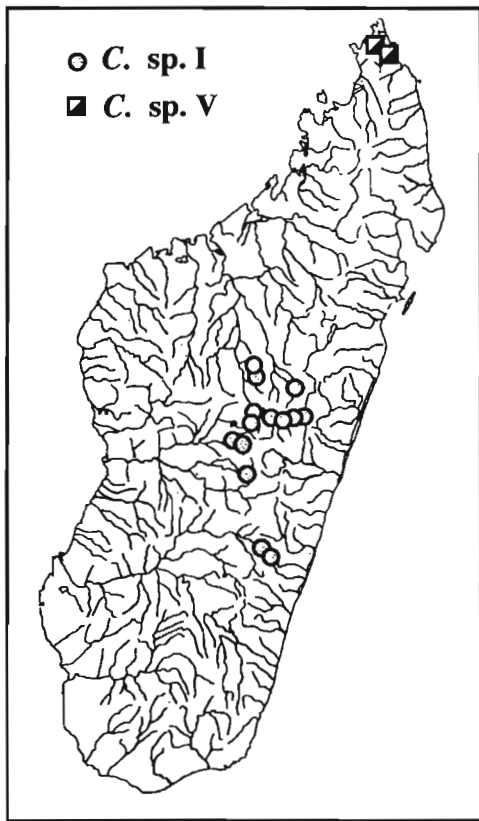


Figure 6-41 : *Cheumatopsyche* sp. L  
(groupe des Hautes-Terres)  
Carte et profil écologique des captures







**Figure 6-42 : *Cheumatopsyche* sp. C et sp. M  
 (groupe des Hautes-Terres)  
 Carte et profil écologique des localités de captures**

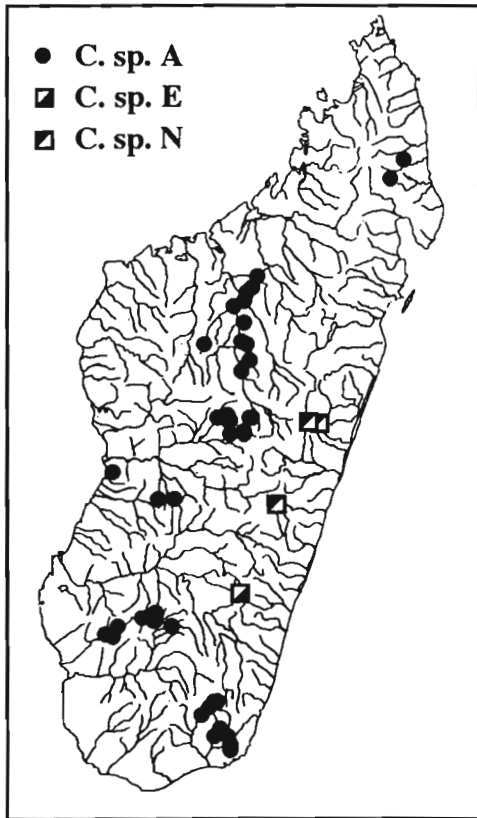


Figure 6-43 : *Cheumatopsyche* sp. A, sp. E et sp. N  
 (groupe africain)  
 Carte et profil écologique des captures

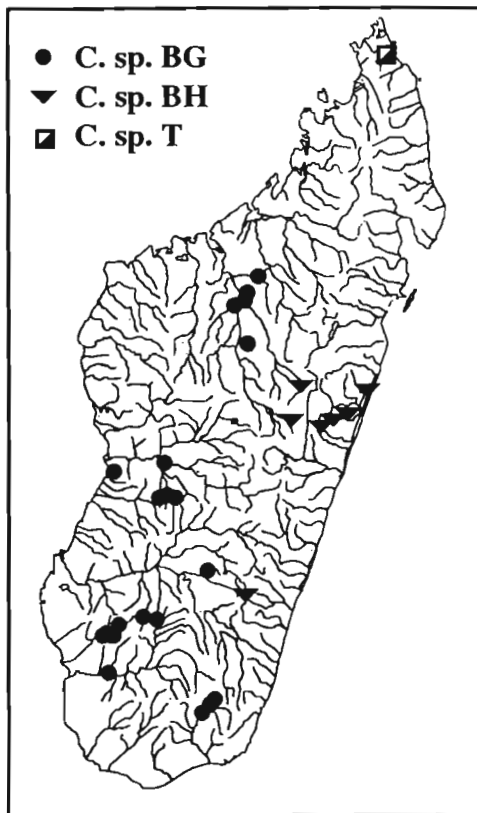
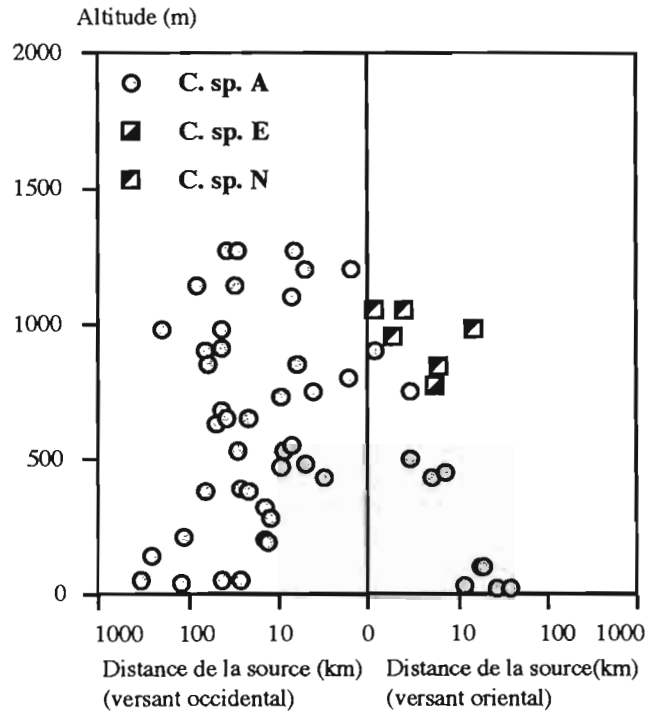


Figure 6-44 : *Cheumatopsyche* sp. BG, sp. BH et sp. T  
 (groupe africain)  
 Carte et profil écologique des captures

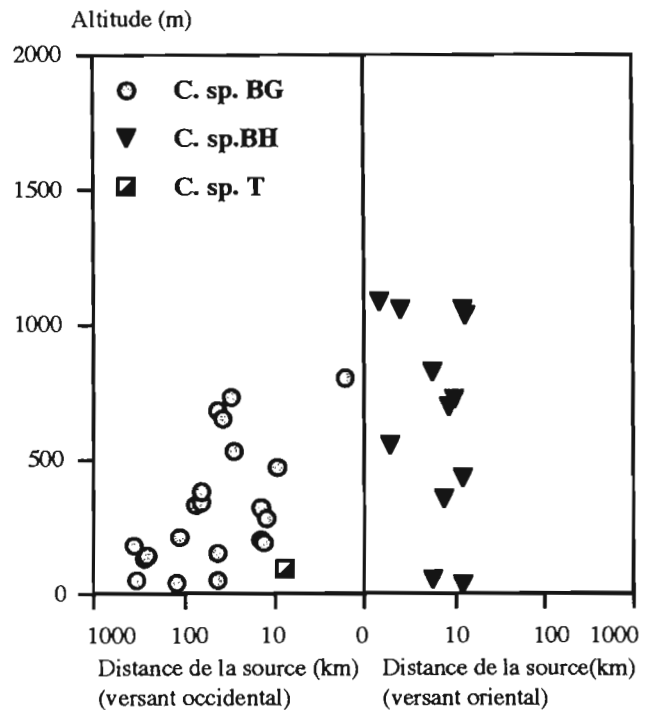


Figure 6-45 : *Cheumatopsyche* sp. BI et sp. B  
(groupe africain)  
Carte et profil écologique des captures

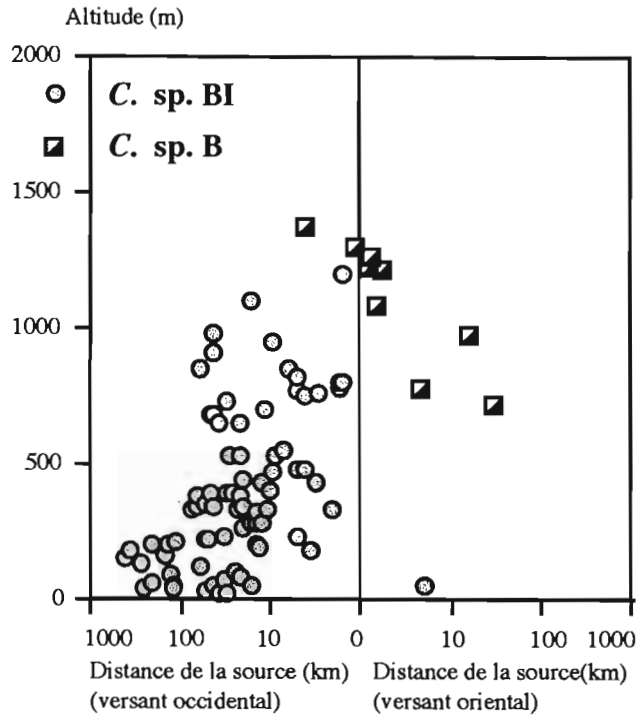
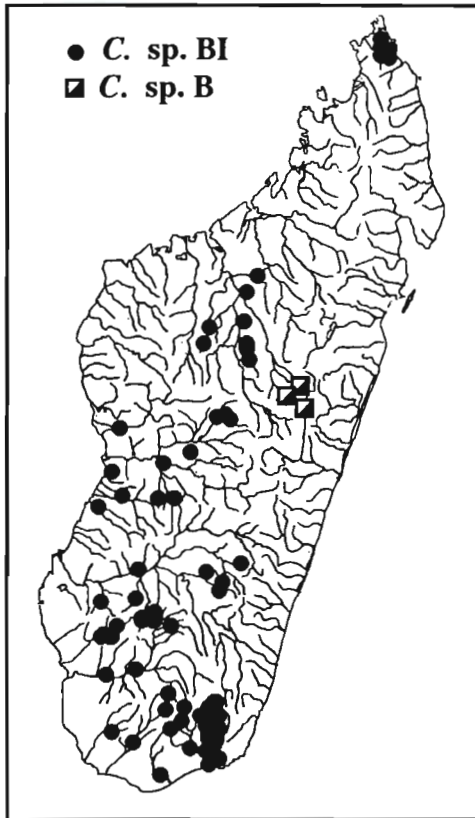
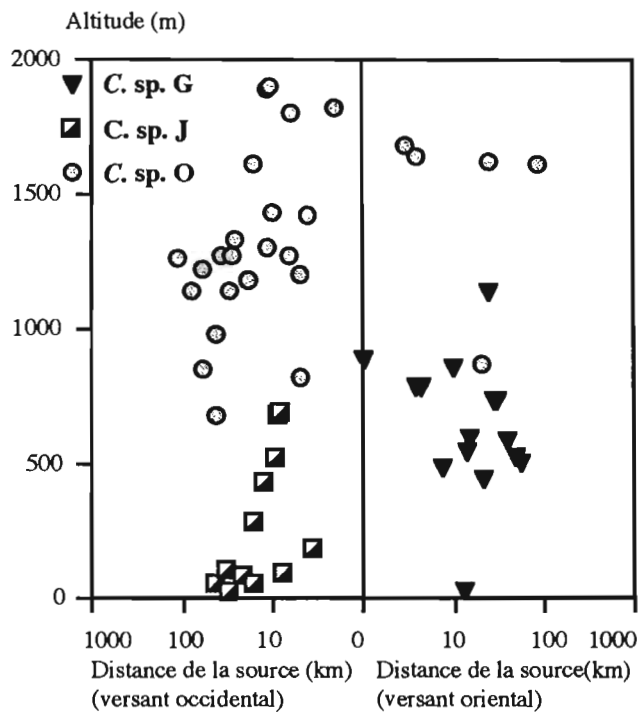
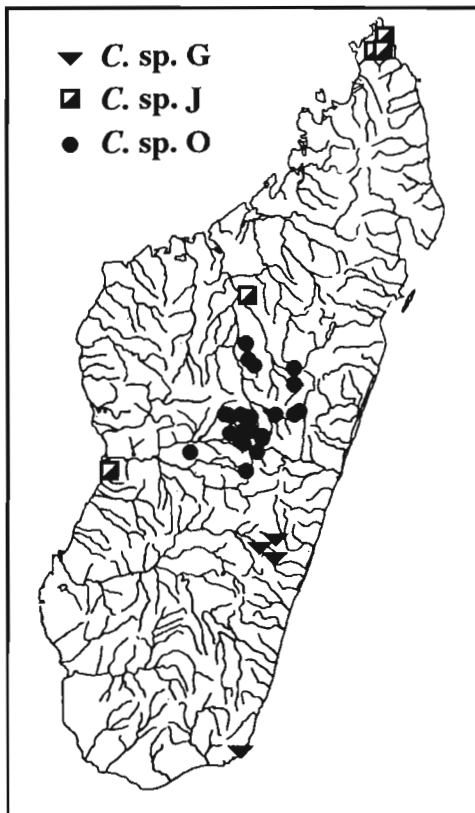


Figure 6-46 : *Cheumatopsyche* sp. G, sp. J et sp. O  
(groupe africain)  
Carte et profil écologique des captures



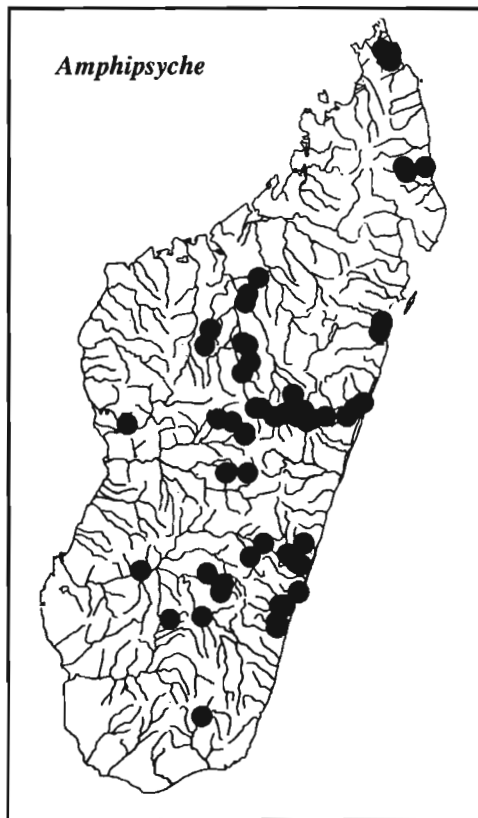


Figure 6-47 : *Amphipsyche* et *Leptonema*  
Carte et profil écologique des captures

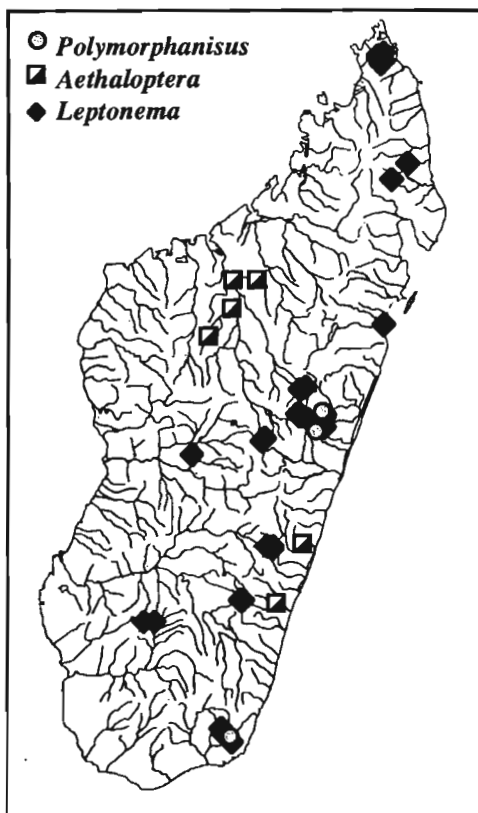
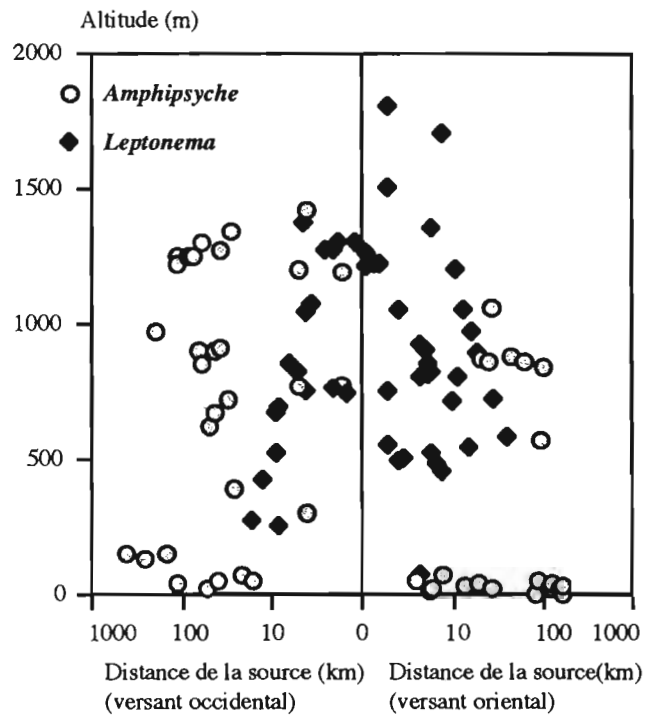
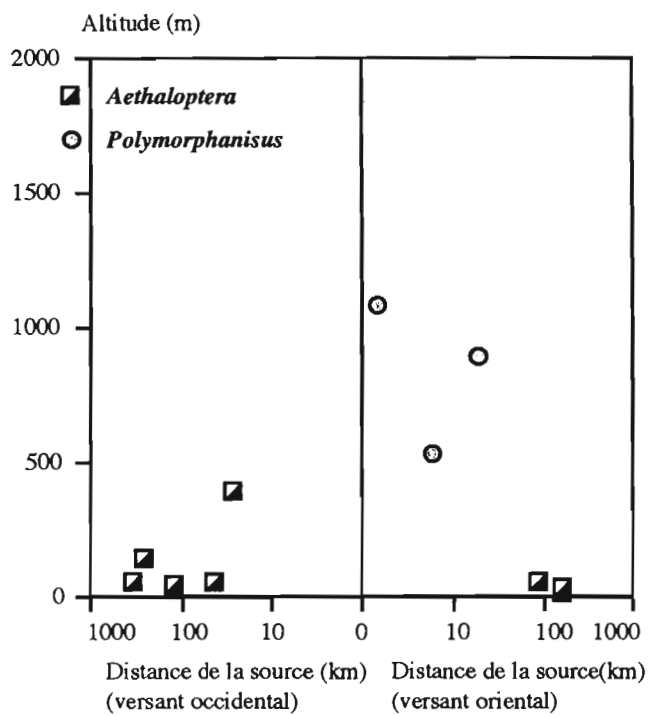


Figure 6-48: *Polymorphanus* et *Aethaloptera*  
Carte et profil écologique des captures



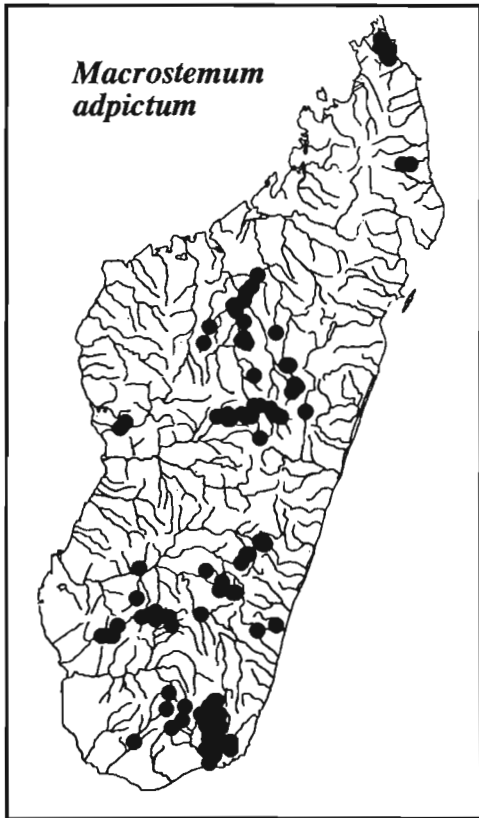


Figure 6-49 : *Macrostemum adpictum*  
Carte et profil écologique des captures

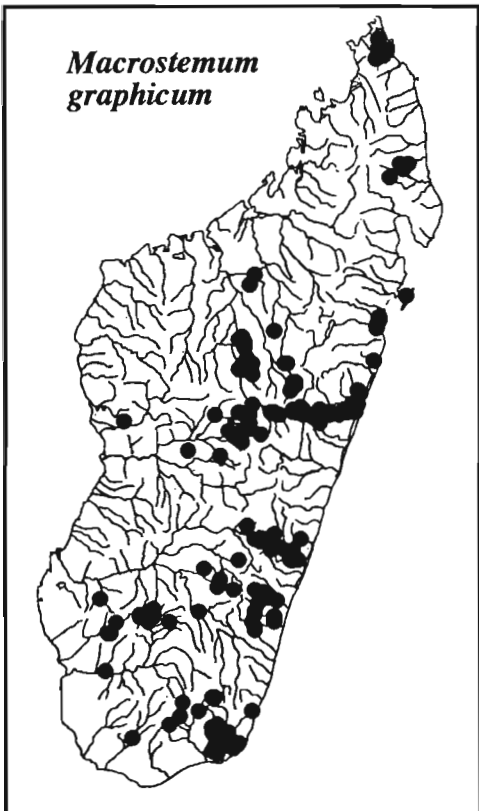
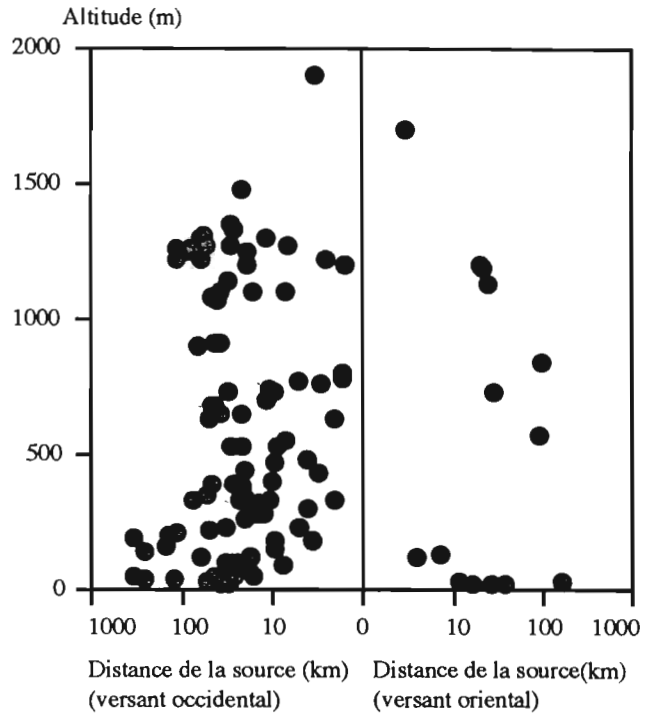
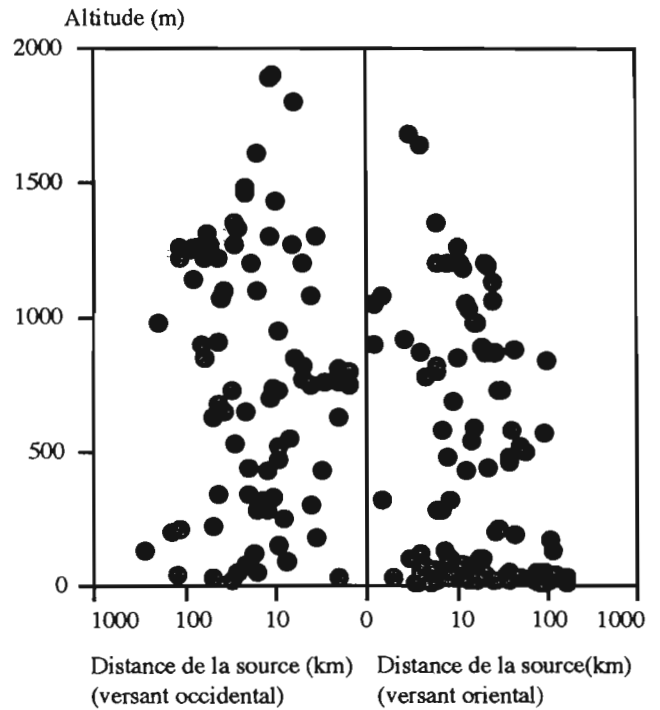


Figure 6-50: *Macrostemum graphicum*  
Carte et profil écologique des captures



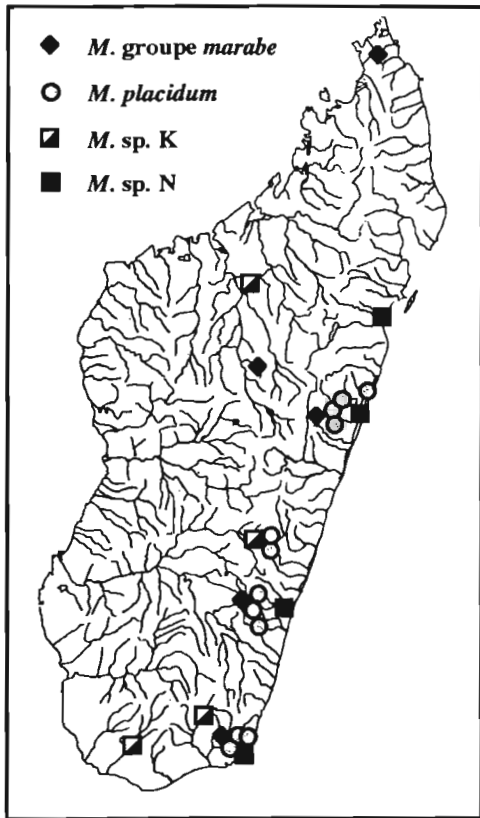


Figure 6-51 : *Macrostemum* sp. K, sp. N, *marabe* et *placidum*  
Carte et profil écologique des captures

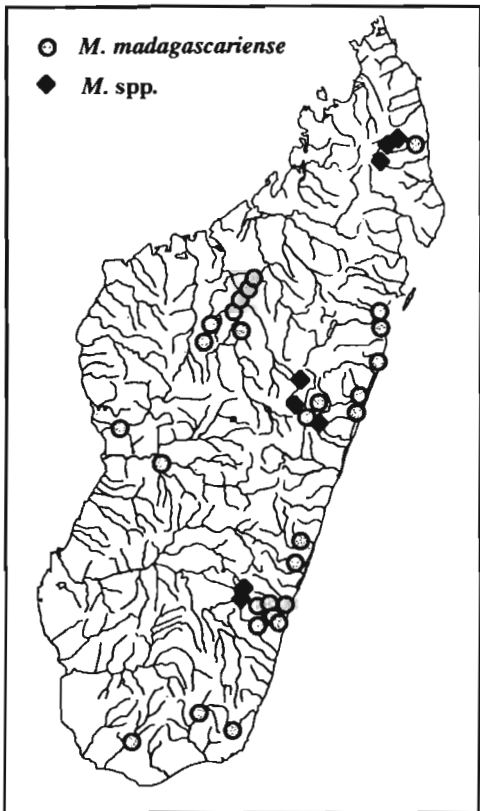
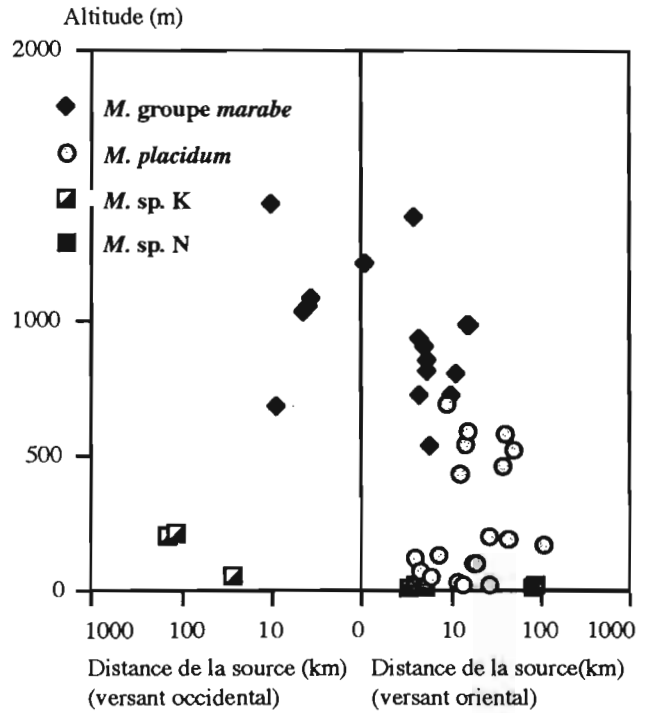
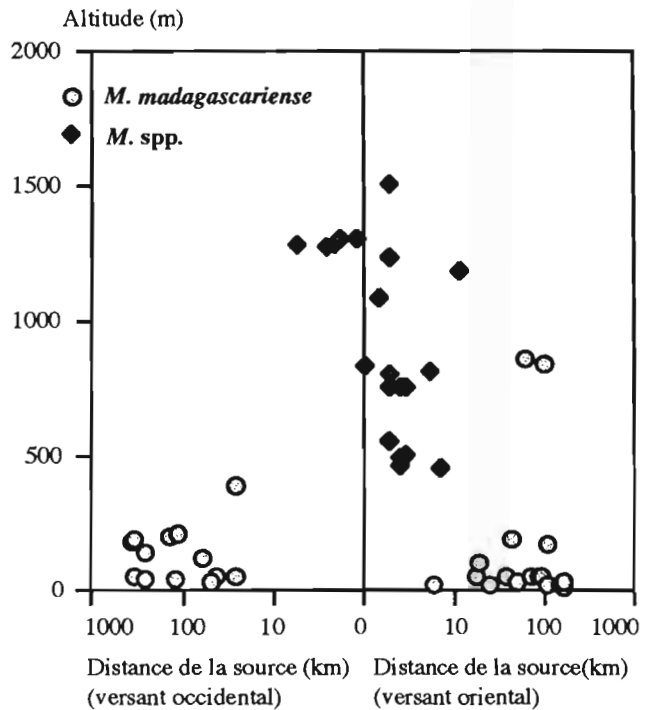
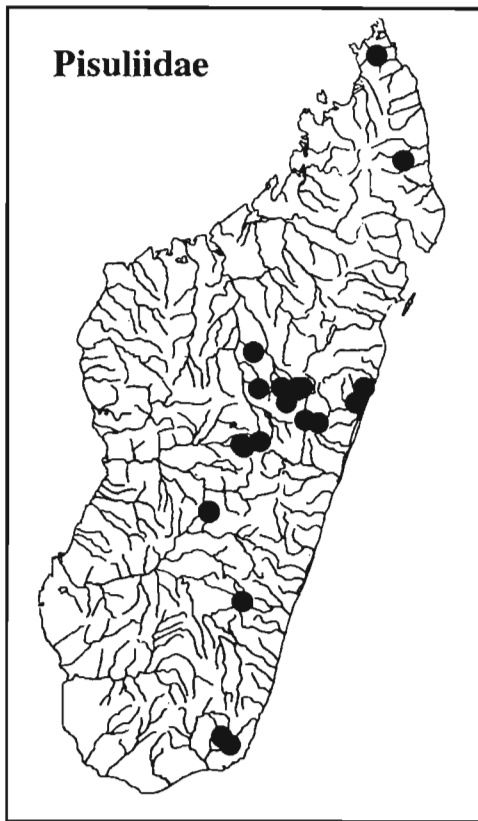
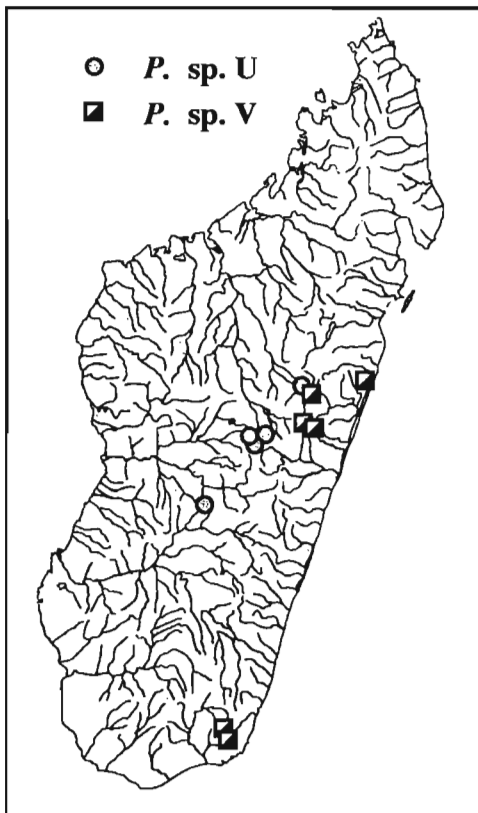
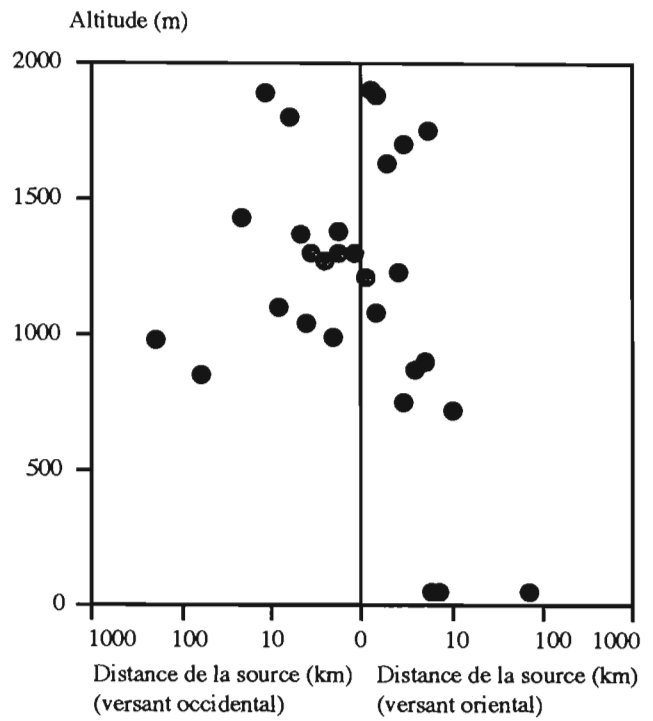


Figure 6-52: *Macrostemum madagascariense* et espèces forestières localisées  
Carte et profil écologique des captures

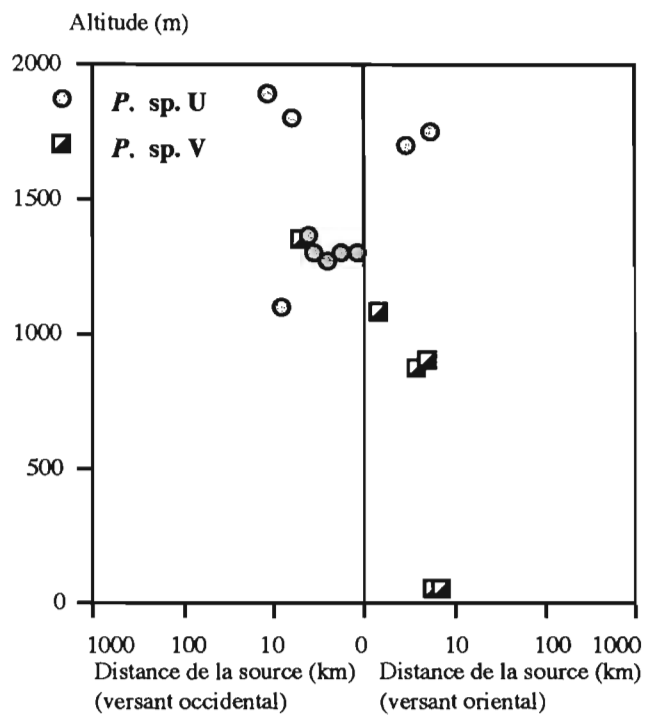


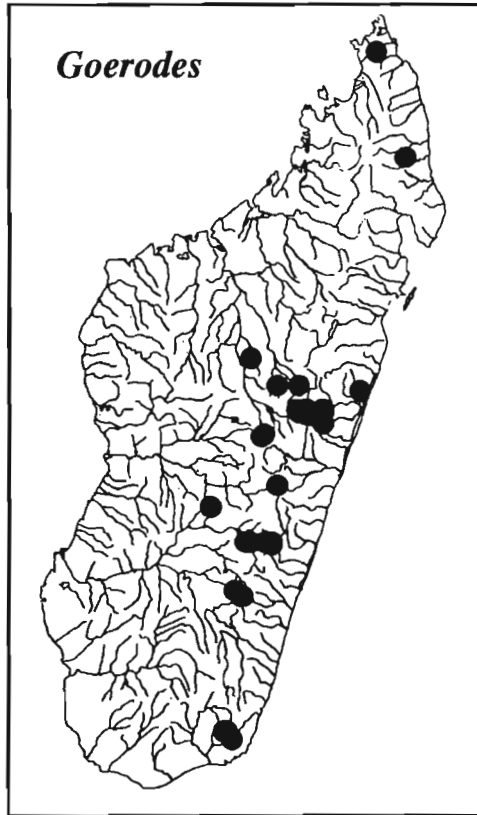


**Figure 6-53 : Pisuliidae**  
**Carte et profil écologique des captures**

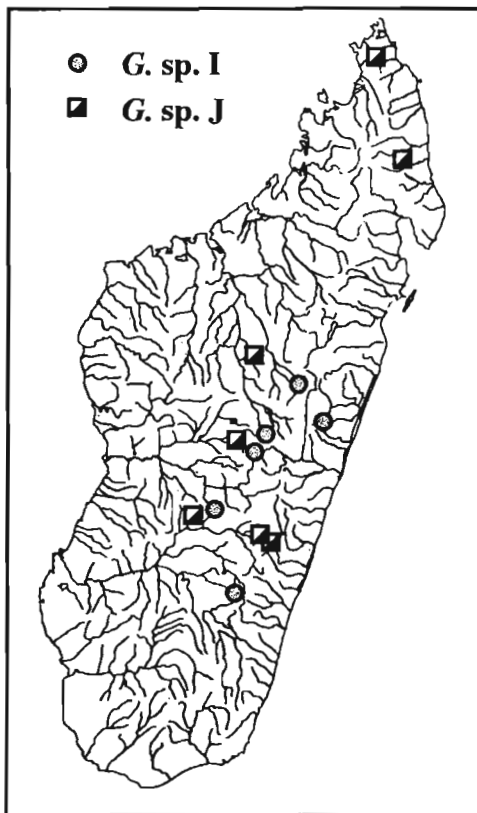
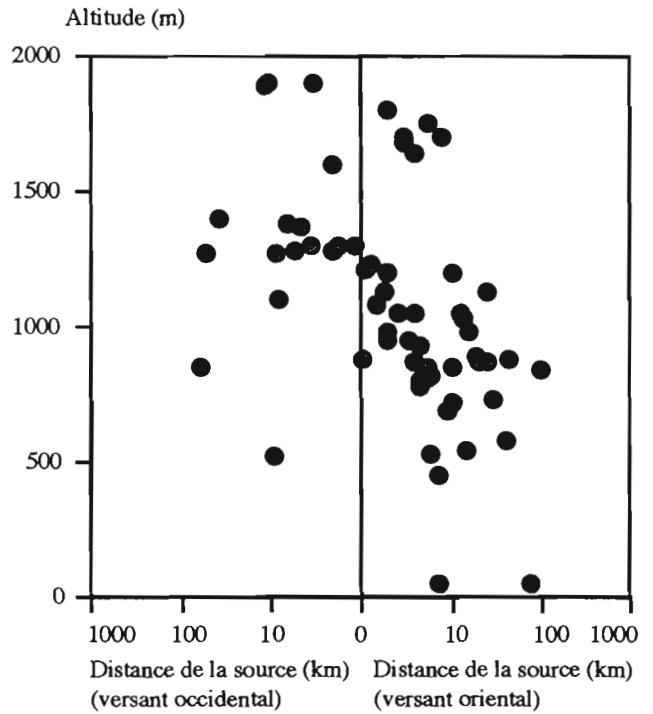


**Figure 6-54 : *Pisulia* sp. U et sp. V**  
**Carte et profil écologique des captures**

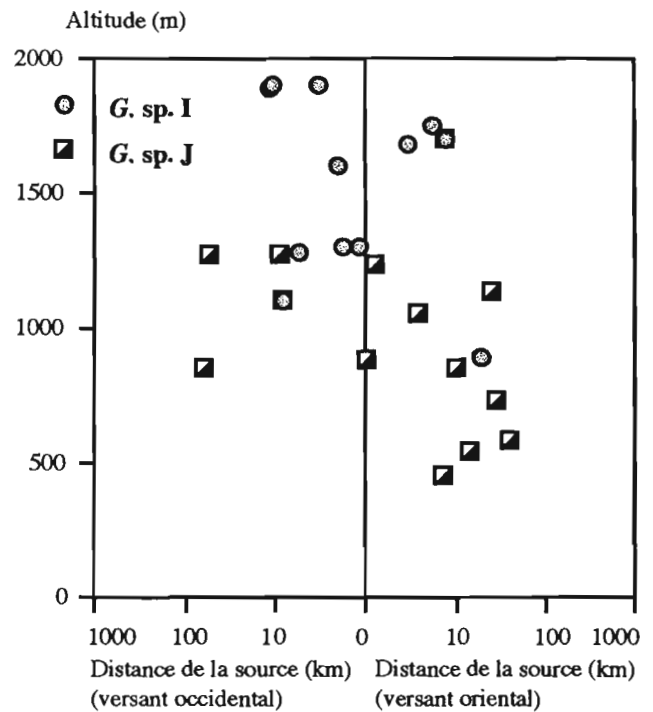




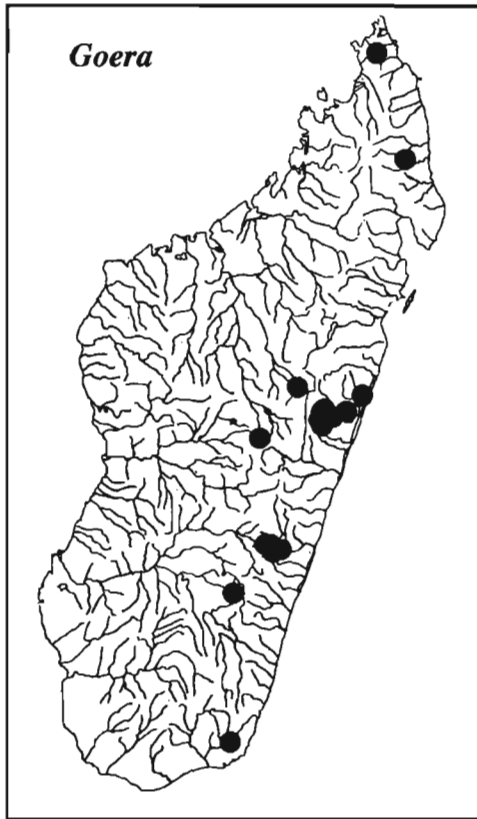
**Figure 6-55 : Genre *Goerodes***  
**Carte et profil écologique des localités de capture**



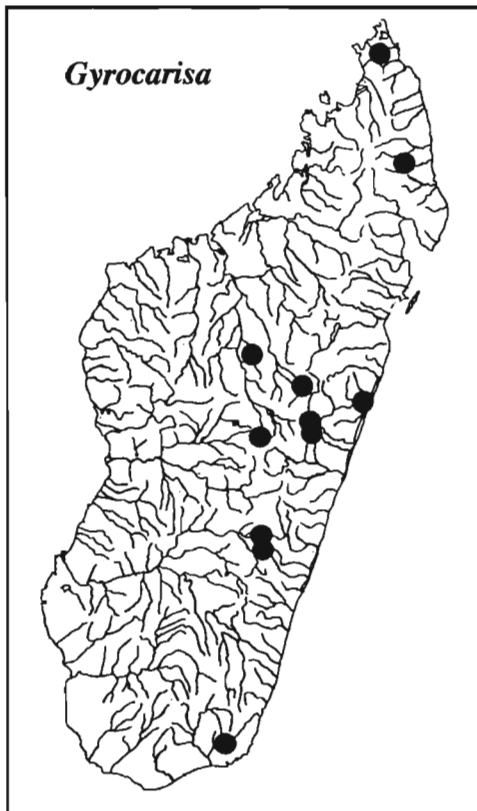
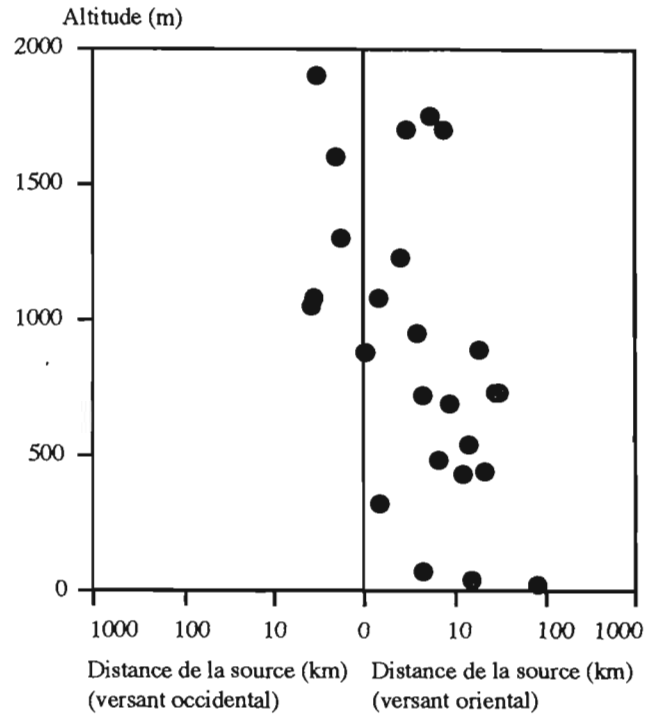
**Figure 6-56 : *Goerodes sp. I* et *sp. J***  
**Carte et profil écologique des localités de capture**



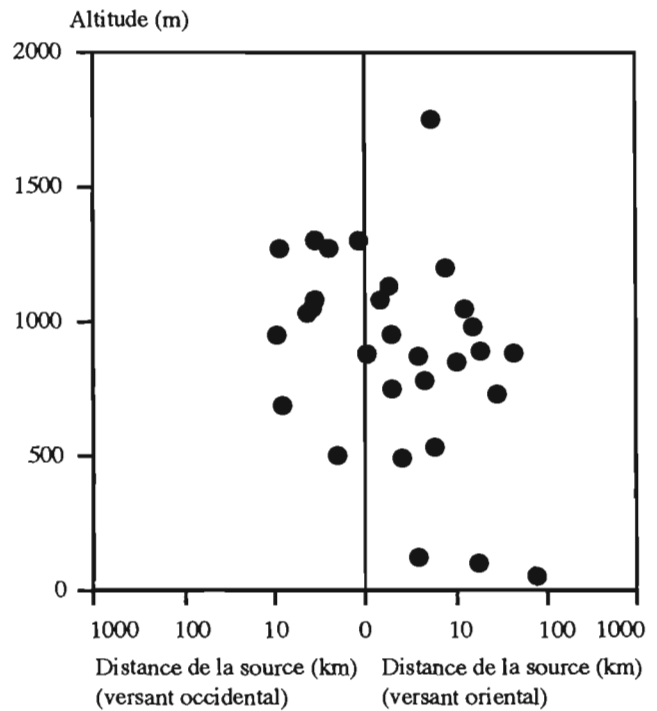


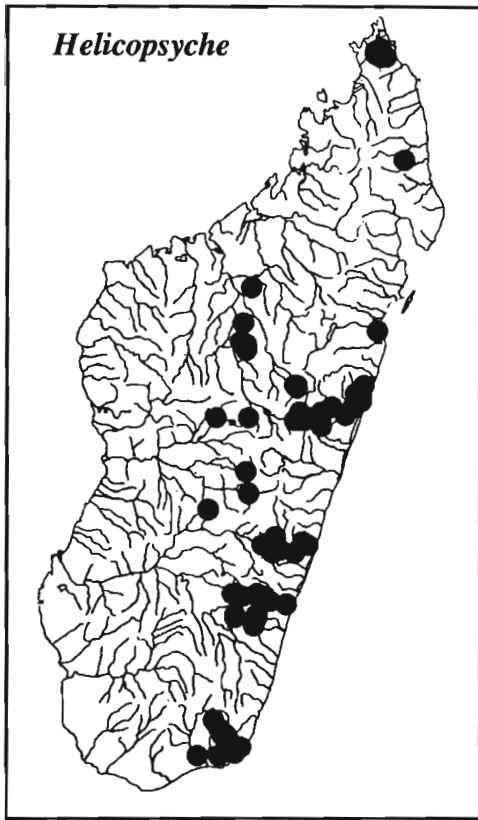


**Figure 6-57 : Genre *Goera***  
**Carte et profil écologique des captures**

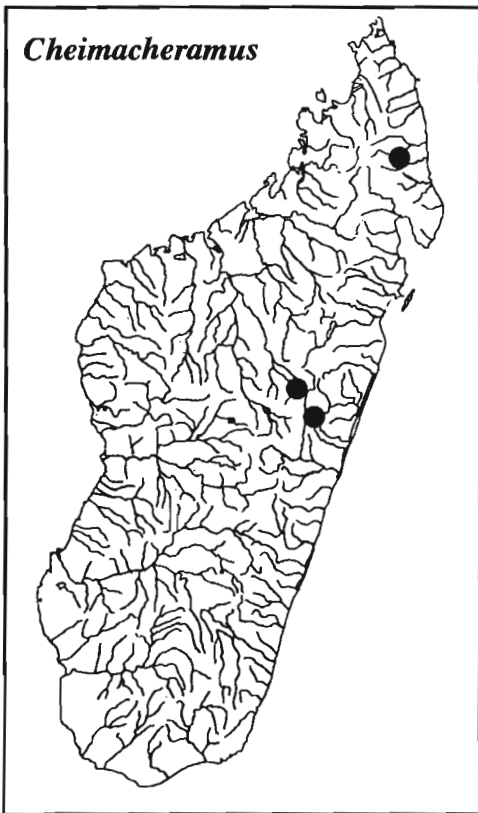
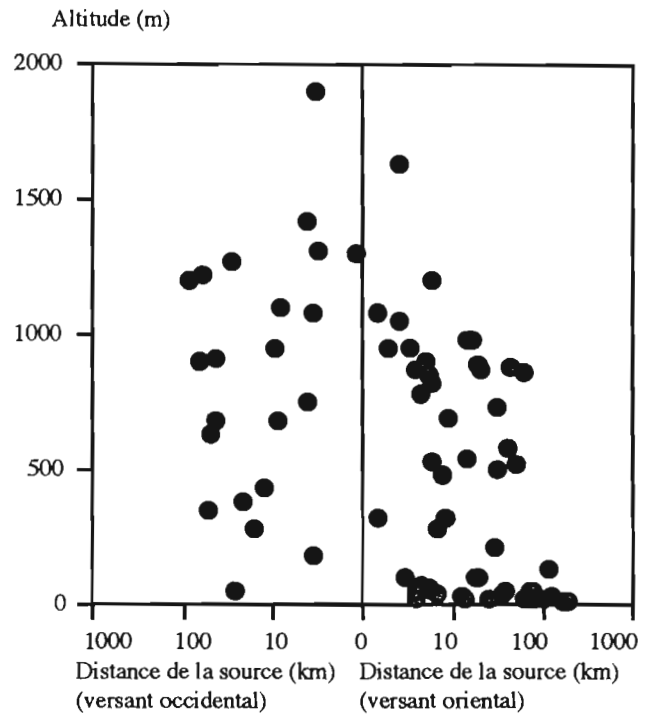


**Figure 6-58 : Genre *Gyrocarisa***  
**Carte et profil écologique des captures**

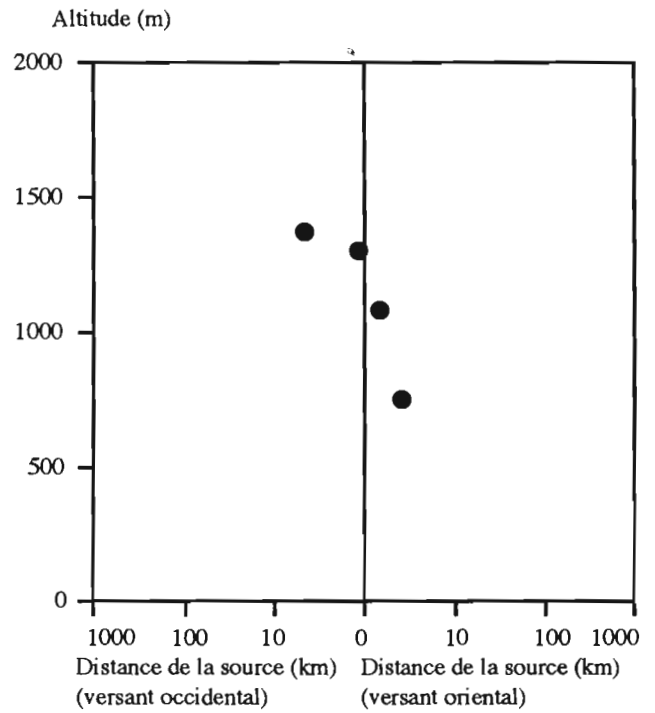


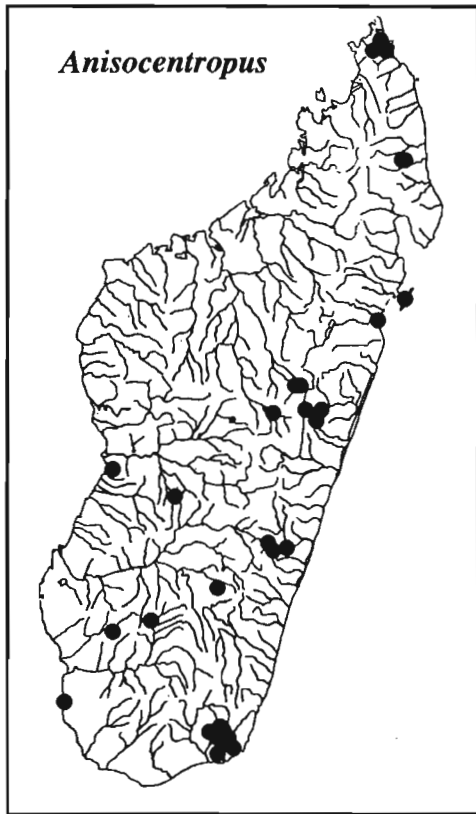


**Figure 6-59 : Genre *Helicopsyche***  
Carte et profil écologique des captures

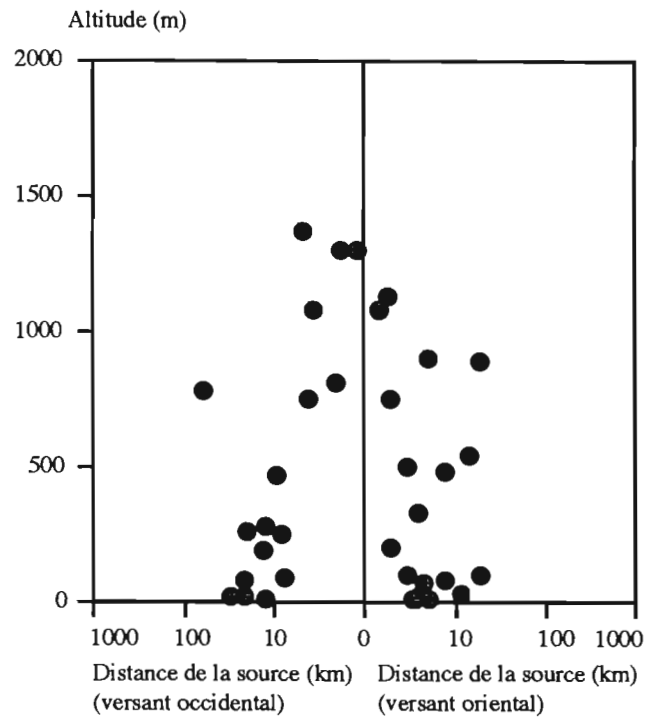


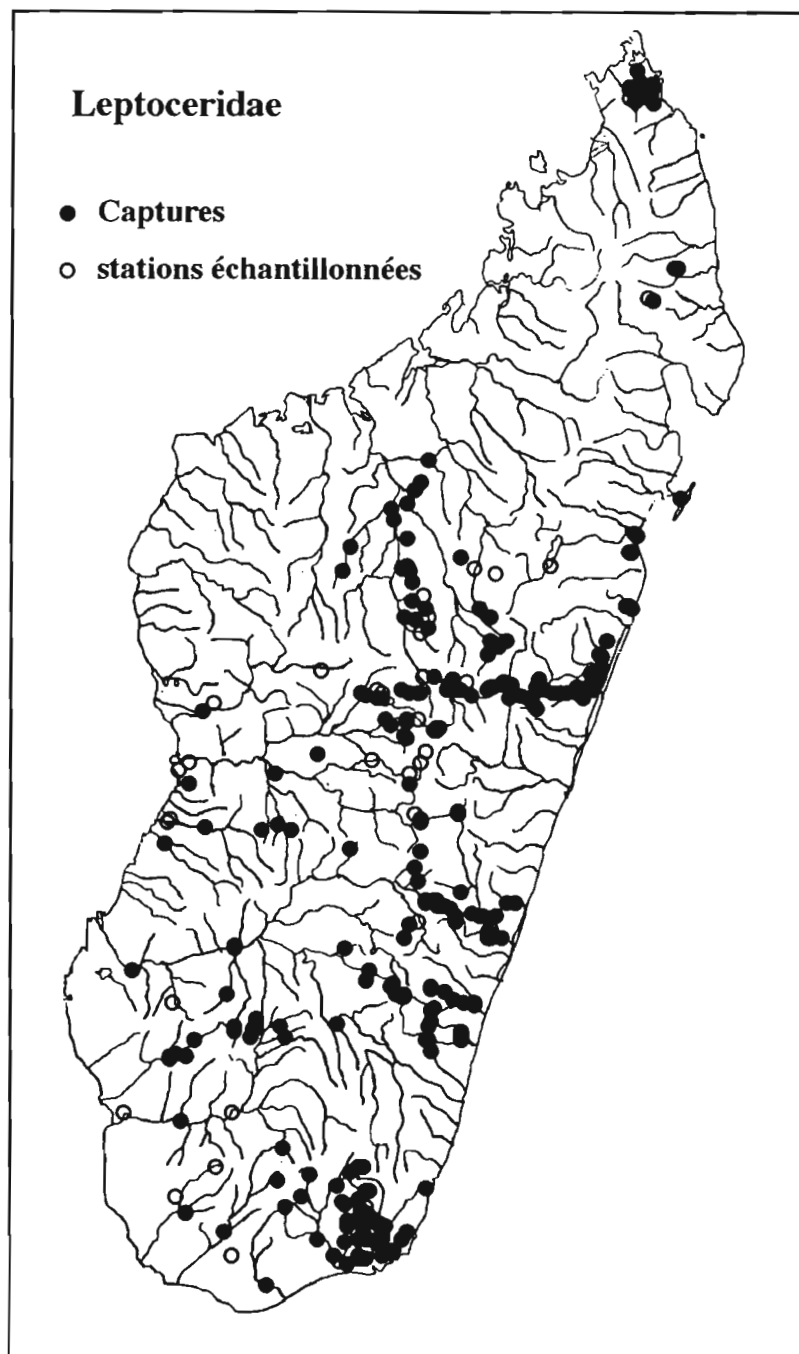
**Figure 6-60 : Genre *Cheimacheramus***  
Carte et profil écologique des captures





**Figure 6-61 : Genre *Anisocentropus***  
**Carte et profil écologique des captures**





**Figure 6-62 : Leptoceridae, localisation des captures**

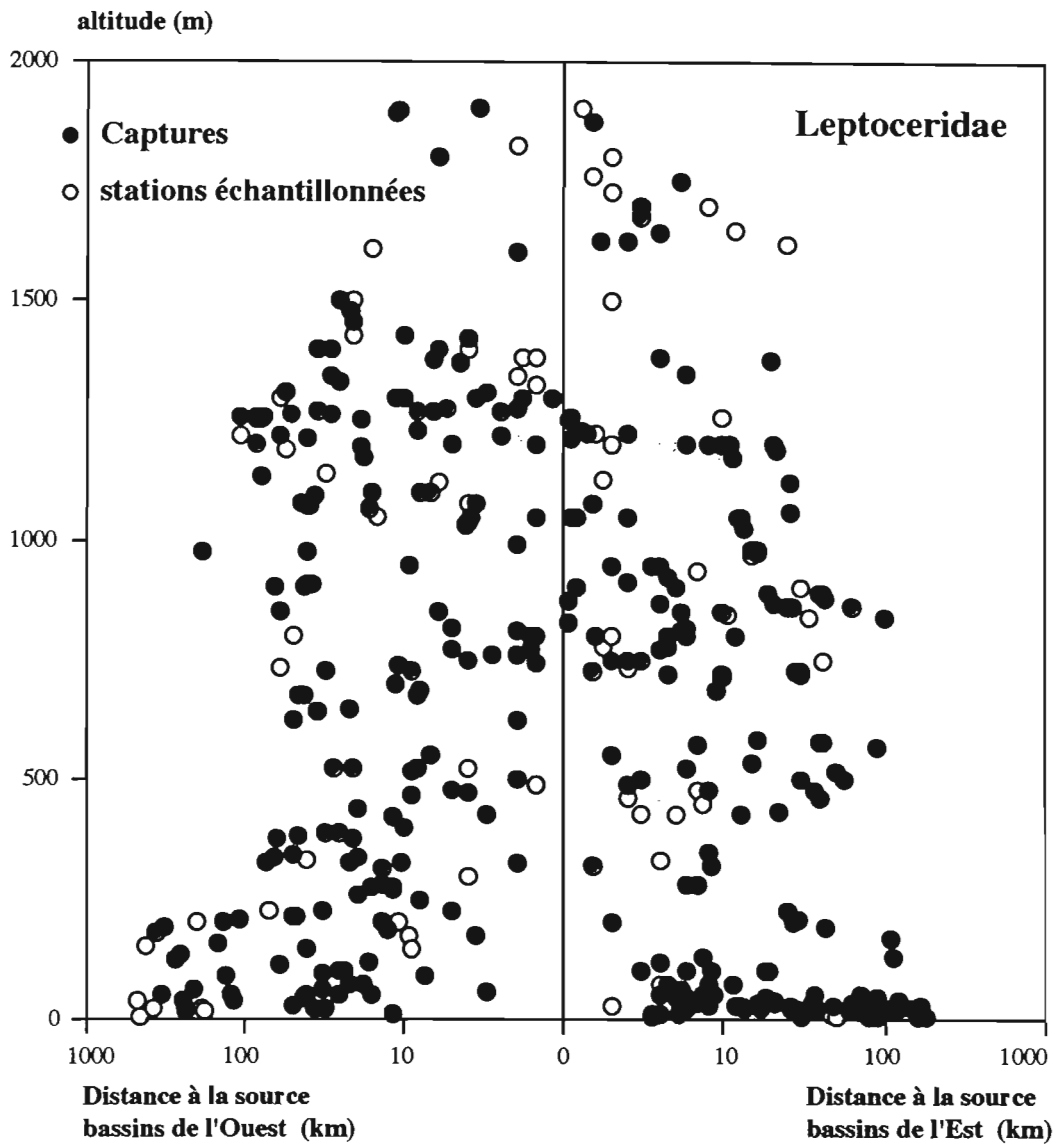


Figure 6-63 : Leptoceridae, profil écologique des captures

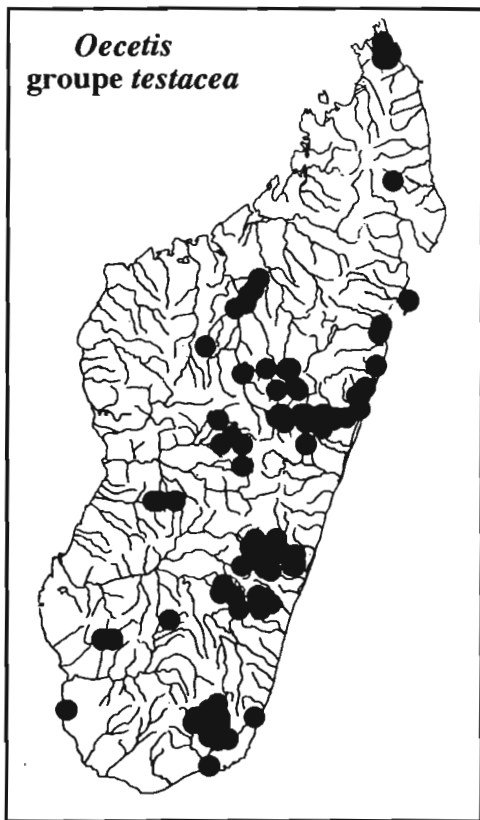


Figure 6-64 : *Oecetis* groupe *testacea*  
Carte et profil écologique des captures

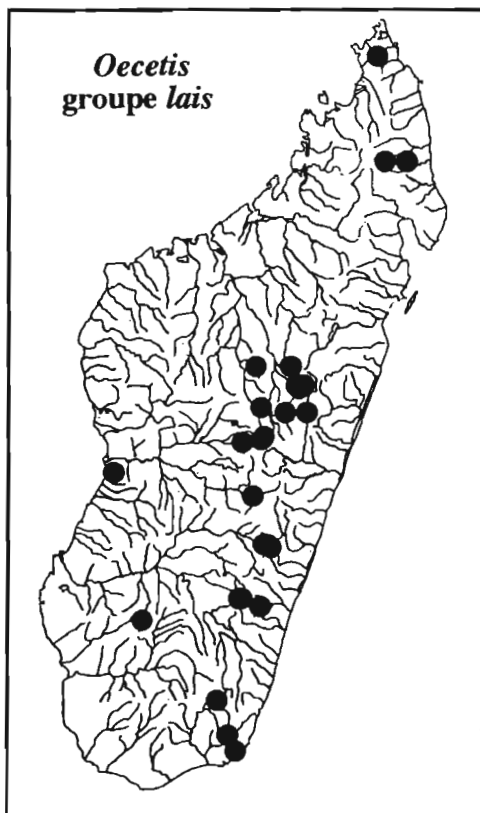
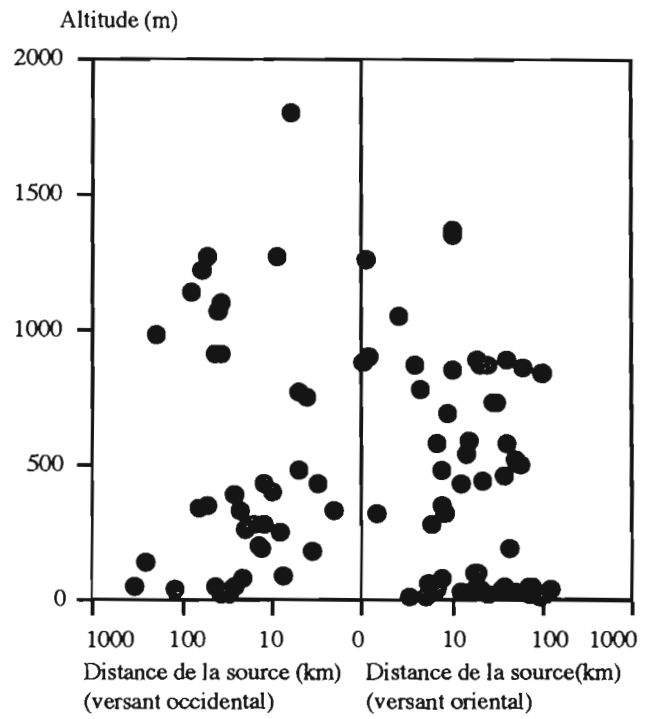
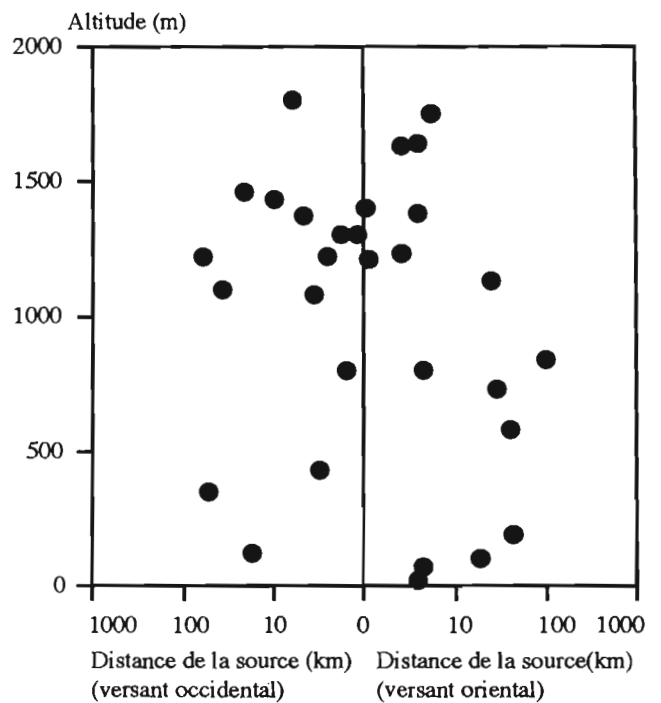


Figure 6-65 : *Oecetis* groupe *lais*  
Carte et profil écologique des captures



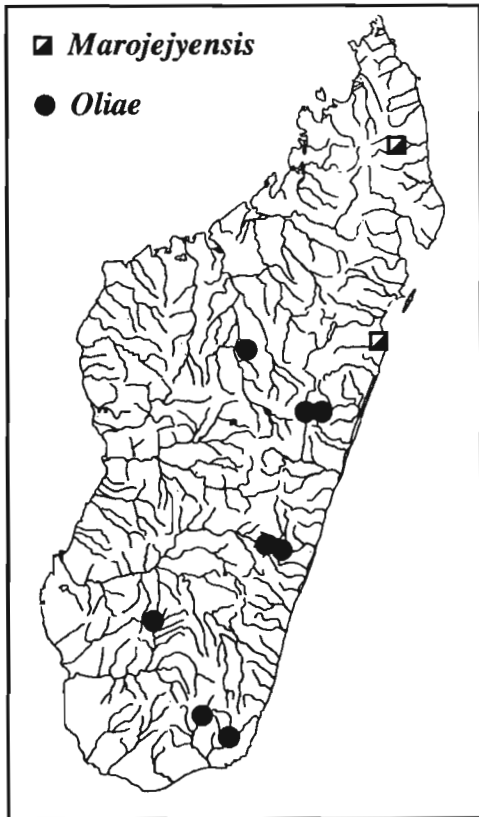


Figure 6-66 : *Oecetis* groupes *marojejyensis* et *oliae*  
 Carte et profil écologique des captures

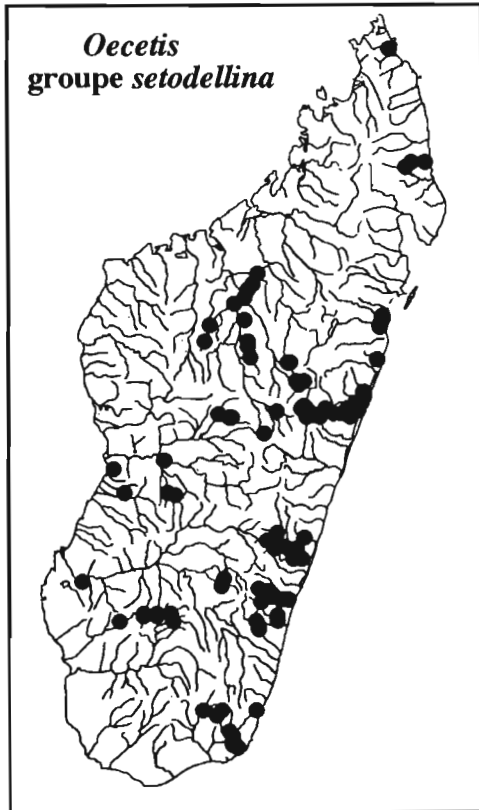
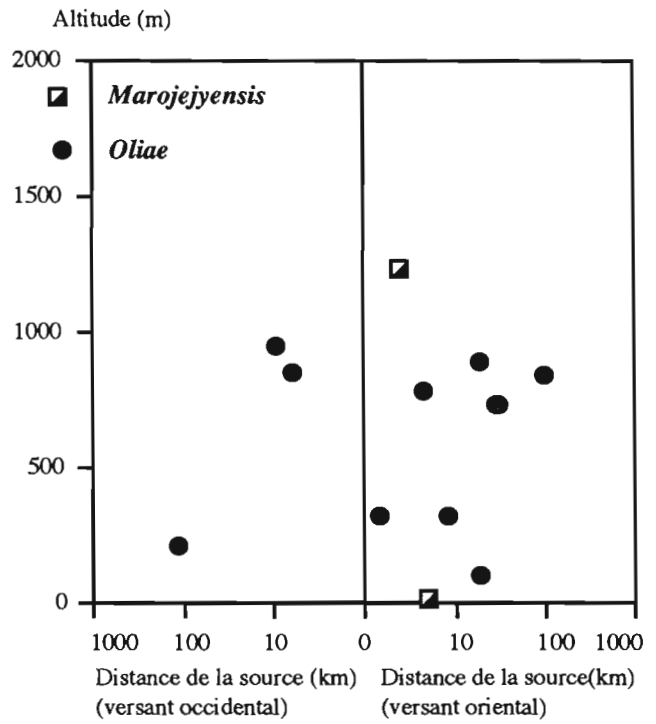
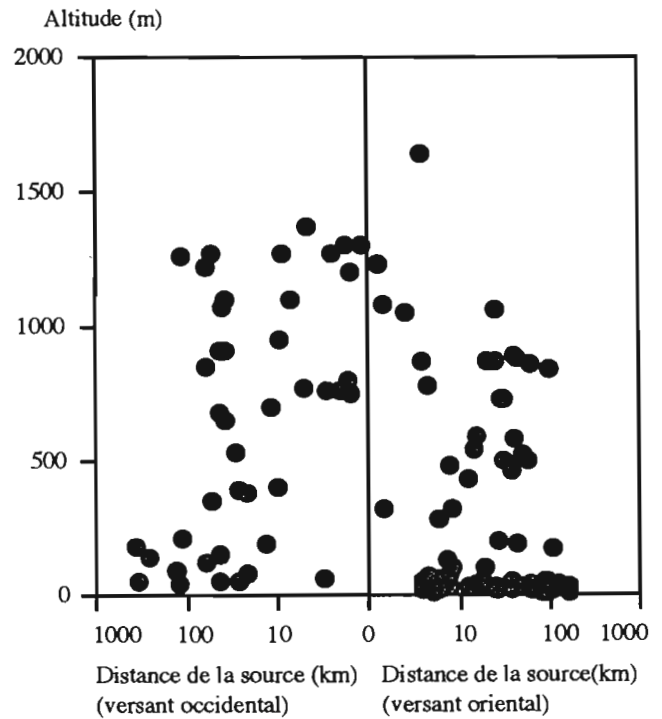
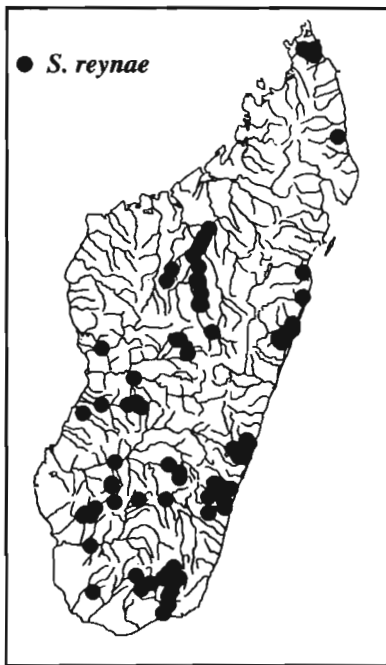
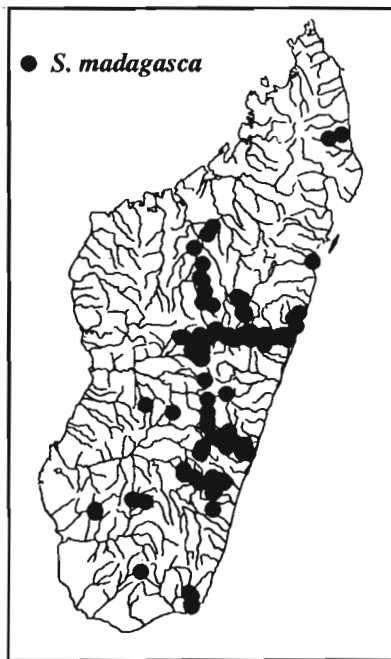
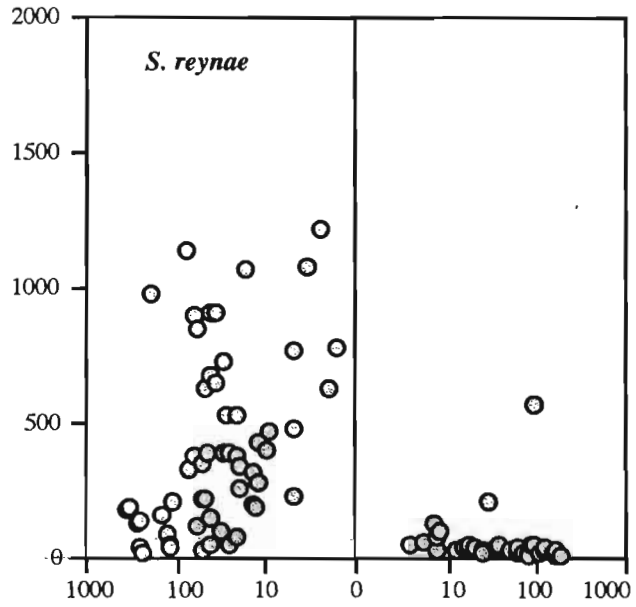


Figure 6-67 : *Oecetis* groupe *setodellina*  
 Carte et profil écologique des captures

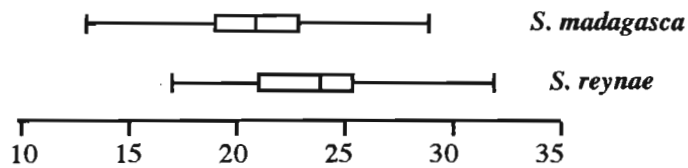
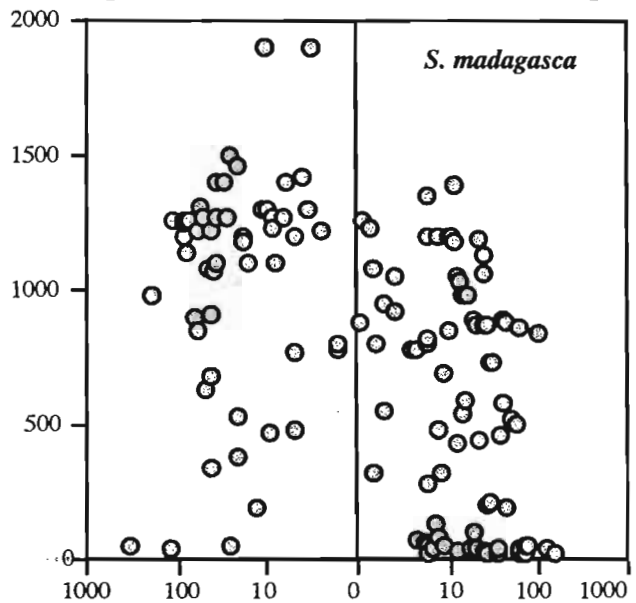




**Figure 6-68 : *Setodes reynae***  
Carte et profil écologique des localités de capture



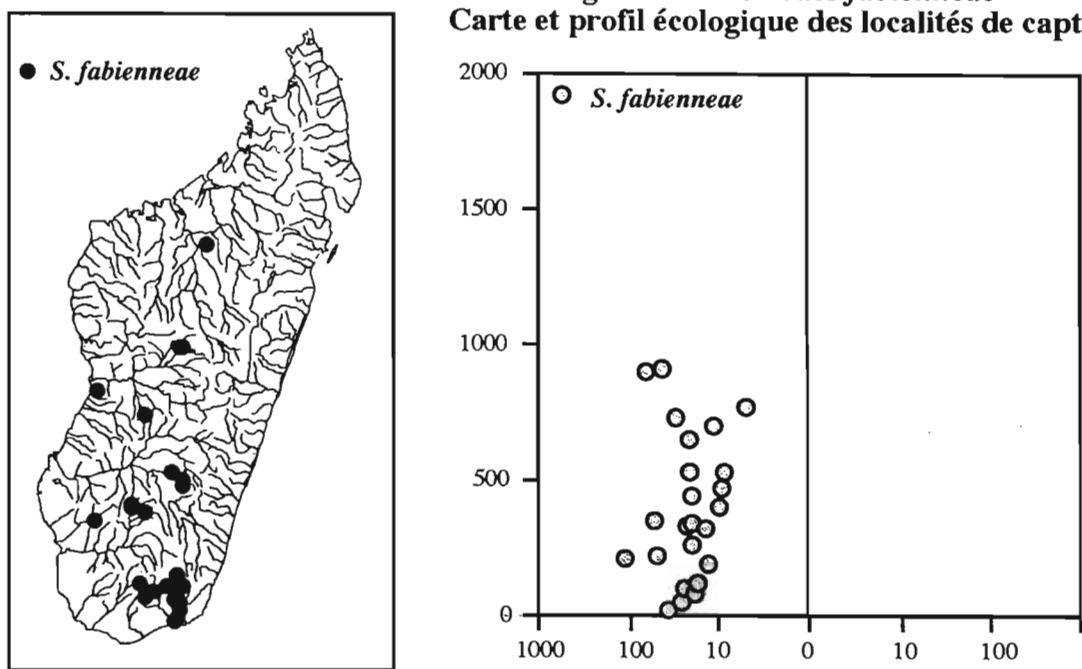
**Figure 6-69 : *Setodes madagasca***  
Carte et profil écologique des localités de capture



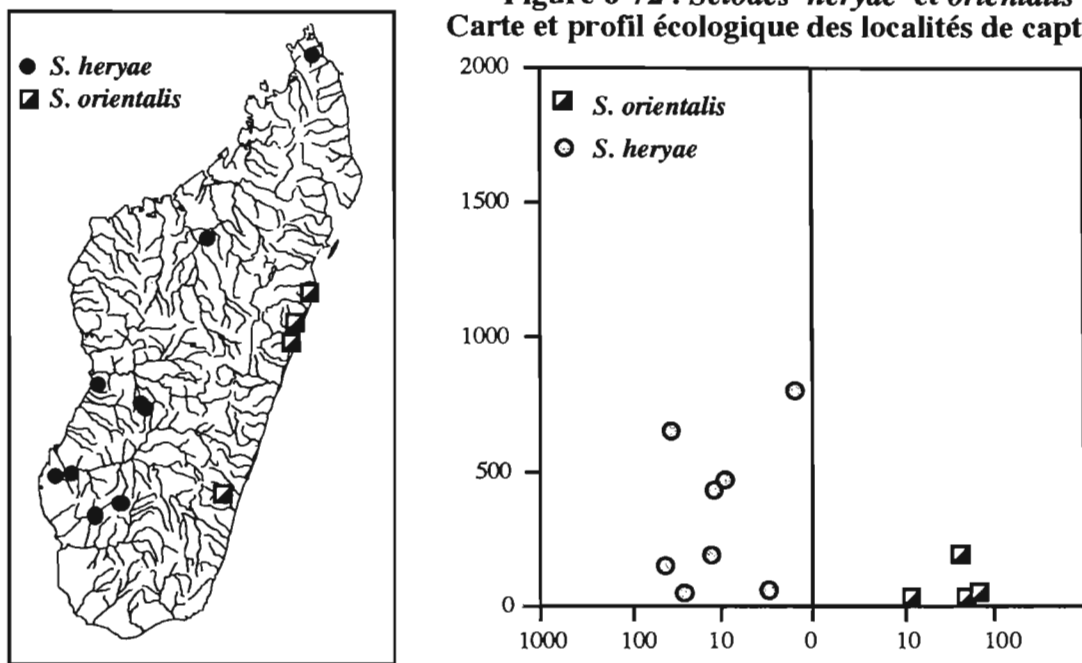
**Figure 6-70 : Température de l'eau à 18h (°C)**  
sur les sites de capture



**Figure 6-71 : *Setodes fabienneae***  
**Carte et profil écologique des localités de capture**

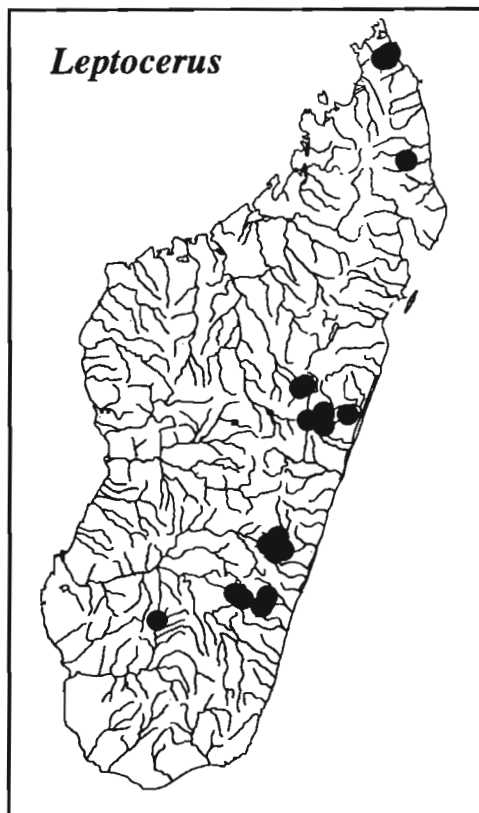
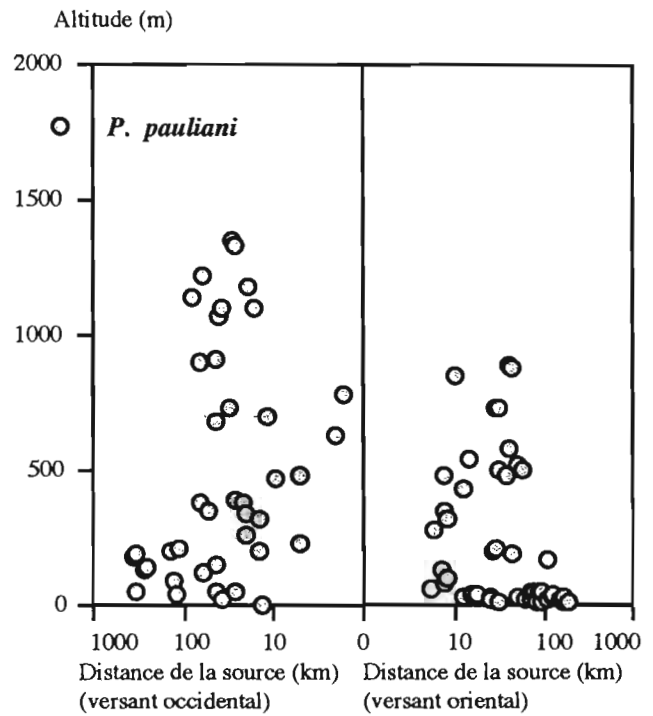


**Figure 6-72 : *Setodes heryae* et *orientalis***  
**Carte et profil écologique des localités de capture**

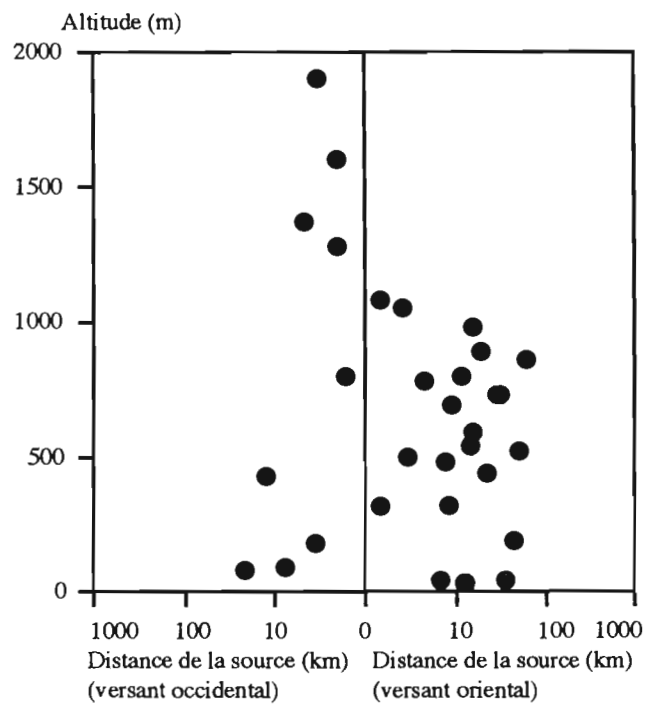




**Figure 6-73 : *Parasetodes pauliani***  
**Carte et profil écologique des localités de capture**



**Figure 6-74 : genre *Leptocerus***  
**Carte et profil écologique des localités de capture**



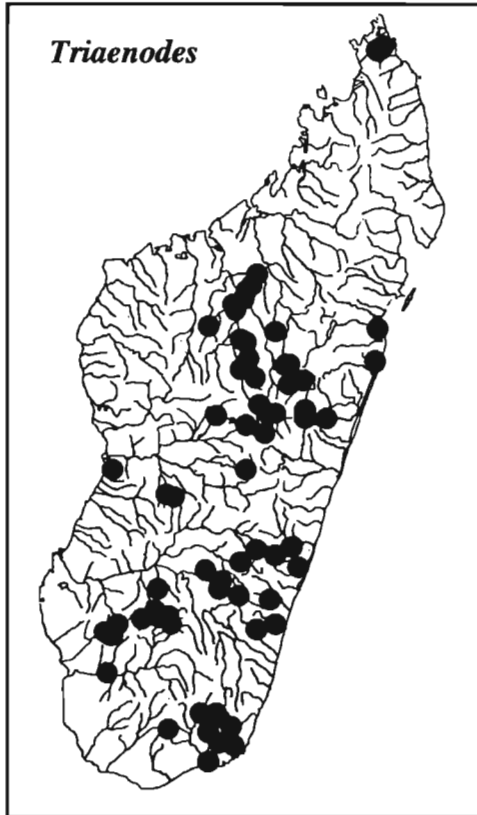


Figure 6-75 : Genre *Triaenodes*  
Carte et profil écologique des localités de capture

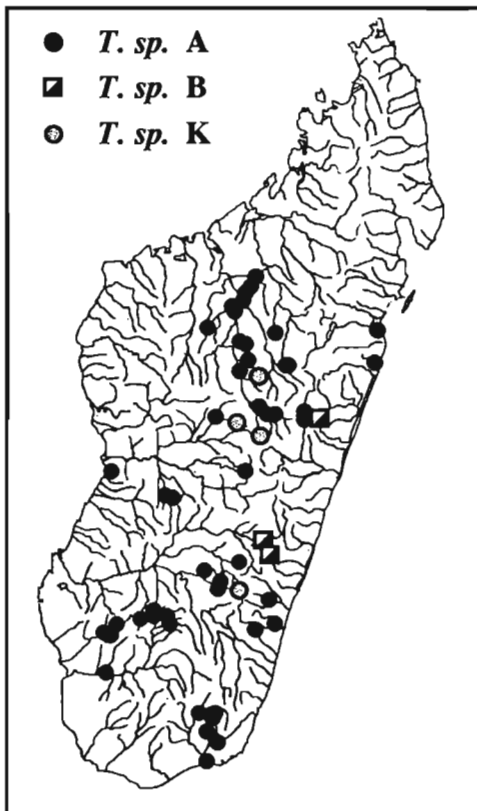
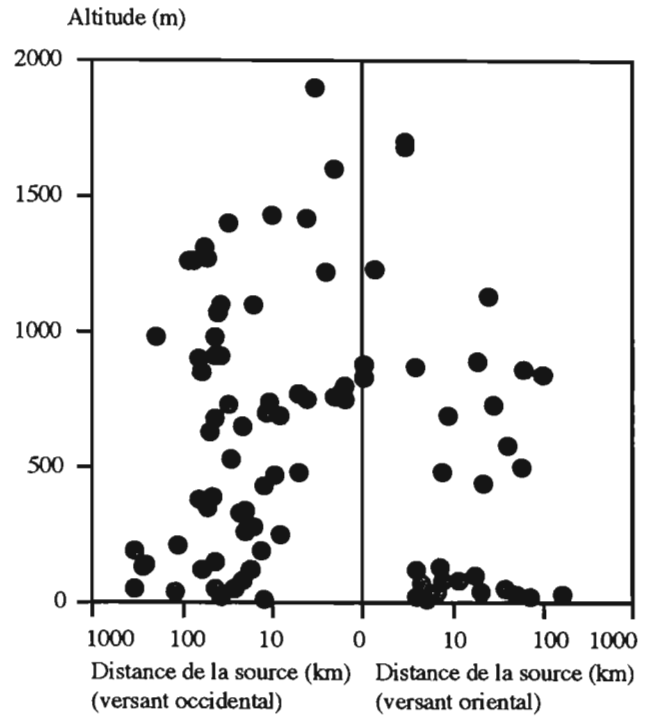
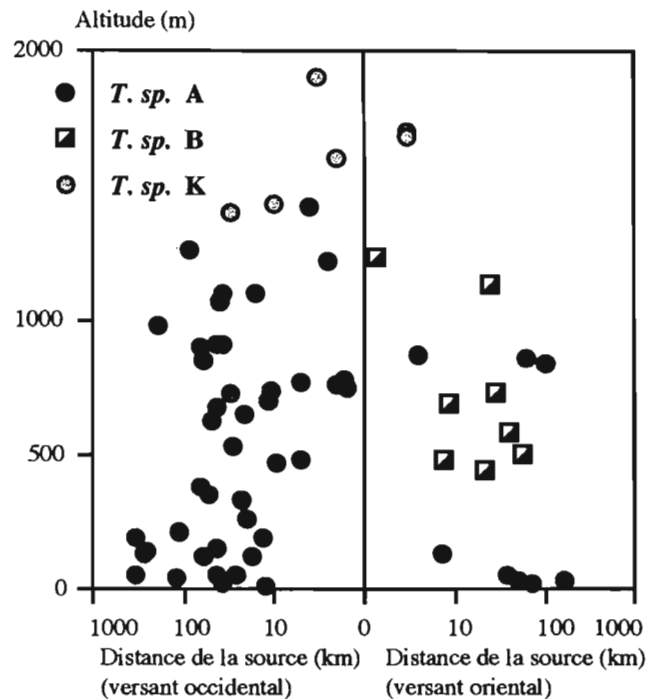
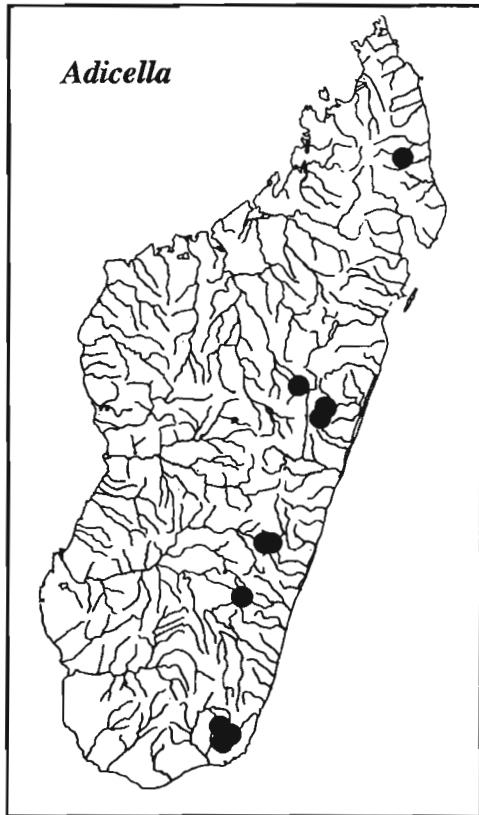
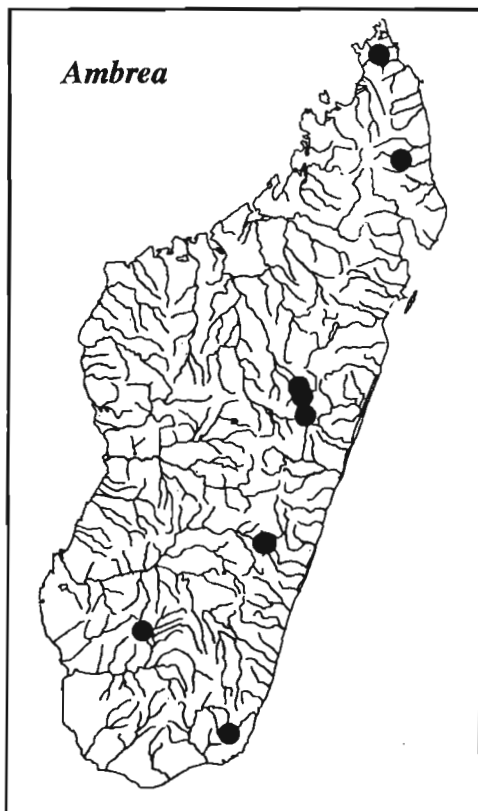
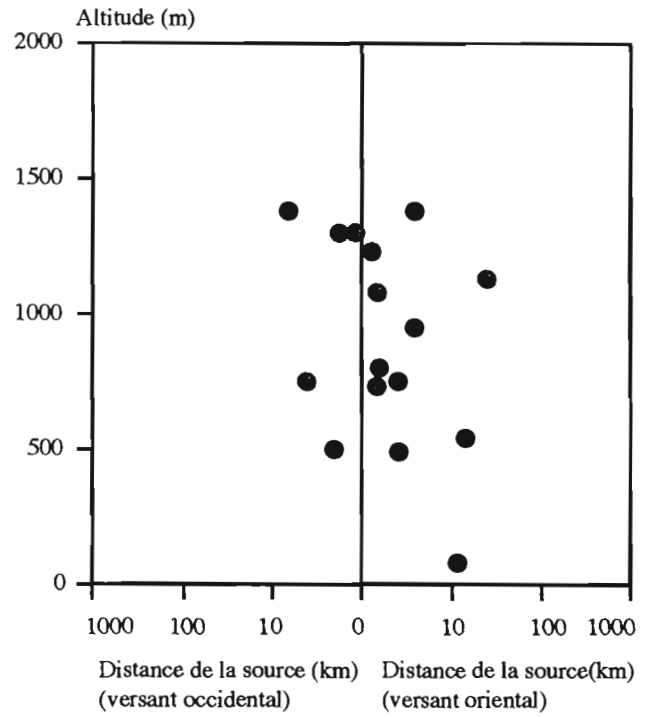


Figure 6-76 : *Triaenodes* sp. A, sp. B et sp. K  
Carte et profil écologique des localités de capture

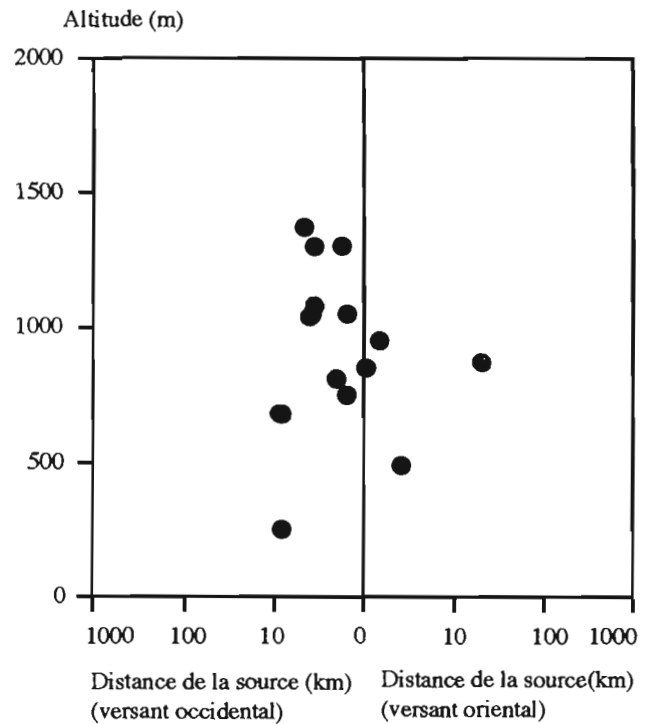




**Figure 6-77 : Genre *Adicella***  
**Carte et profil écologique des localités de captures**



**Figure 6-78 : genre *Ambrea***  
**Carte et profil écologique des localités de captures**



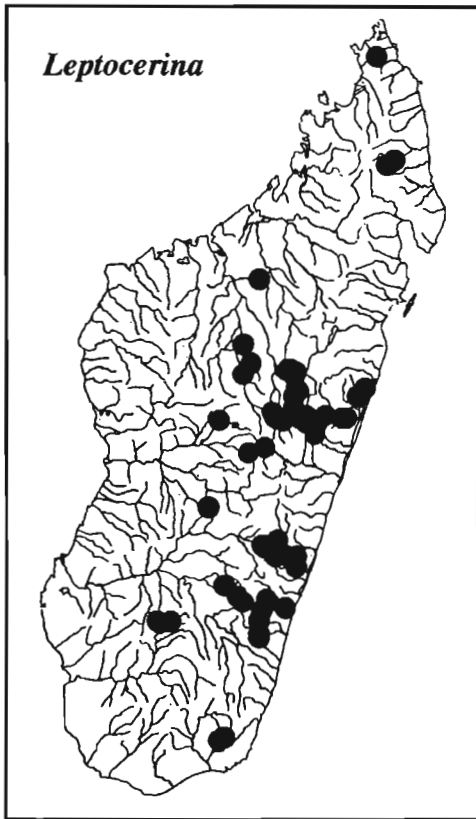


Figure 6-79 : Genre *Leptocerina*  
Carte et profil écologique des localités de capture

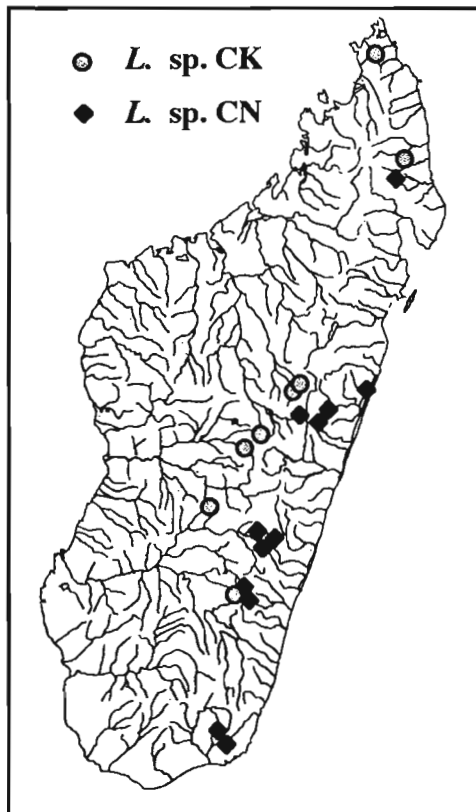
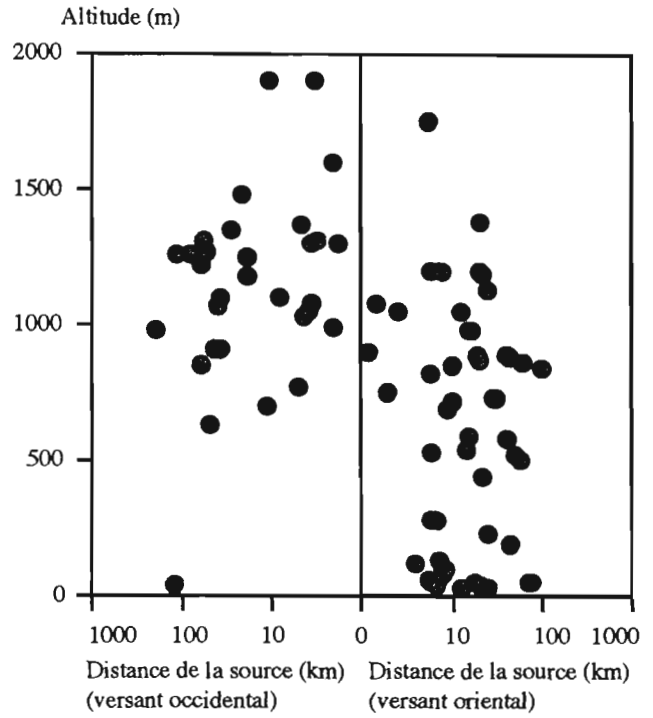
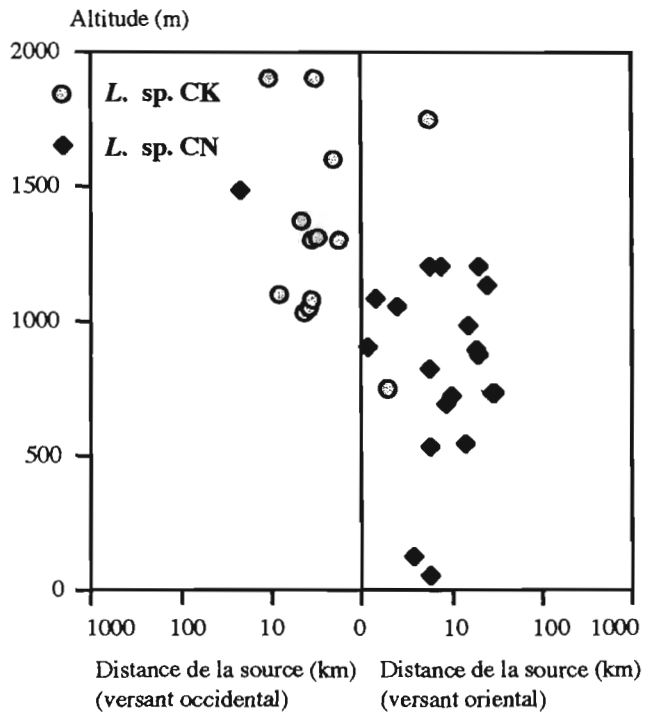
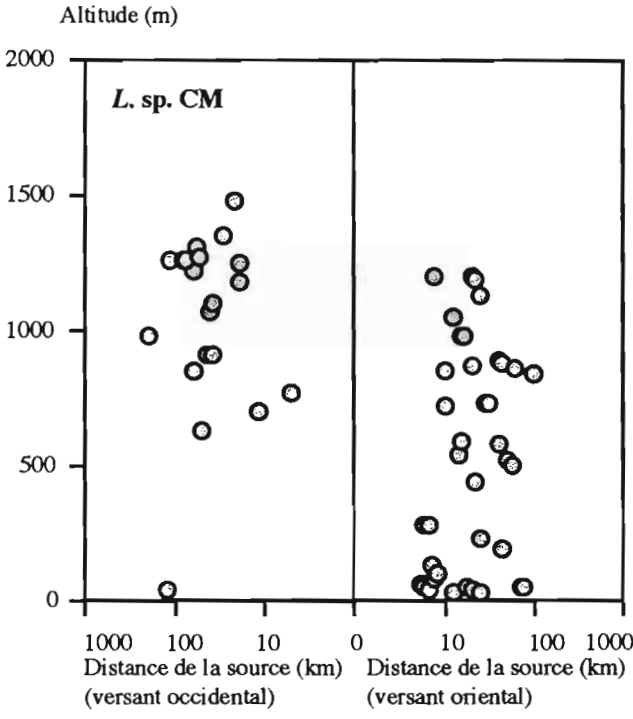
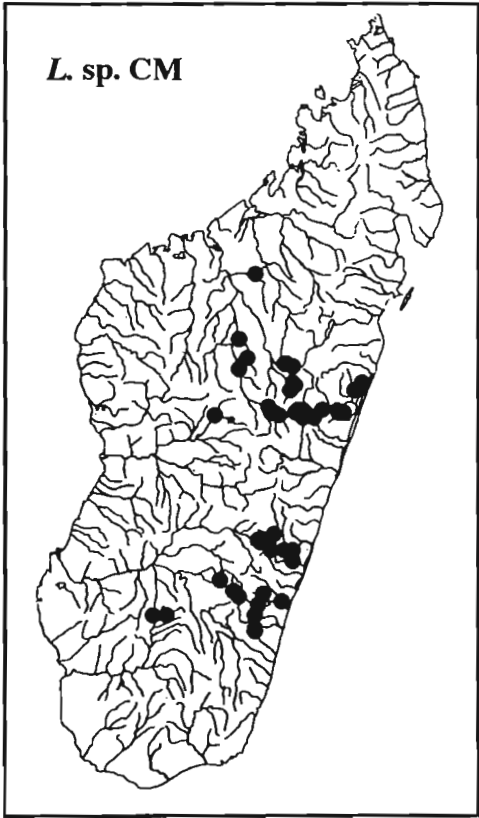


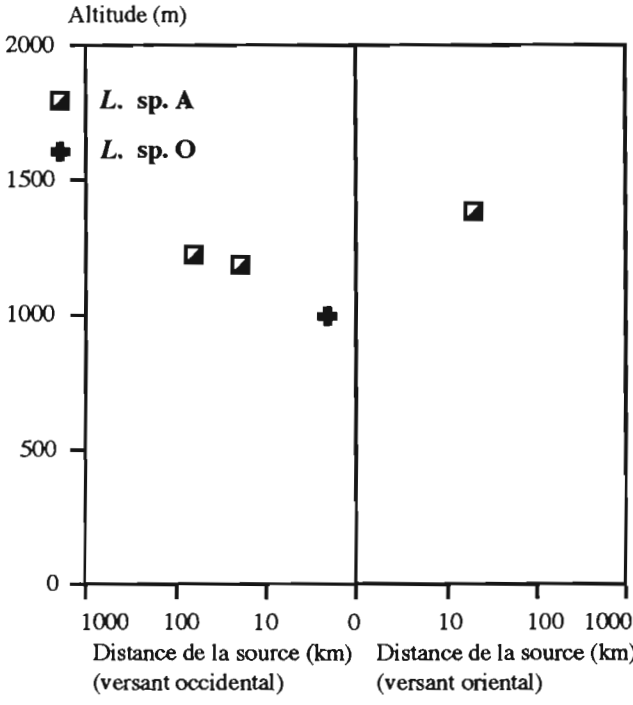
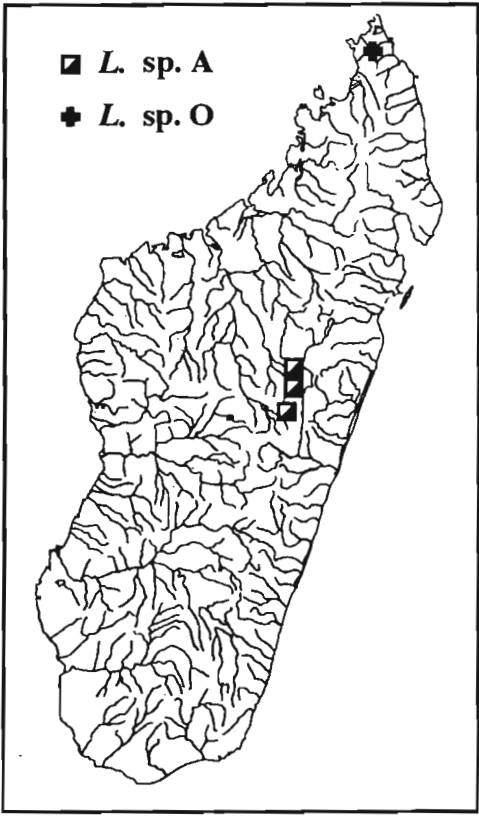
Figure 6-80 : *Leptocerina* sp. CN et sp. CK  
Carte et profil écologique des localités de captures

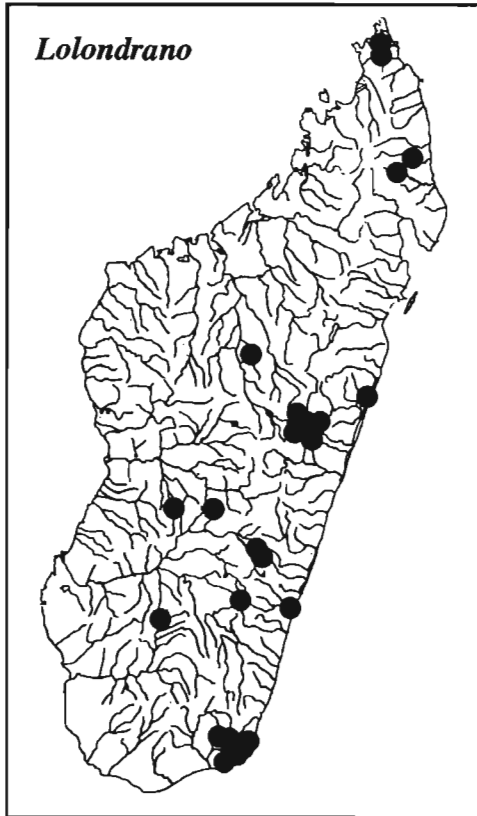


**Figure 6-81 : *Leptocerina* sp. CM**  
**Carte et profil écologique des localités de capture**

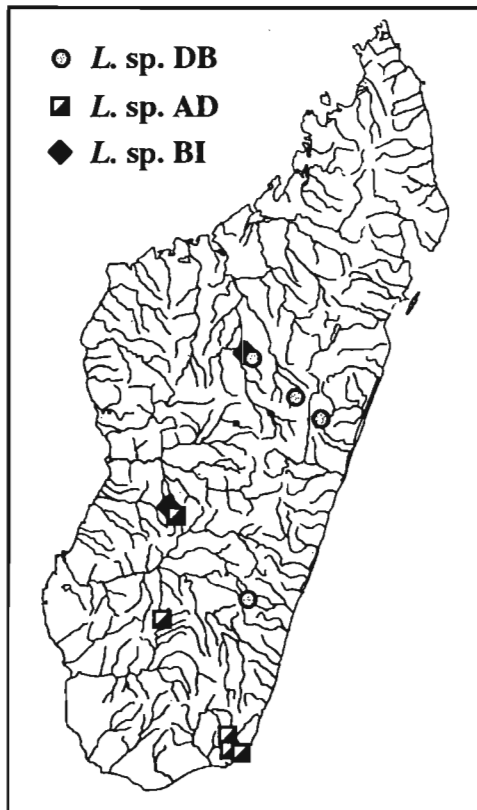
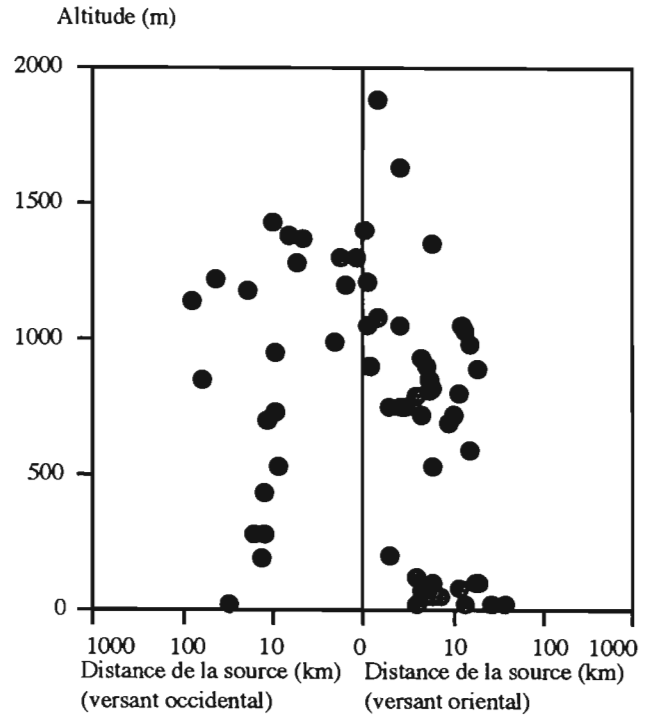


**Figure 6-82 : *Leptocerina* sp. A et sp. O**  
**Carte et profil écologique des localités de capture**

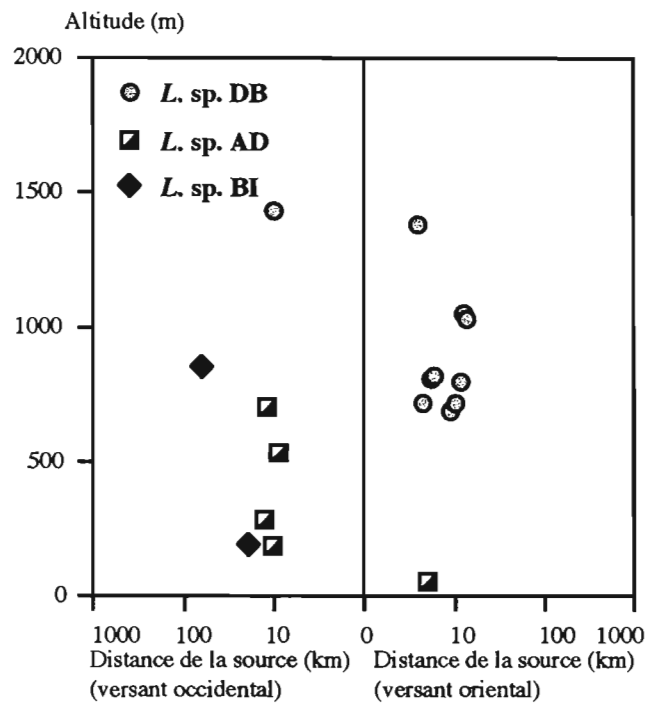




**Figure 6-83 : Genre *Lolondrano***  
**Carte et profil écologique des localités de capture**



**Figure 6-84 : *Lolondrano* sp. AD, sp. DB et sp. BI**  
**Carte et profil écologique des localités de capture**



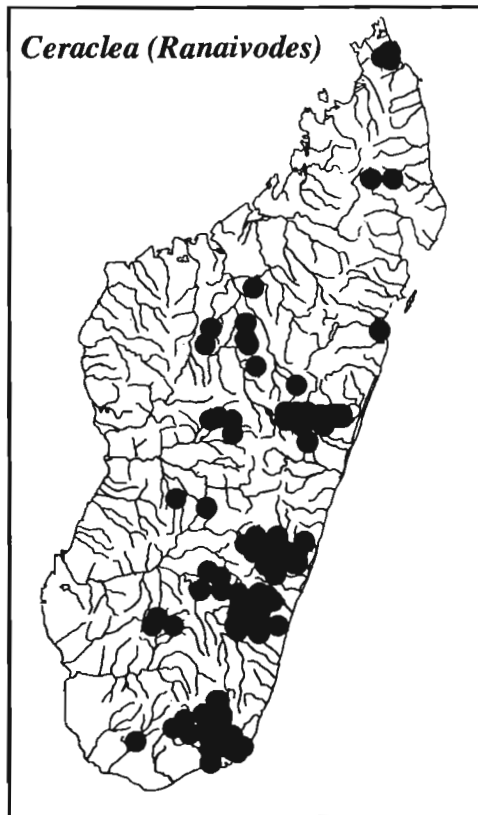


Figure 6-85 : Genre *Ceraclea*  
Carte et profil écologique des localités de capture

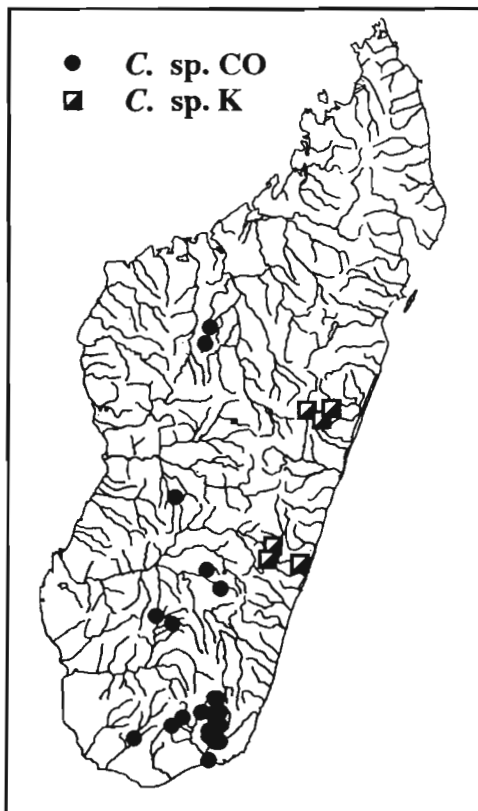
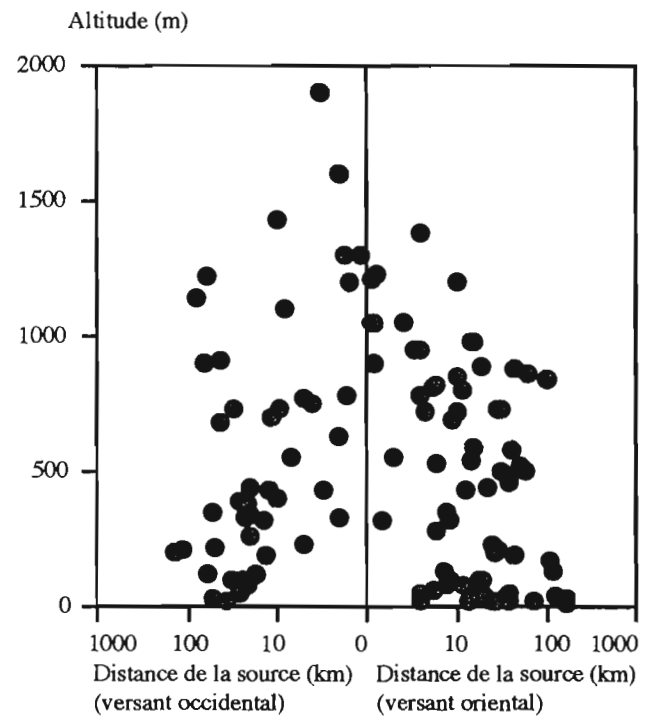
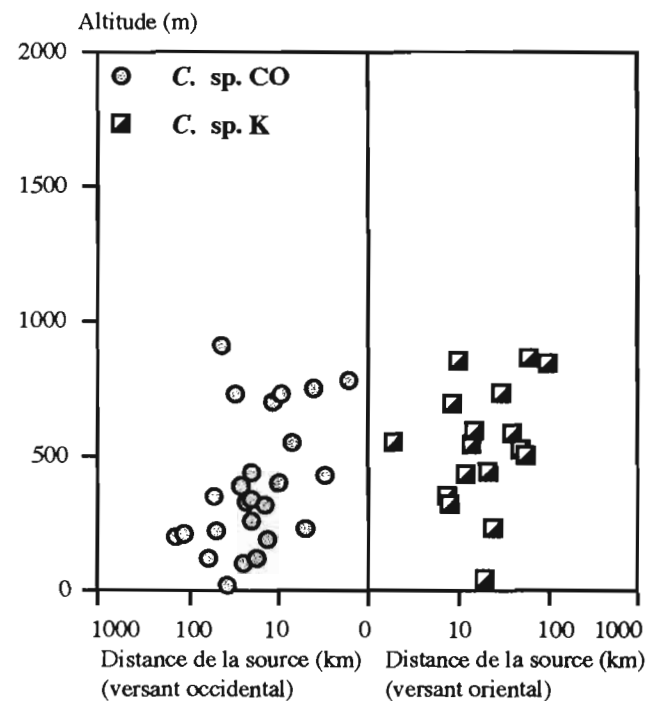


Figure 6-86 : *Ceraclea* sp. CO et sp. K  
Carte et profil écologique des localités de capture





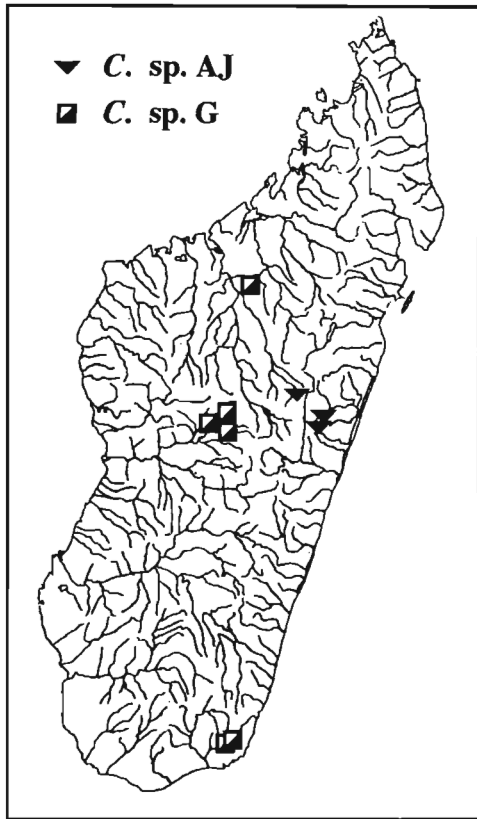


Figure 6-87 : *Ceraclea* sp. AJ et sp. G  
Carte et profil écologique des localités de capture

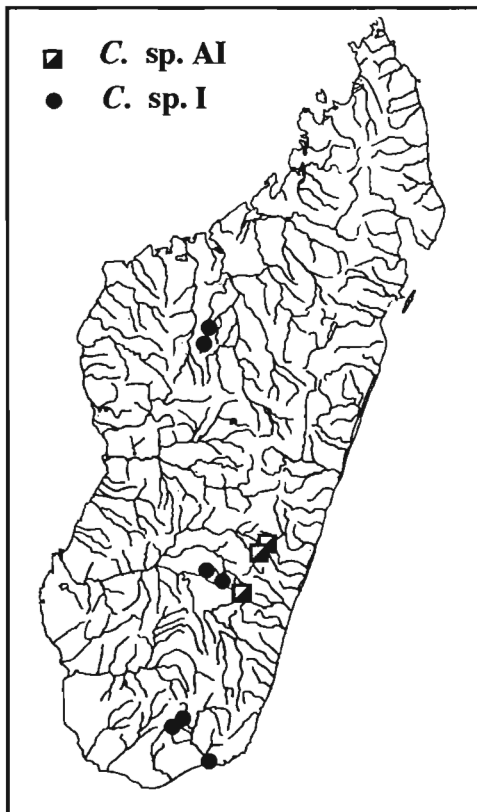
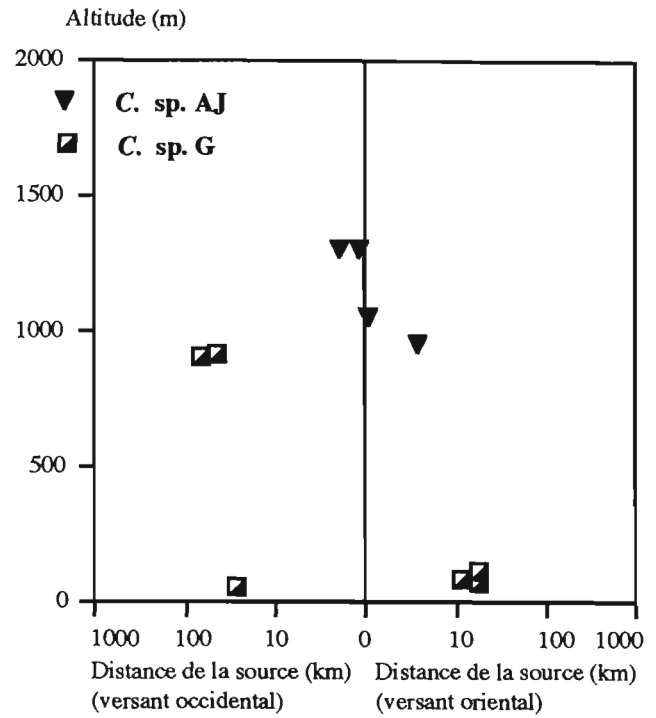
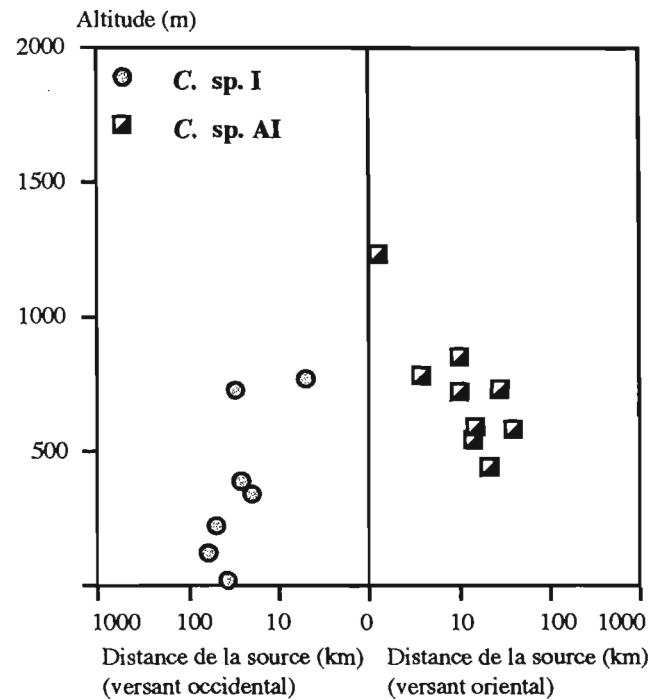


Figure 6-88 : *Ceraclea* sp. AI et sp. I  
Carte et profil écologique des localités de capture



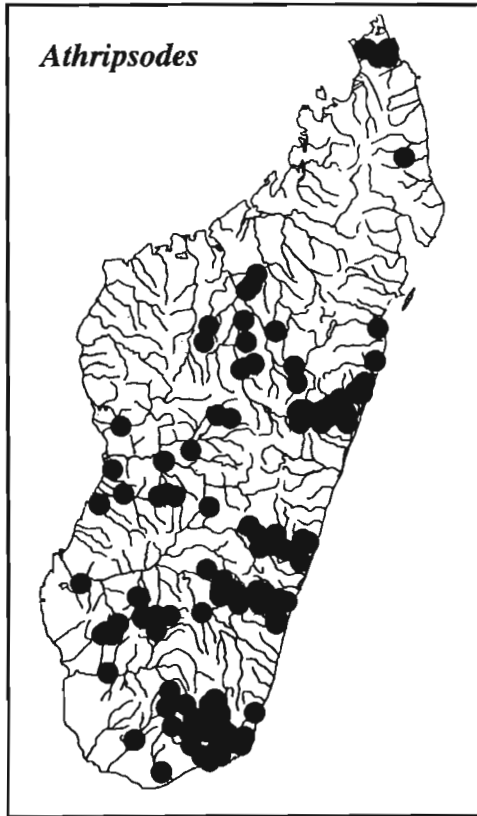


Figure 6-89 : Genre *Athripsodes*  
Carte et profil écologique des localités de captures

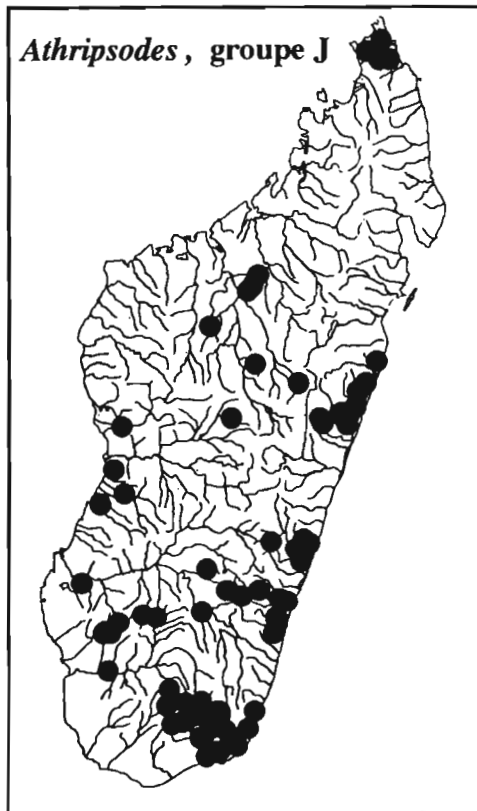
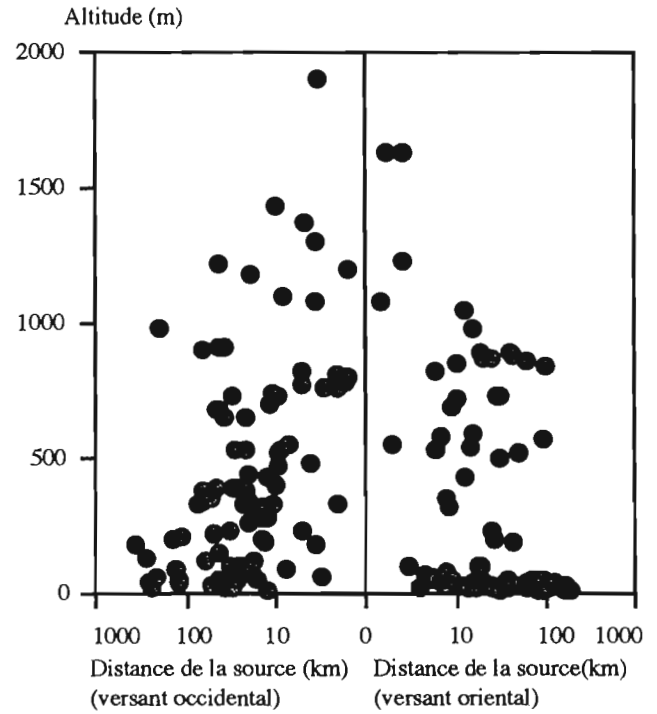
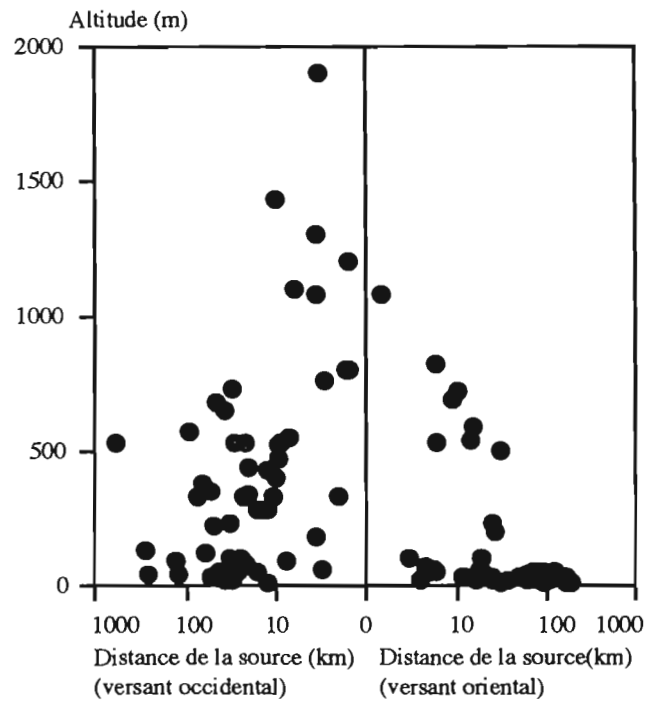


Figure 6-90 : *Athripsodes* groupe J  
Carte et profil écologique des localités de captures



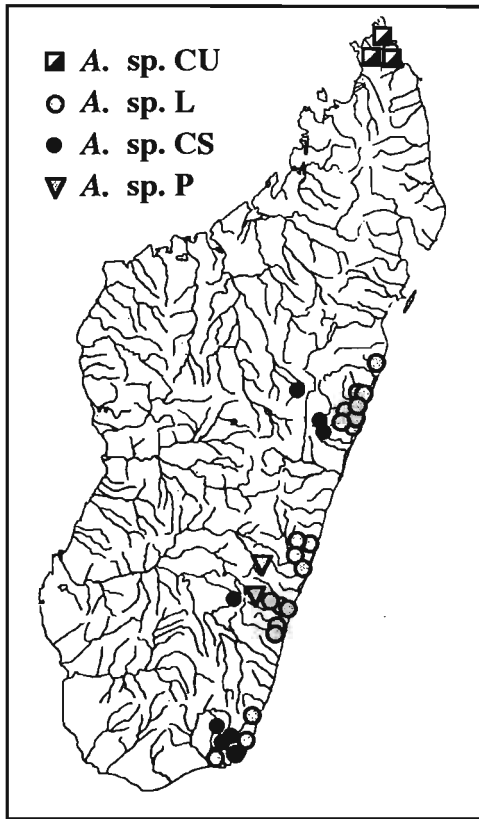


Figure 6-91 : *Athripsodes* sp. CU, L, CS et P  
Carte et profil écologique des localités de capture

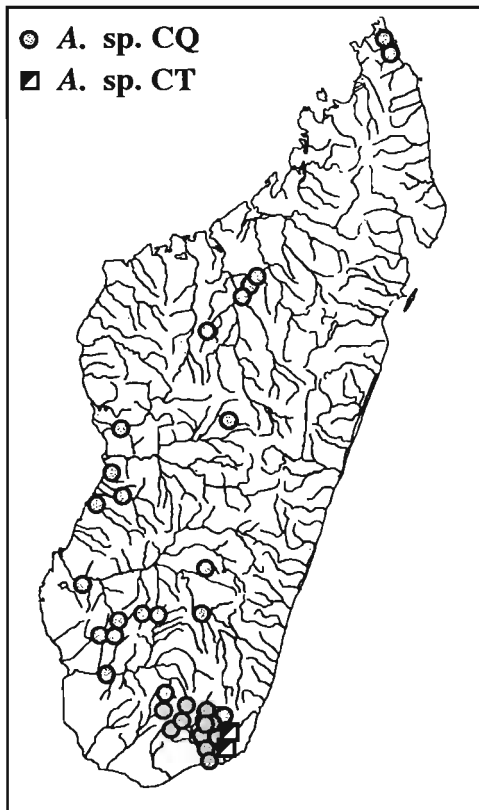
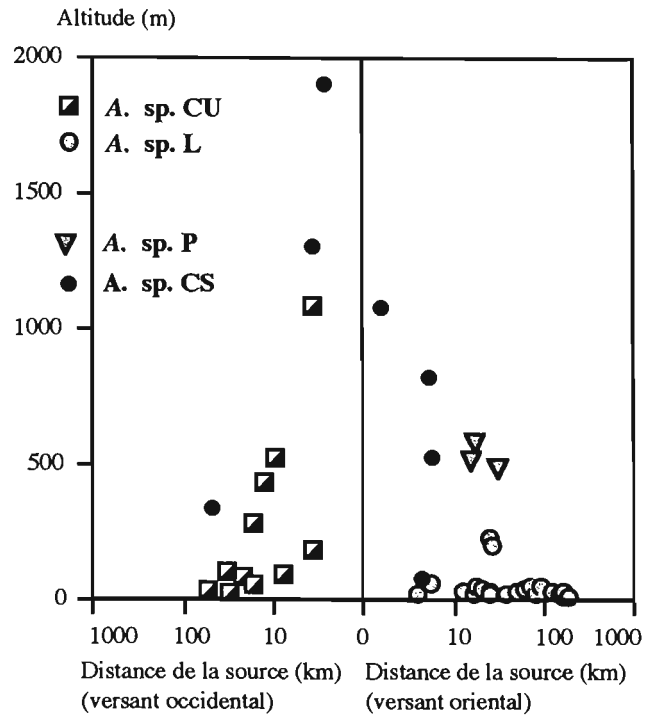
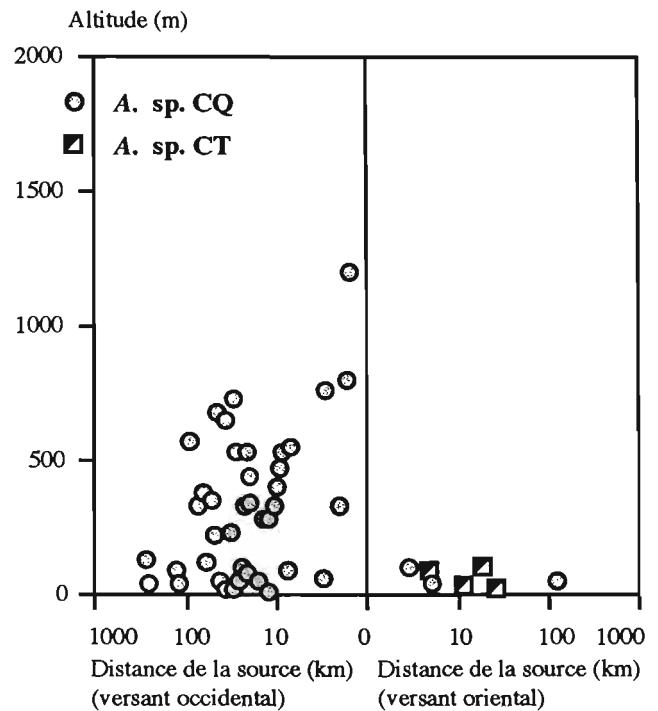
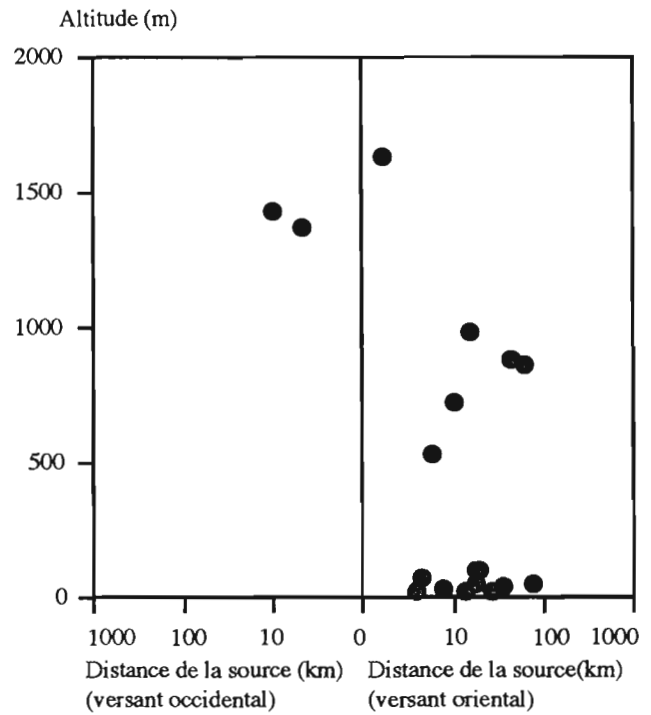
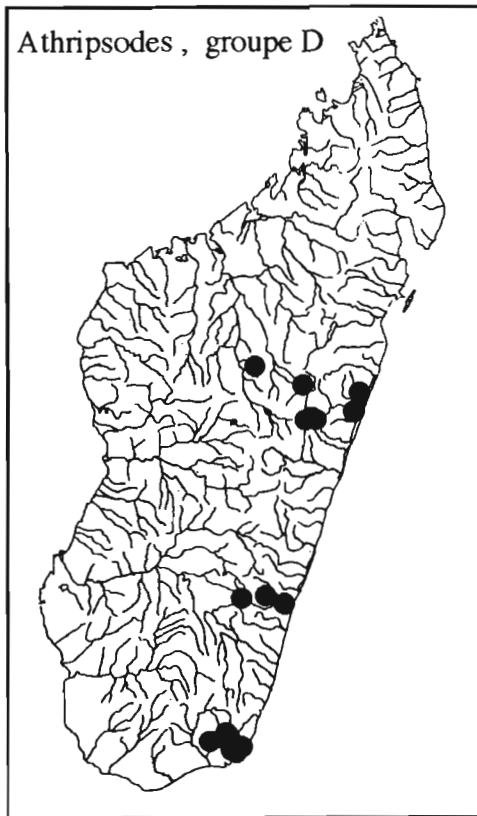


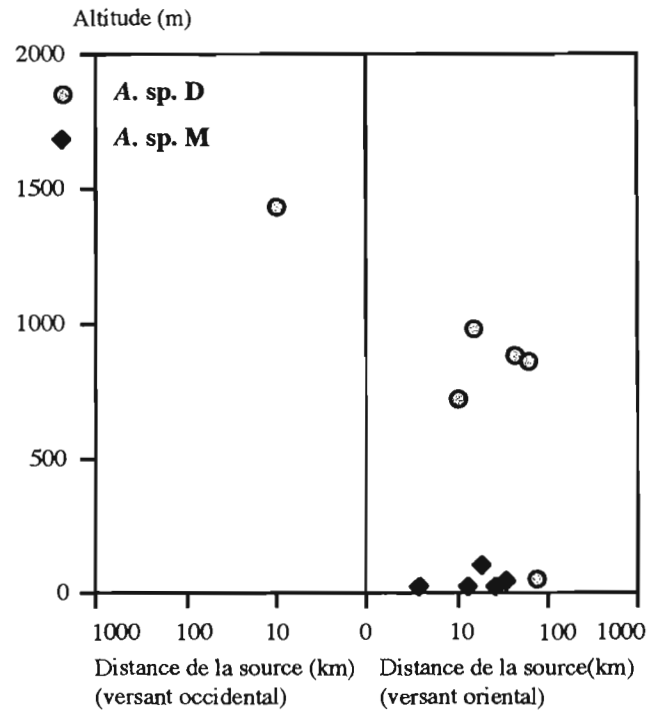
Figure 6-92 : *Athripsodes* sp. CT et sp. CQ  
Carte et profil écologique des localités de capture

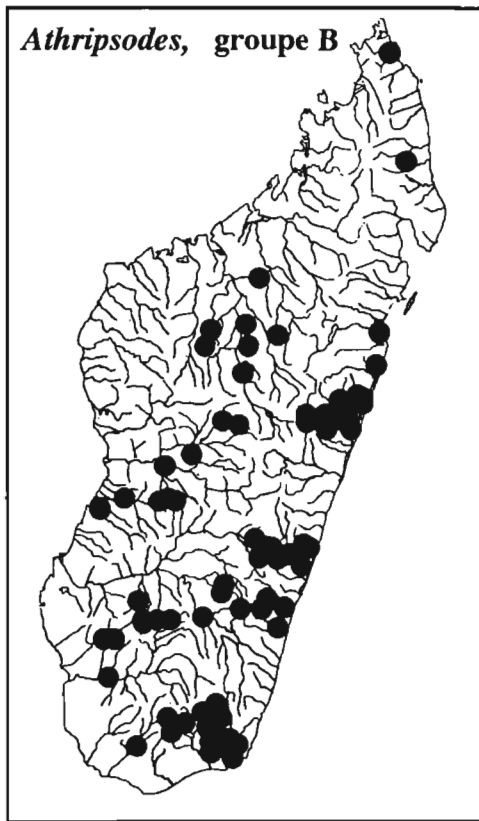


**Figure 6-93 : *Athripsodes*, groupe D**  
**Carte et profil écologique des localités de captures**

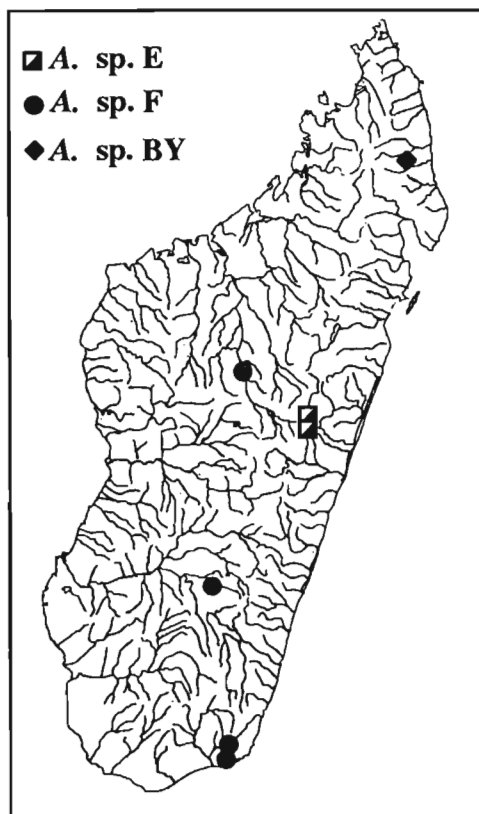
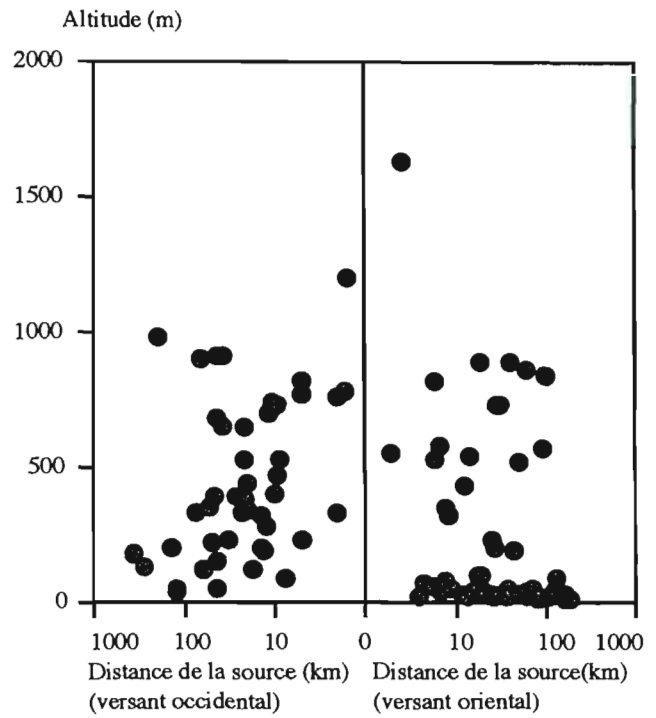


**Figure 6-94 : *Athripsodes* sp. D et sp. M**  
**Carte et profil écologique des localités de captures**

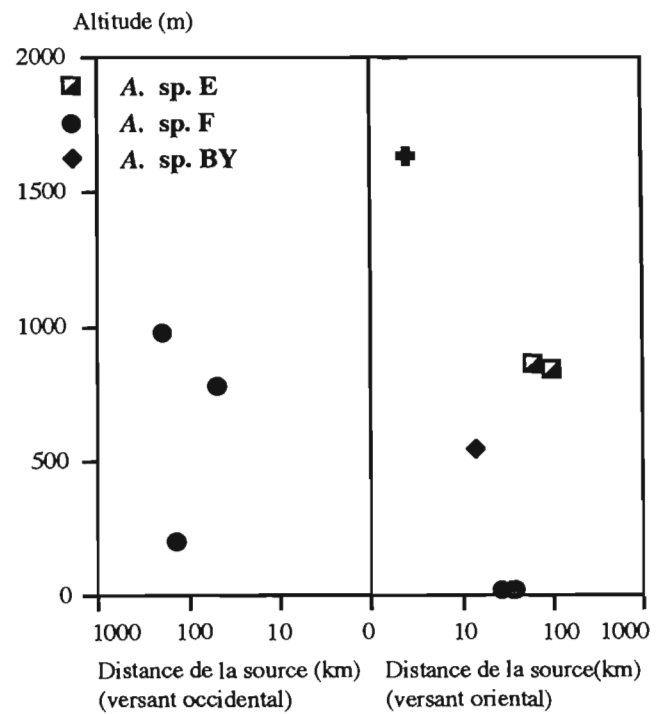


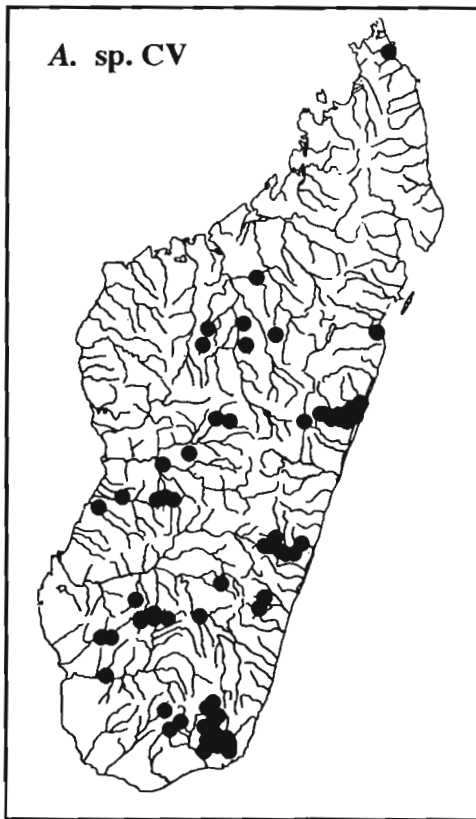


**Figure 6-95 : *Athripsodes*, groupe B**  
**Carte et profil écologique des localités de captures**

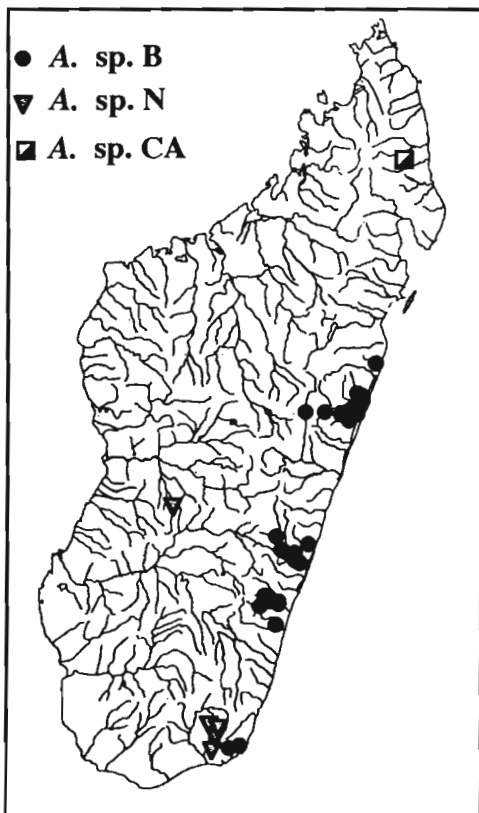
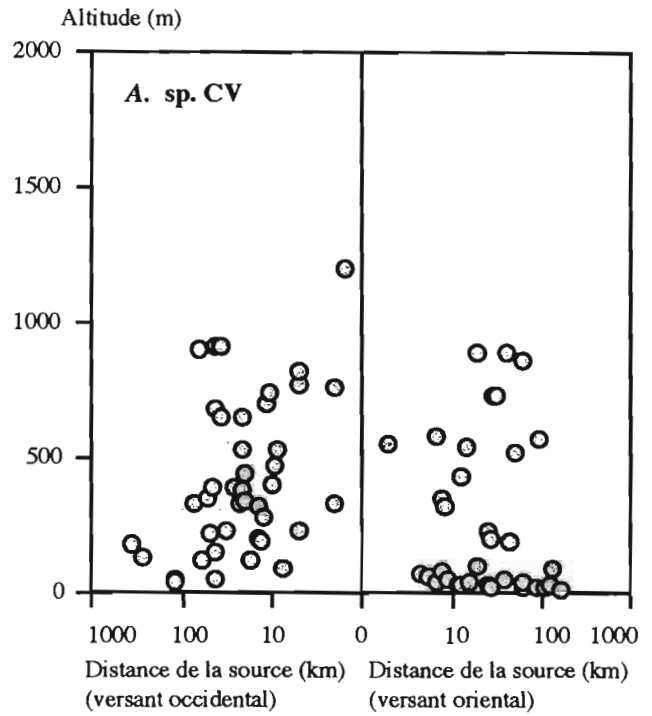


**Figure 6-96 : *Athripsodes* sp. E, sp. F et sp. CQ**  
**Carte et profil écologique des localités de captures**

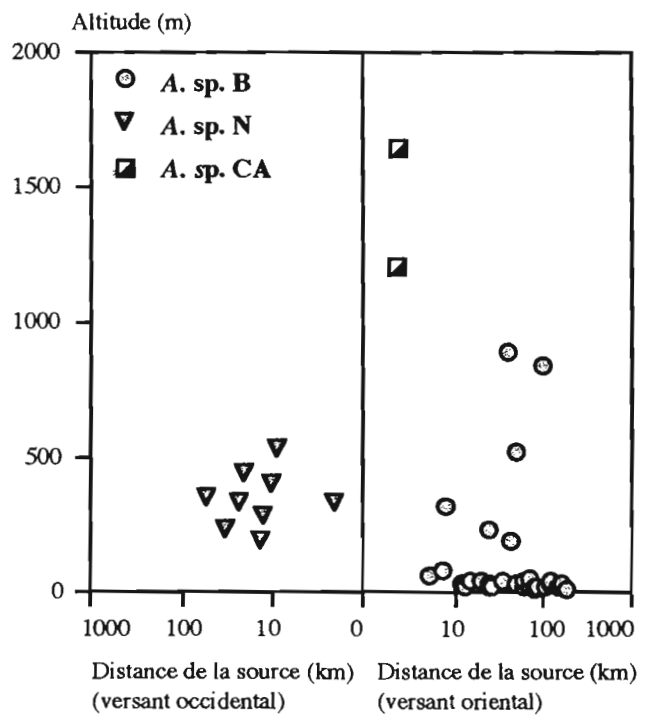


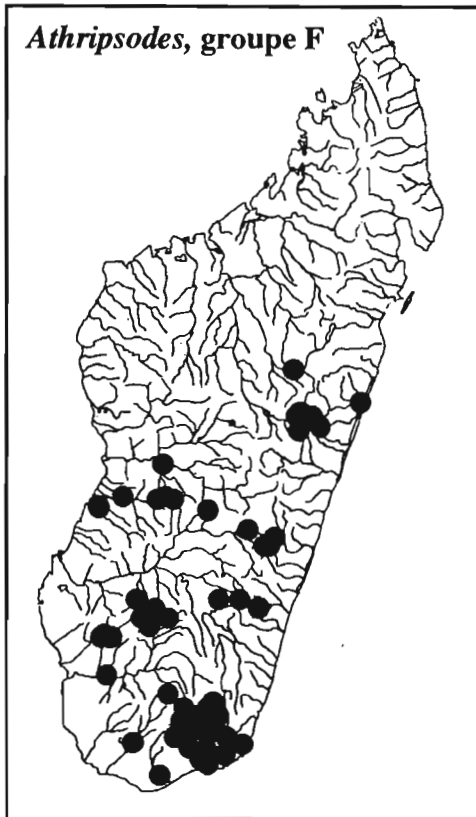


**Figure 6-97 : *Athripsodes* sp. CV**  
**Carte et profil écologique des localités de capture**

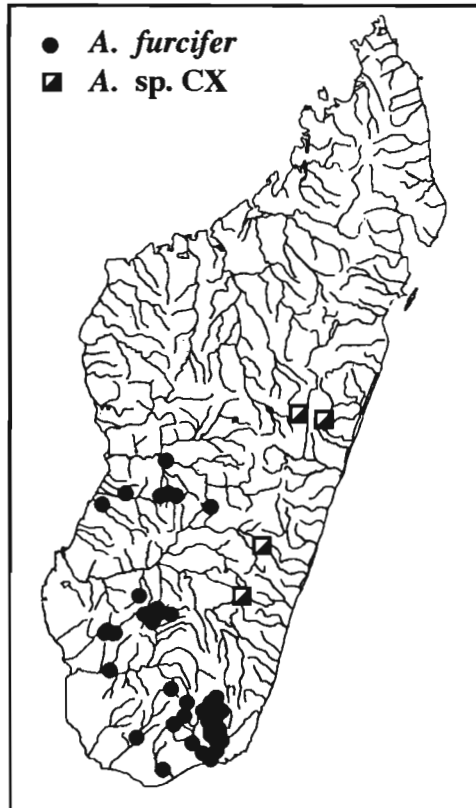
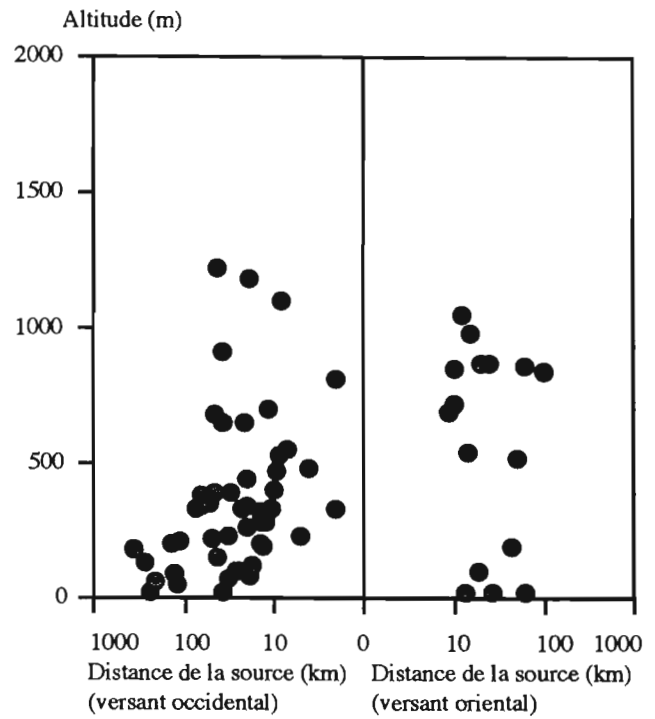


**Figure 6-98 : *Athripsodes* sp. B, sp. N et sp. CA**  
**Carte et profil écologique des localités de capture**

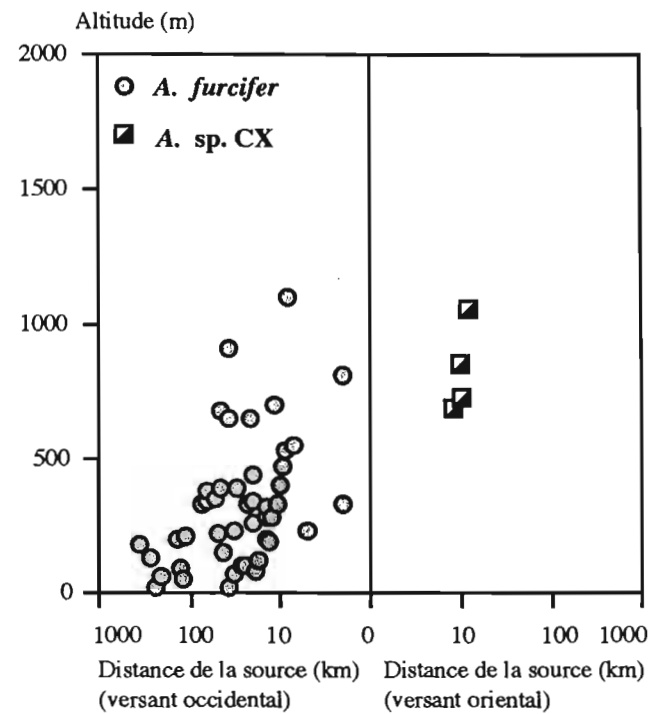


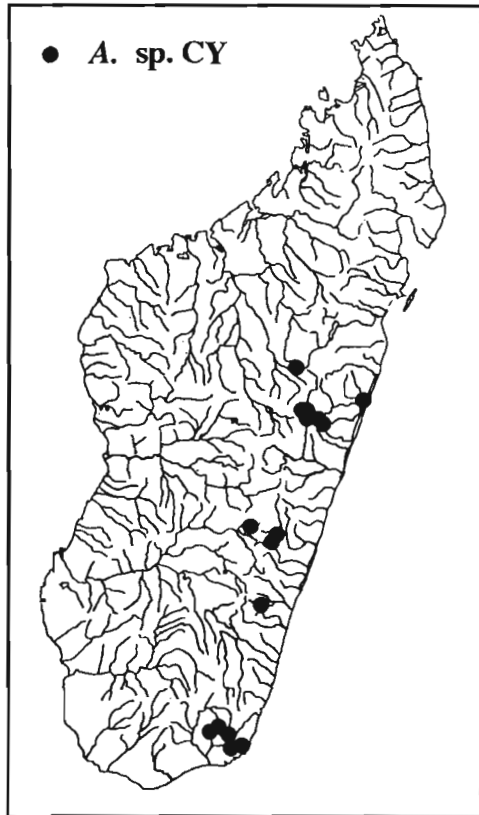


**Figure 6-99 : *Athripsodes* groupe F**  
**Carte et profil écologique des localités de capture**

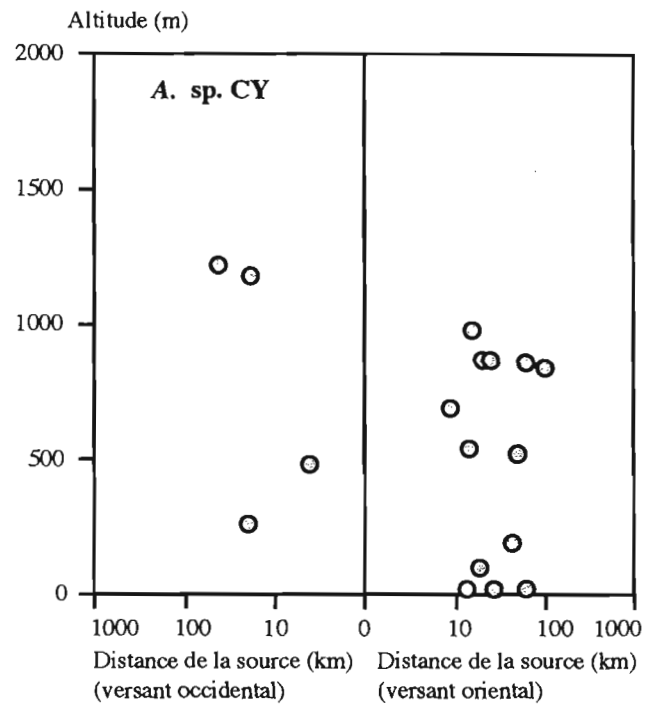


**Figure 6-100 : *Athripsodes furcifer* et sp. CX**  
**Carte et profil écologique des localités de capture**





**Figure 6-101 : *Athripsodes sp. CY***  
**Carte et profil écologique des localités de capture**







## **Chapitre 7**

# **Analyse du peuplement de Trichoptères des hydrosystèmes malgaches**



CODE	NOM	FAMILLE	STATUT
Ec	<i>Ecnomus</i>	Ecnomidae	genre
Ps	<i>Psychomyiellodes</i>	Ecnomidae	genre
Ln	<i>Leptocerina</i>	Leptoceridae	genre
Lo	<i>Lolondrano</i>	Leptoceridae	genre
Cr	<i>Ceraclea</i>	Leptoceridae	genre
AthD	<i>Athripsodes</i> g. D	Leptoceridae	lignée intragénérique
AthJ	<i>Athripsodes</i> g. J	Leptoceridae	lignée intragénérique
AthB	<i>Athripsodes</i> g. B	Leptoceridae	lignée intragénérique
AthF	<i>Athripsodes</i> g. de <i>furcifer</i>	Leptoceridae	lignée intragénérique
Se	<i>Setodes</i>	Leptoceridae	genre
Para	<i>Parasetodes</i>	Leptoceridae	genre monospécifique
OeT	<i>Oecetis</i> g. de <i>testacea</i>	Leptoceridae	lignée intragénérique
OeL	<i>Oecetis</i> g. de <i>lais</i>	Leptoceridae	lignée intragénérique
OeO	<i>Oecetis</i> g. d' <i>Oliae</i>	Leptoceridae	lignée intragénérique
OeS	<i>Oecetis</i> g. <i>Setodellina</i>	Leptoceridae	lignée intragénérique
Tria	<i>Triaenodes</i>	Leptoceridae	genre
Adi	<i>Adicella</i>	Leptoceridae	genre
Amb	<i>Ambrea</i>	Leptoceridae	genre
Lepto	<i>Leptocerus</i>	Leptoceridae	genre
Hel	<i>Helicopsyche</i>	Helicopsychidae	genre
Pisul	<i>Pisulia</i>	Pisuliidae	genre
Petr	Petrothrincidae	Petrothrincidae	genre
Godes	<i>Goerodes</i>	Lepistomatidae	genre
Goera	<i>Goera</i>	Goeridae	genre
Ny	<i>Nyctiophylax</i>	Polycentropodidae	genre
Psen	<i>Pseudoneureclipsis</i>	Polycentropodidae	genre
Poce	<i>Polycentropus</i>	Polycentropodidae	genre monospécifique
Padu	<i>Paduniella</i>	Psychomyiidae	genre
Tino	<i>Tinodes</i>	Psychomyiidae	genre
Lype	<i>Lype</i>	Psychomyiidae	genre
Glos	<i>Agapetus</i>	Glossosomatidae	genre
Cheim	<i>Cheimocheramus</i>	Sericostomatidae	genre
Anis	<i>Anisocentropus</i>	Calamoceratidae	genre monospécifique
Pa	<i>Paulianodes</i>	Philopotamidae	genre
Ph	Philopotaminae	Philopotamidae	sous-famille
Ci1	<i>Chimarra</i> g. archaïque	Philopotamidae	lignée intragénérique
Ci5	<i>Chimarra</i> g. des géants	Philopotamidae	lignée intragénérique
Ci2	<i>Chimarra</i> g. de <i>digitata</i>	Philopotamidae	lignée intragénérique
Ci4	<i>Chimarra</i> g. de <i>cereris</i>	Philopotamidae	lignée intragénérique
Ci3	<i>Chimarra</i> g. de <i>dyb . et hoog.</i>	Philopotamidae	lignée intragénérique
Py	<i>Potamyia</i>	Hydropsychidae	genre
Hyd	<i>Hydropsyche</i>	Hydropsychidae	genre monospécifique
Ce3	<i>Cheumatopsyche</i> g. des sp. africaines	Hydropsychidae	lignée intragénérique
Ce2	<i>Cheumatopsyche</i> g. des Hautes Terres	Hydropsychidae	lignée intragénérique
Ce1	<i>Cheumatopsyche</i> g. des esp. noires	Hydropsychidae	lignée intragénérique
Le	<i>Leptonema</i>	Hydropsychidae	genre
Aeth	<i>Aethaloptera</i>	Hydropsychidae	genre monospécifique
Poly	<i>Polymorphanus</i>	Hydropsychidae	genre monospécifique
Ma	<i>Macrostemum</i>	Hydropsychidae	genre
Am	<i>Amphipsyche</i>	Hydropsychidae	genre monospécifique

Tableau 7-1 : Codes et listes des taxons utilisés pour les analyses

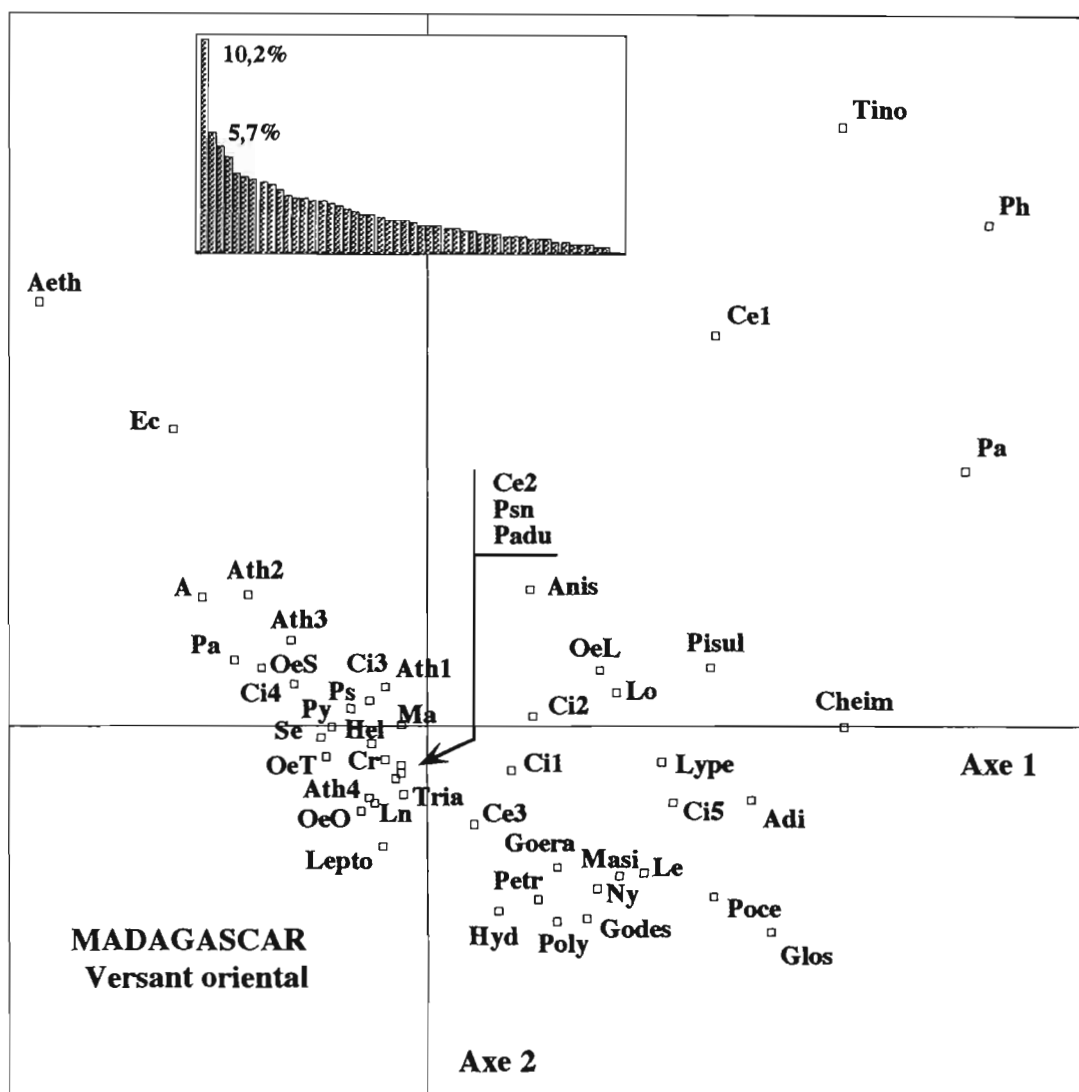
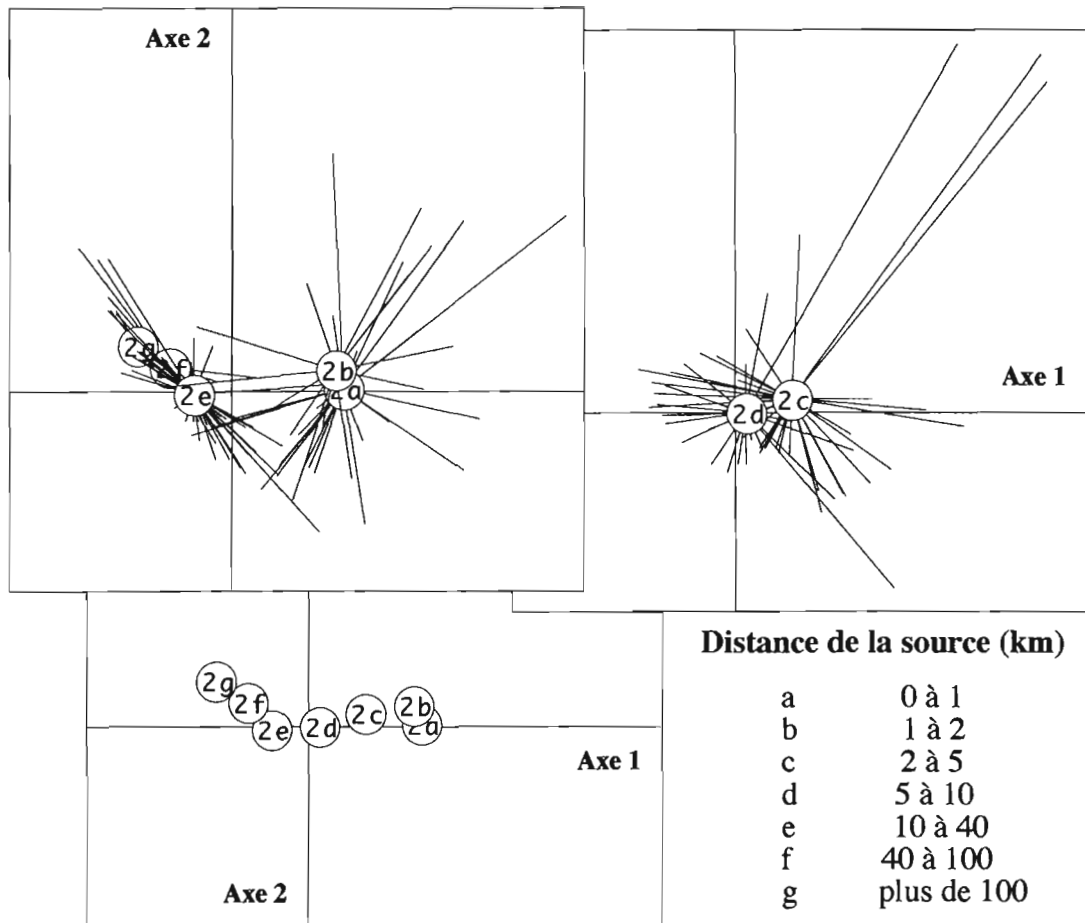


Figure 7-1 : Analyse factorielle du tableau faunistique du versant oriental  
Projection des taxons dans le plan formé par les axes 1 et 2

Versant oriental											
Num	contributions absolues				contributions relatives						
	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4	Reste	Poids	Cont.
Ec	174	439	174	1183	636	899	322	1920	6221	61	280
Ps	131	14	4	7	1056	67	20	28	8827	511	126
Ln	39	131	61	86	262	484	205	252	8794	303	155
Lo	359	24	0	295	1818	69	0	665	7446	236	202
Cr	35	30	1	34	283	137	4	124	9449	415	127
AthD	7	12	70	18	33	32	161	37	9734	95	226
AthJ	354	362	168	722	1635	941	394	1487	5542	252	221
AthB	259	192	20	47	1603	668	63	131	7533	314	165
AthF	13	35	35	0	106	155	141	3	9593	89	129
Se	295	3	6	34	2281	14	25	119	7558	578	132
Pa	444	104	29	3	2708	356	92	8	6833	275	167
OeT	146	22	26	202	1143	100	106	705	7944	326	130
OeL	115	24	0	153	600	71	0	357	8970	89	195
OeO	8	23	0	24	70	107	0	88	9732	44	127
OeS	481	115	87	27	3243	437	299	81	5936	399	151
Tria	4	60	4	5	26	214	14	14	9729	168	162
Adi	280	25	3581	522	843	42	5461	700	2951	61	339
Amb	26	29	84	90	134	84	217	204	9359	16	201
Lepto	11	135	0	127	88	578	0	433	8899	123	134
Ny	262	438	171	465	1171	1098	388	925	6416	213	228
Padu	9	33	5	103	66	136	20	336	9439	292	140
Hel	41	5	3	90	288	21	11	278	9400	309	147
Pisul	348	30	25	927	1344	65	50	1597	6941	101	264
Petr	59	269	0	4	320	818	0	10	8849	112	188
Godes	272	738	81	369	1350	2053	204	815	5575	252	206
Goera	82	173	38	78	383	451	91	162	8910	112	220
Psn	8	35	0	12	67	157	2	45	9727	179	129
Tino	460	1778	628	756	1277	2770	883	934	4133	61	368
Lype	210	8	178	130	822	18	353	227	8576	89	261
Poce	159	101	175	723	584	209	326	1180	7699	44	278
Glos	113	75	2	183	572	214	7	410	8795	22	203
Cheim	83	0	1935	142	293	0	3465	223	6017	11	289
Anis	51	173	30	39	199	376	59	67	9297	112	264
Pa	1457	625	659	57	3828	923	879	67	4300	118	388
Ph	609	912	160	182	2060	1733	274	275	5655	44	301
Ci1	43	22	239	219	279	80	786	632	8220	146	158
Ci5	514	86	224	42	2123	199	469	77	7130	196	247
Ci2	201	3	18	86	1506	16	71	288	8117	421	136
Ci4	281	57	37	0	2282	262	154	1	7299	359	125
Ci3	28	12	0	13	161	39	1	33	9763	185	181
Py	102	0	0	171	725	0	2	541	8730	258	144
Hyd	4	60	26	1	24	179	71	2	9721	22	192
Ce3	29	235	127	80	169	756	370	205	8498	314	178
Ce2	9	51	163	450	58	172	494	1199	8074	331	170
Ce1	422	1444	477	657	1430	2752	821	993	4002	118	301
Le	517	431	52	67	2149	1008	109	125	6606	258	245
Aeth	73	161	76	293	323	399	170	574	8531	11	232
Poly	12	50	59	0	114	264	279	1	9340	16	109
Ma	25	0	21	0	238	3	101	1	9655	770	111
Am	308	192	16	57	1551	545	43	128	7730	140	202

**Tableau 7-2 : Contributions absolues et relatives des taxons aux quatre premiers axes (versant oriental)**





**Figure 7-4 : Analyse factorielle du tableau faunistique du versant oriental  
Projection des stations classées en fonction de la distance de la source**

**Distance de la source**

Nombre de permutations aléatoires : 1000

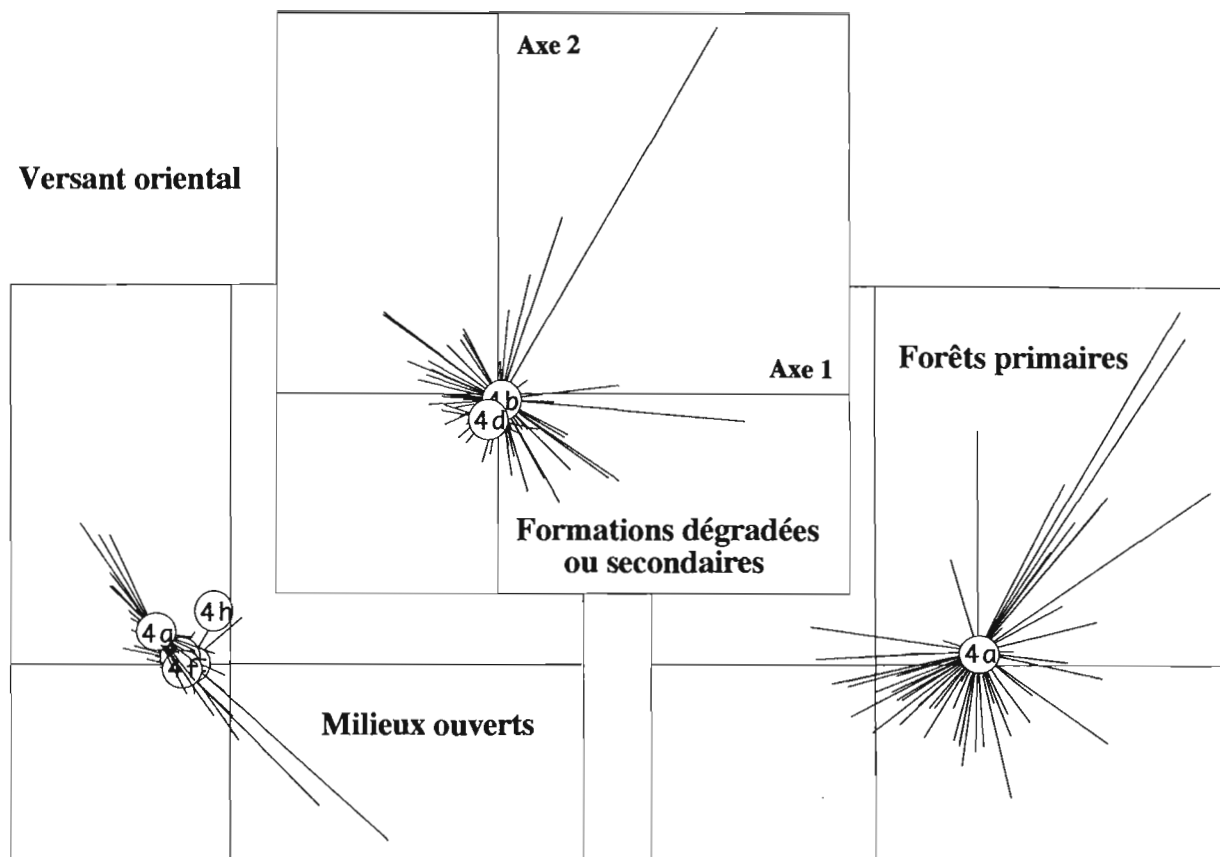
```

|                               minimum = 83
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|-----
|
|                               Inertie interclasse : 339 (8%)
|                               Inertie intraclasse : 3.796 (92%)
|
|                               nombre de simulations X<Obs: 1000
|                               nombre de simulations X>=Obs: 0
|
|-----
|                               Valeur observée = 339
•->

```

**Figure 7-5 : Test par simulations aléatoires, « distance de la source » .**





**Figure 7-6 : Analyse factorielle du tableau faunistique du versant oriental  
Projection des stations classées en fonction de la végétation.**

**Végétation**

Nombre de permutations aléatoires : 1000

|\*\* minimum = 100

|\*\*\*\*\*

|\*\*\*\*\*

|\*\*\*\*\*

|\*\*\*\*\*

|\*\*\*\*\*

|\*\*\*\*\*

|\*\*\*\*\*

|\*\*\*

| Inertie interclasse : 341 (8%)

| Inertie intraclasse : 3.794 (92%)

|

|

|

|

|

|

|

|

|

|

|

|

|

|

|

|

|

|

|

|

|

- Classes :**
- . 4a : forêt tropicale humide primaire
  - . 4b : forêt tropicale humide dégradée
  - . 4 c : plantations
  - . 4d : savoka et savanne boisée
  - . 4e : savane
  - . 4f : cultures et rizières
  - . 4g : milieux anthropisés, cultures (grandes vallées)
  - . 4h : marécage côtier

nombre de simulations X<Obs: 1000

nombre de simulations X>=Obs: 0

•-> Valeur observée = 341

**Figure 7-7 : Test par simulations aléatoires, classement « végétation ».**



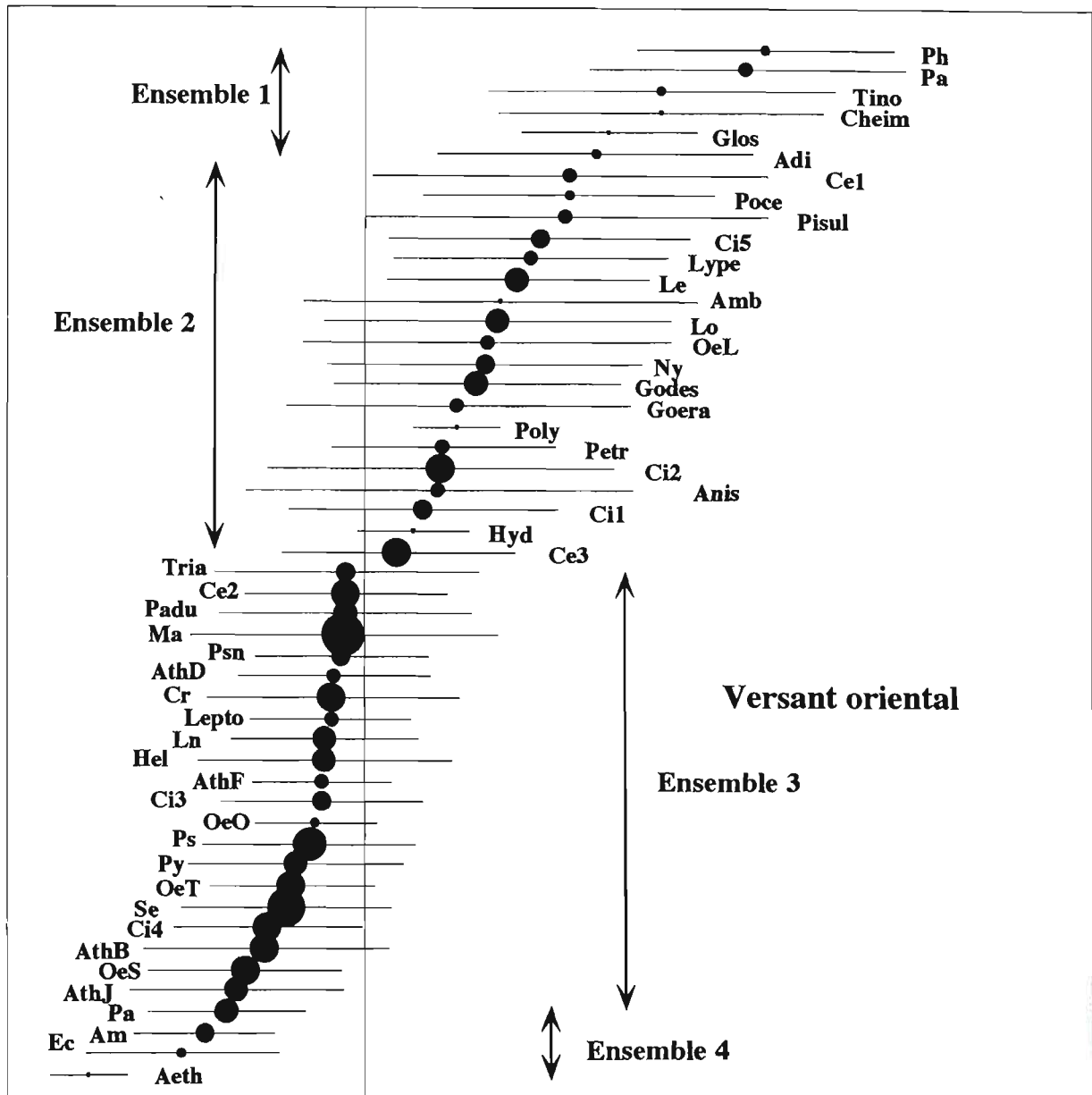
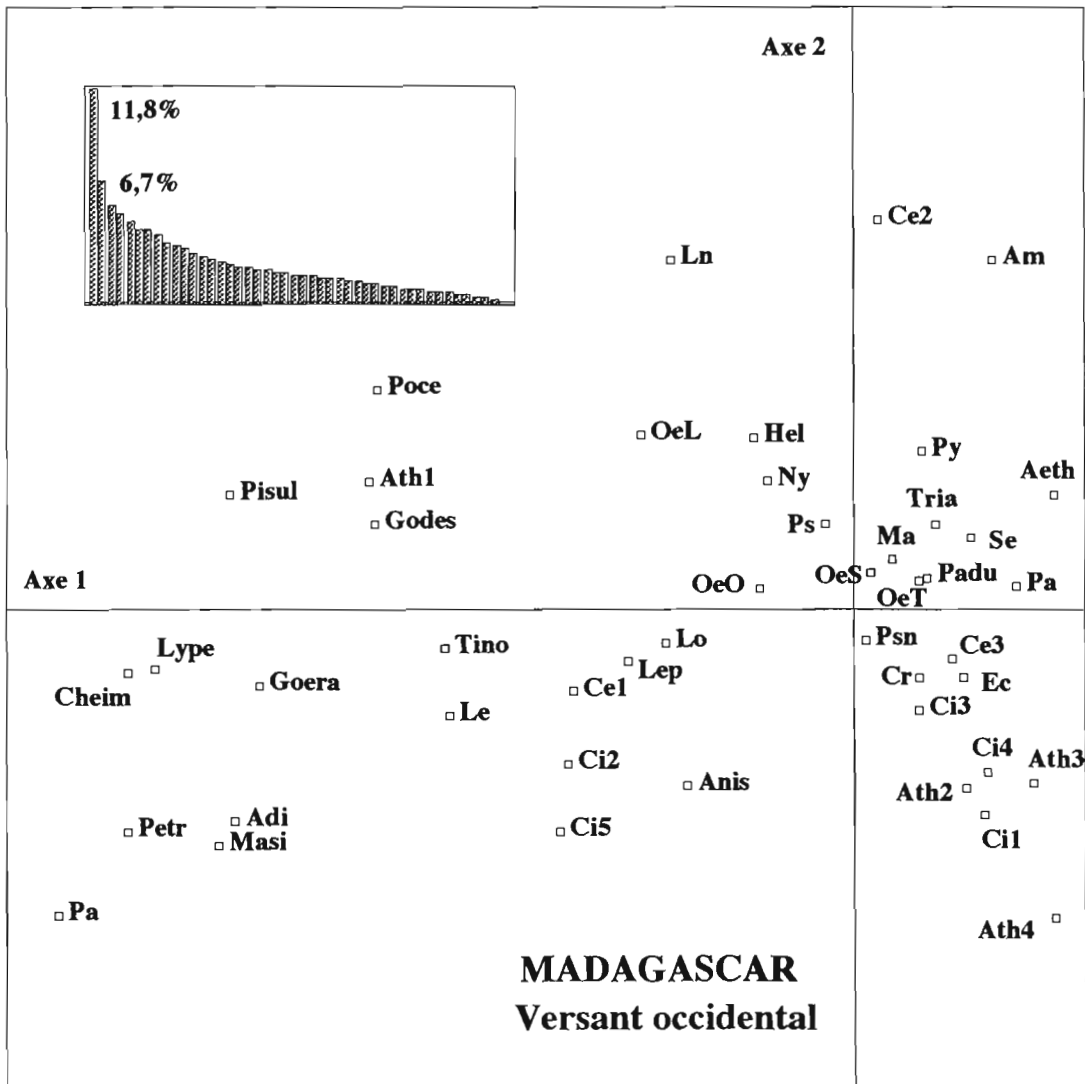


Figure 7-10 : Analyse factorielle du tableau faunistique du versant oriental  
Projection ordonnée des taxons sur l'axe 1

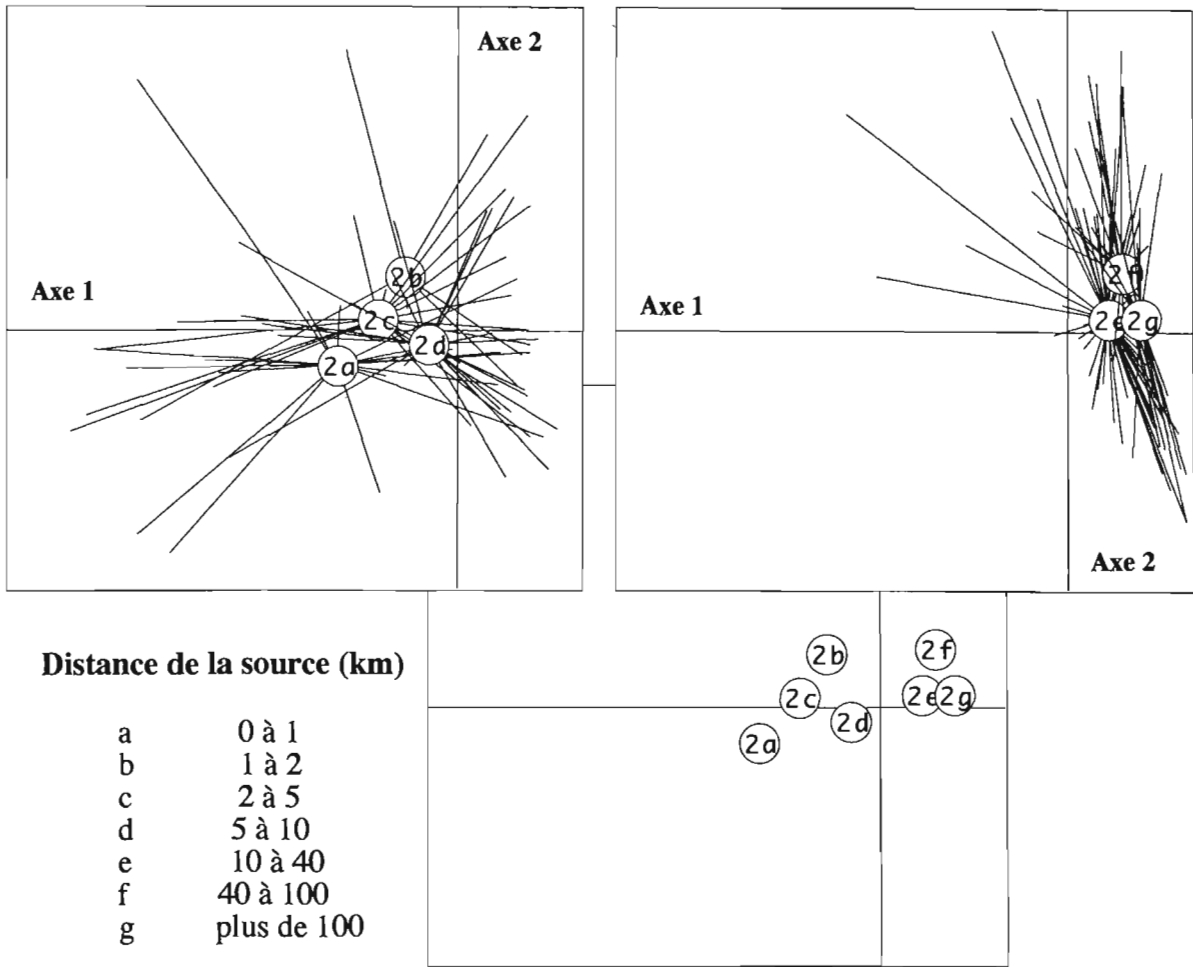


**Figure 7-11 : Analyse factorielle du tableau faunistique du versant occidental  
Projection des taxons dans le plan formé par les axes 1 et 2**

Versant occidental											
Num	contributions absolues				contributions relatives				Reste	Poids	Cont.
	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4			
Ec	103	66	15	14	949	348	67	54	8579	369	127
Ps	9	132	12	29	81	618	45	102	9151	455	143
Ln	177	1043	635	1083	633	2120	1047	1604	4594	217	329
Lo	107	4	205	656	595	14	524	1507	7357	125	212
Cr	30	53	1	33	291	288	5	133	9281	303	124
AthD	75	8	80	235	482	30	238	625	8623	13	184
AthJ	104	434	83	3	662	1573	245	9	7509	350	184
AthB	239	364	61	23	1531	1325	179	63	6899	310	184
AthF	317	1205	349	88	1278	2760	648	147	5164	330	292
Se	227	144	158	436	1279	460	411	1017	6830	686	209
Pa	177	6	0	61	1102	22	2	158	8714	277	189
OeT	26	9	5	8	192	37	18	24	9726	264	160
OeL	109	120	22	141	491	307	45	263	8890	99	261
OeO	4	0	267	91	19	0	577	176	9225	19	251
OeS	1	16	8	2	11	64	26	8	9888	297	169
Tria	64	118	31	2	439	461	98	6	8994	396	172
Adi	306	56	0	266	1483	154	0	534	7826	33	243
Amb	708	156	30	118	2694	339	52	186	6726	72	309
Lepto	73	6	152	98	416	20	399	231	8932	59	206
Ny	7	25	17	375	44	92	51	984	8826	39	186
Padu	25	8	20	293	190	35	70	919	8783	198	155
Hel	34	169	263	37	186	514	649	82	8566	145	220
Pisul	996	56	1516	843	2715	87	1904	952	4340	105	432
Petr	846	124	184	1021	3713	311	372	1856	3745	66	268
Godes	694	36	2297	6	2228	66	3398	8	4298	125	367
Goera	281	7	20	446	1642	23	54	1077	7200	33	202
Psn	0	7	116	229	3	33	408	722	8832	211	154
Tino	107	1	512	2	816	6	1797	8	7371	26	154
Lype	547	6	3	989	2655	17	6	1990	5329	46	242
Poce	291	101	161	282	1081	214	276	433	7993	52	317
Cheim	169	1	124	155	1220	8	413	464	7892	13	163
Anis	71	125	4	108	460	462	12	290	8773	105	181
Pa	1117	264	300	533	4430	596	549	876	3546	72	297
Ci1	114	470	0	2	914	2139	2	9	6934	284	147
Ci5	150	136	311	105	930	479	886	269	7433	72	190
Ci2	453	215	353	8	2594	700	930	21	5754	231	206
Ci4	211	518	8	0	1699	2374	30	2	5892	508	146
Ci3	21	84	257	218	90	198	493	375	8841	217	283
Py	39	341	385	117	228	1134	1037	284	7315	350	201
Ce3	175	72	72	0	1208	283	229	0	8277	759	170
Ce2	4	1971	318	21	17	4259	558	34	5130	330	309
Ce1	99	13	414	23	658	51	1258	64	7966	52	178
Le	522	58	185	344	2592	163	422	708	6112	132	237
Aeth	12	6	1	28	90	27	4	84	9791	13	166
Ma	30	91	5	147	237	406	19	477	8857	885	150
Am	109	1131	21	257	414	2433	36	402	6711	237	311

**Tableau 7-3 : Contributions absolues et relatives des taxes  
aux quatre premiers axes (versant occidental)**





**Figure 7-14 : Analyse factorielle du tableau faunistique du versant occidental  
Projection des stations classées en fonction de la distance de la source**

Nombre de permutations aléatoires : 1000

```

**          minimum = 96
*****
*****
*****
*****
*****
*****
****
*
|          Inertie interclasse : 315 (ratio: 8%)
|          Inertie intraclasse : 3.495 (ratio: 92%)
|
|          Nombre de simulations : X<Obs: 1000
|          Nombre de simulations : X>=Obs: 0
|
|-----|
|>|          Valeur observée : 315

```

**Figure 7-15 : Test par simulations aléatoires, 2 « distance de la source » .**







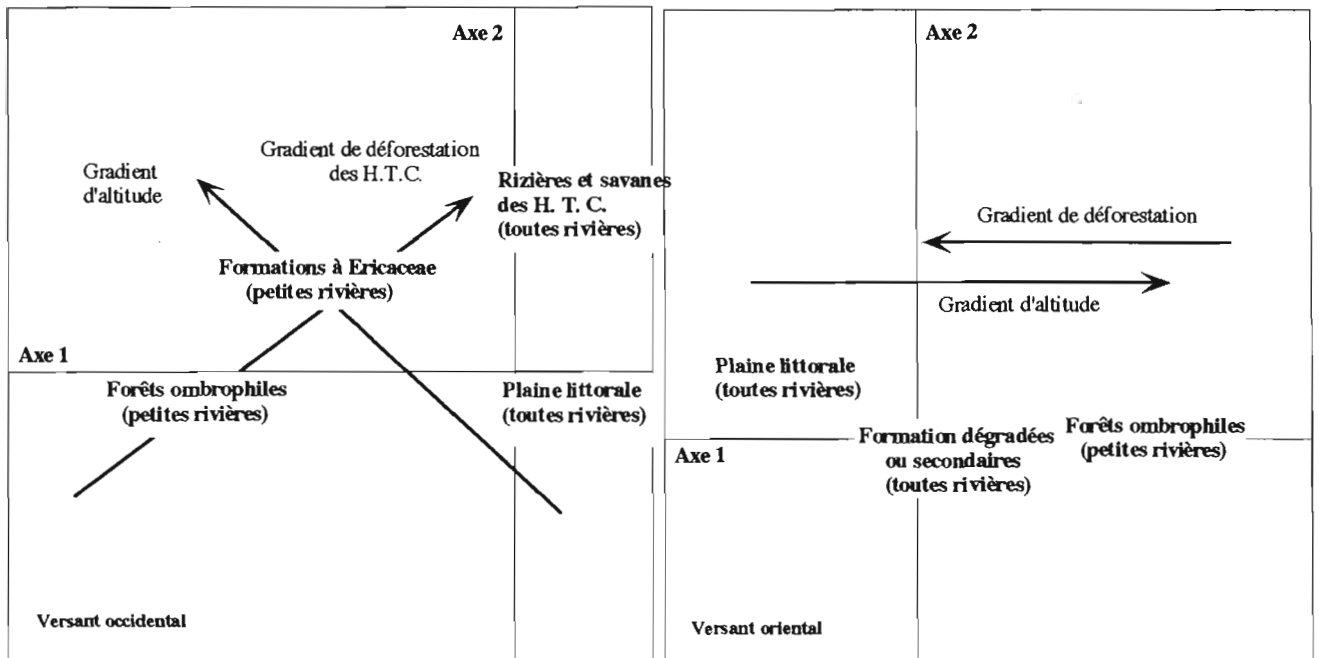


Figure 7-20 :Schéma synthétique de l'évolution du peuplement de Trichoptères (versants oriental et occidental)

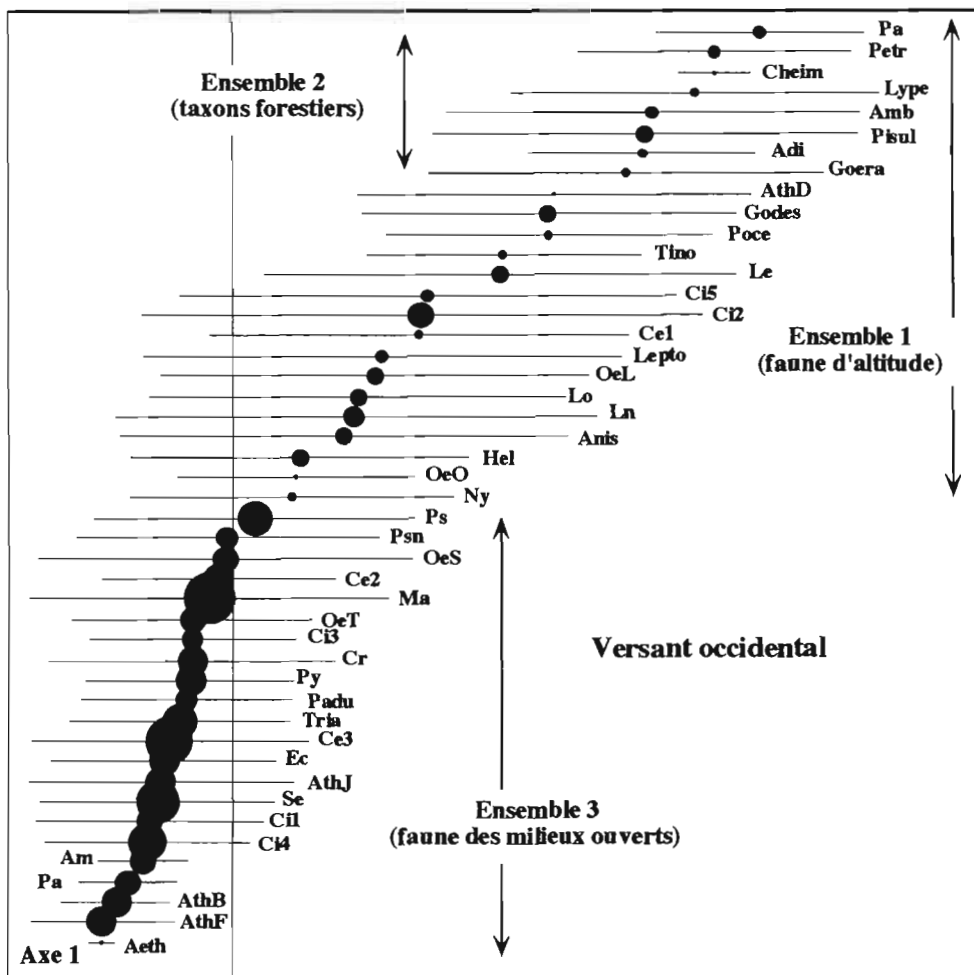


Figure 7-21 : Analyse factorielle du versant occidental. Projection ordonnée des occurrences des taxons sur l'axe 1



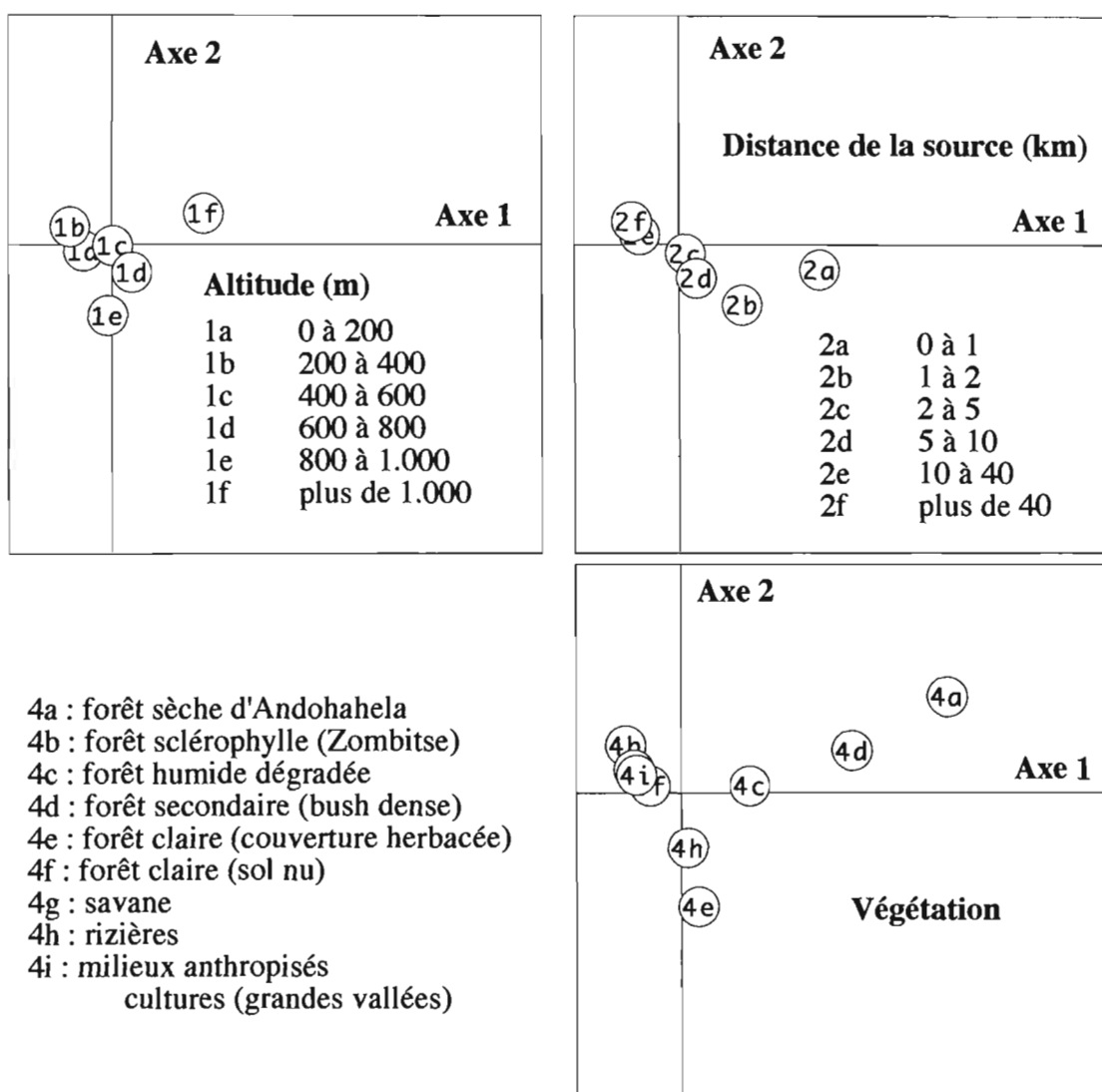
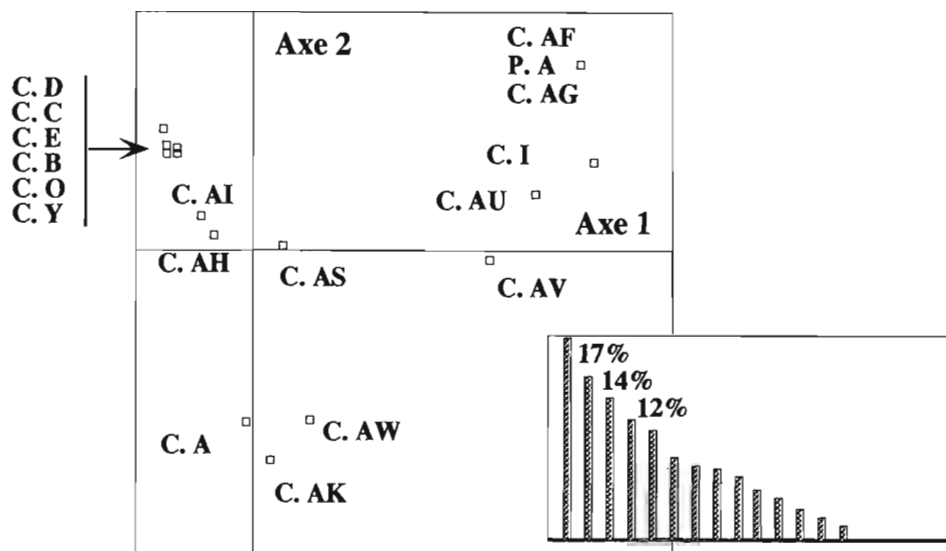
## **Chapitre 8**

# **Analyse zoosociologique des Philopotamidae malgaches**

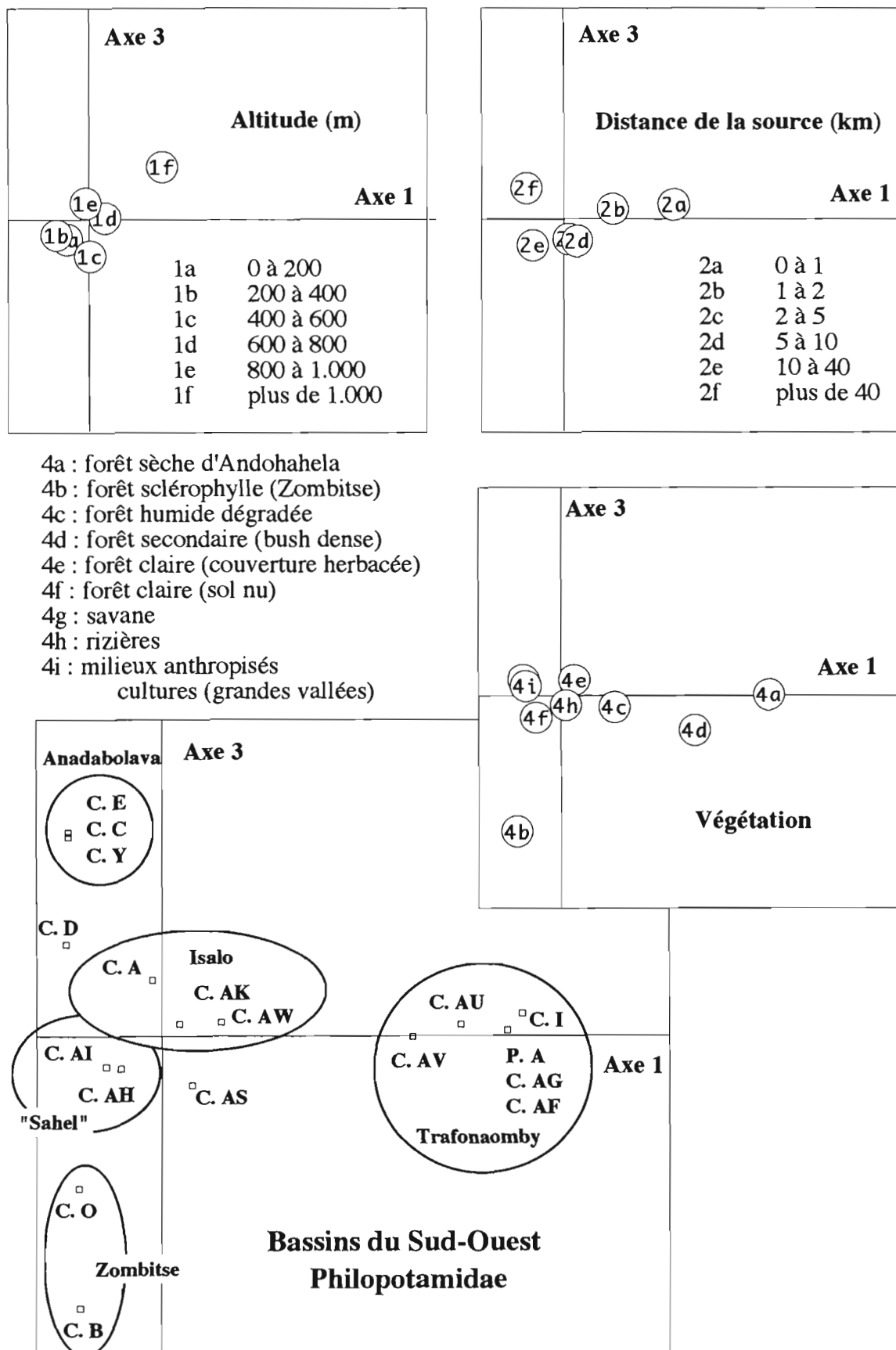


Genre	LRSAE	Eff.	Endémisme local	Genre	LRSAE	Eff.	Endémisme local
groupe <i>cereris</i>				s/g de BI			
<i>Chimarra</i>	AH	101		<i>Chimarra</i>	BI	1	Marojezy
<i>Chimarra</i>	C	76		<i>Chimarra</i>	J	7	
groupe <i>dybowskina</i>				<i>Chimarra</i>	N	1	Andringitra
<i>Chimarra</i>	AK	19		<i>Chimarra</i>	Z	1	Mtgne d'Ambre
<i>Chimarra</i>	AW	54		s/g de AU			
groupe <i>hoogstraali</i>				<i>Chimarra</i>	AU	7	
<i>Chimarra</i>	A	18		s/g de AP			
groupe archaïque				<i>Chimarra</i>	AP	1	Andohahela
<i>Chimarra</i>	AB	1	Mtgne d'Ambre	<i>Chimarra</i>	AZ	4	Marojezy
<i>Chimarra</i>	AG	7	Est	<i>Chimarra</i>	BH	1	Marojezy
<i>Chimarra</i>	AI	41	Ouest	<i>Chimarra</i>	K	2	Andringitra
<i>Chimarra</i>	AL	16	Est	<i>Chimarra</i>	T	2	Ranomafana
<i>Chimarra</i>	BB	3	Marojezy	espèces isolées			
<i>Chimarra</i>	BJ	1	Sud du Rianila	<i>Chimarra</i>	D	2	Sud-ouest
<i>Chimarra</i>	E	3	Ouest	<i>Chimarra</i>	AX	1	Manampatrana
groupe des géants				<i>Chimarra</i>	X	2	Rianila
<i>Chimarra</i>	AD	1	Bassin Mananjary	<i>Wormaldia</i>	<i>pauliani</i>	1	Tsaratana
<i>Chimarra</i>	AE	4	Centre Est	<i>Wormaldia</i>	D	1	Andohahela
<i>Chimarra</i>	AM	4	Mtgne d'Ambre	<i>Wormaldia</i>	E	1	Ranomafana
<i>Chimarra</i>	AS	27		<i>Wormaldia</i>	F	1	Ranomafana
<i>Chimarra</i>	BA	3	Marojezy	<i>Wormaldia</i>	G	1	Marojezy
<i>Chimarra</i>	BC	5	Marojezy	<i>Wormaldia</i>	H	1	Marojezy
<i>Chimarra</i>	BD	6	Marojezy	<i>Wormaldia</i>	I	1	Marojezy
<i>Chimarra</i>	F	2	Andohahela	<i>Wormaldia</i>	J	1	Marojezy
<i>Chimarra</i>	H	1	Rianila	<i>Wormaldia</i>	K	1	Marojezy
<i>Chimarra</i>	M	1	Andringitra	<i>Wormaldia</i>	L	1	Marojezy
<i>Chimarra</i>	U	3	Ranomafana	<i>Dolophilodes</i>			
groupe de <i>digitata</i>				<i>Dolophilodes</i>	A	1	Andringitra
<i>Chimarra</i>	AA	3	Ouest	<i>Dolophilodes</i>	B	1	Andringitra
<i>Chimarra</i>	AC	1	Mtgne d'Ambre	<i>Dolophilodes</i>	C	1	Andohahela
<i>Chimarra</i>	AO	3		<i>Paulianodes</i> <i>tsaratananae</i>			
<i>Chimarra</i>	AQ	3	Est	<i>Paulianodes</i>	A	4	Andohahela
<i>Chimarra</i>	AR	1		<i>Paulianodes</i>	C	1	Andringitra
<i>Chimarra</i>	AV	18		<i>Paulianodes</i>	D	1	Andringitra
<i>Chimarra</i>	B	3	Sud-ouest	<i>Paulianodes</i>	E	2	Andringitra
<i>Chimarra</i>	BG	2	Marojezy	<i>Paulianodes</i>	F	4	Andohahela
<i>Chimarra</i>	G	1	Andohahela	<i>Paulianodes</i>	G	4	Mtgne d'Ambre
<i>Chimarra</i>	I	12		<i>Paulianodes</i>	H	7	Mtgne d'Ambre
<i>Chimarra</i>	S	2		<i>Paulianodes</i>	I	1	Ankaratra
<i>Chimarra</i>	W	4	Rianila	<i>Paulianodes</i>	J	1	Rianila
<i>Chimarra</i>	Y	6	Ouest	<i>Paulianodes</i>	K	1	Andohahela
s/g de AN				<i>Paulianodes</i>	L	2	Anjozorobe
<i>Chimarra</i>	AN	20	Est	<i>Paulianodes</i>	M	4	Anjozorobe
<i>Chimarra</i>	O	6	Sud-est	<i>Paulianodes</i>	O	4	Marojezy
<i>Chimarra</i>	Q	7	Mtgne d'Ambre	<i>Paulianodes</i>	P	3	Ranomafana
<i>Chimarra</i>	V	1	Betsiboka	<i>Paulianodes</i>	Q	2	Marojezy
s/g de AJ				<i>Paulianodes</i>	R	2	Marojezy
<i>Chimarra</i>	AF	11	Est				
<i>Chimarra</i>	AJ	4	Mangoro et Rianila				
<i>Chimarra</i>	BE	1	Anjozorobe				
<i>Chimarra</i>	BF	1	Sainte-Marie				
<i>Chimarra</i>	L	17	centre-Est				
<i>Chimarra</i>	P	3	Ranomafana				

Tableau 8-1 : Inventaire des Philopotamidae malgaches



**Figure 8-1 : Philopotamidae du Sud-ouest. Analyse factorielle des correspondances Projections des espèces dans le plan 1X2 . Graphe des valeurs propres. Projections des centres des classes de stations pour les partitions Altitude, Distance de la source et Végétation. Limites des classes.**



**Figure 8-2 : Philopotamidae du Sud-ouest. Analyse factorielle des correspondances**  
**Projections des espèces dans le plan 1X3 . Graphe des valeurs propres.**  
**Projections des centres des classes de stations pour les partitions Altitude,**  
**Distance de la source et Végétation. Limites des classes.**



**Figure n° 8-3 : Résultats des tests de simulation pour les partitions Altitude et Distance de la source.**

**altitude**

Inertie totale : 4.712  
 Inertie interclasse : 859 (ratio: 18,2%)  
 Inertie intraclasse : 3.853 (ratio: 81,8%)  
 Nombre de permutations aléatoires : 1000

```

**          minimum = 341
****
*****
*****
*****
*****
*****
*****
*****
*****
*****
*****
*****
*****
*****
*****
*****
****
*
|
|          Nombre de simulations : X<Obs: 998
|          Nombre de simulations : X>=Obs: 2
•->|          Valeur observée : 859
|          maximum = 894
    
```

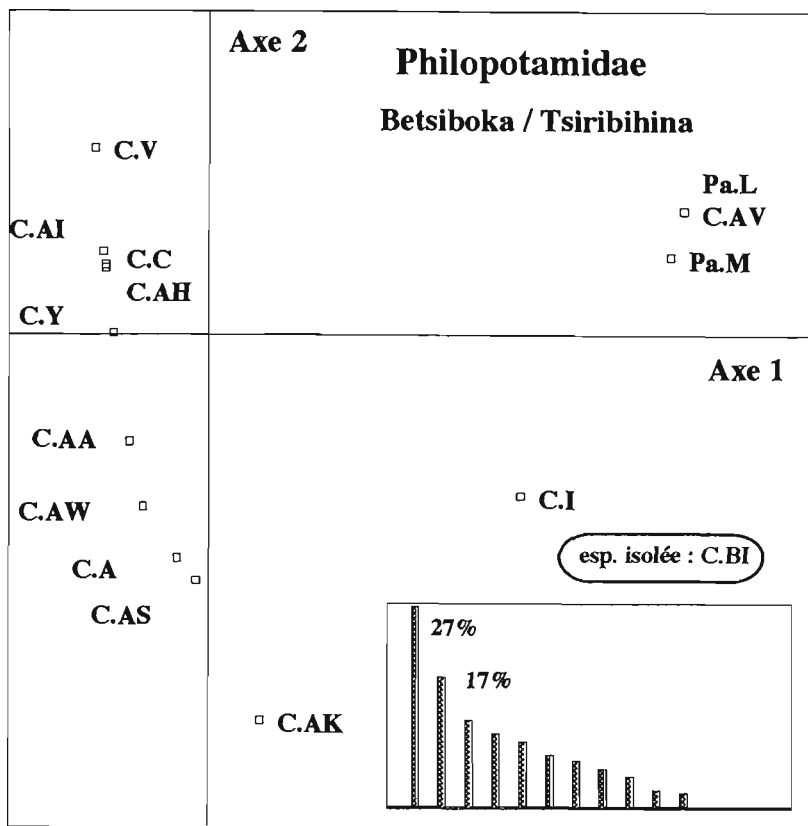
**distance de la source**

Inertie totale : 4.712  
 Inertie interclasse : 1.012 (ratio: 21,5%)  
 Inertie intraclasse : 3.700 (ratio: 78,5%)  
 Nombre de permutations aléatoires : 1000

```

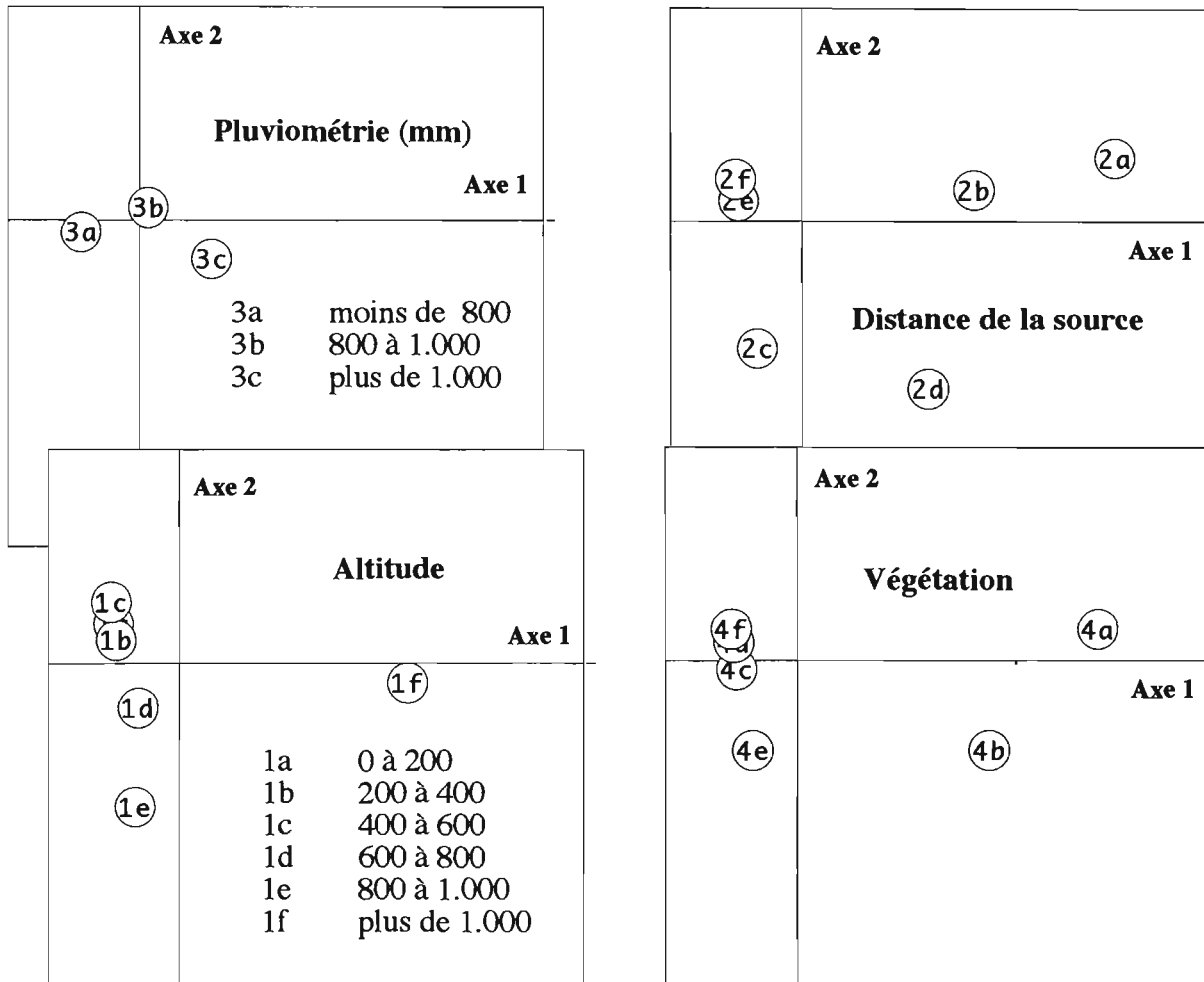
*          minimum = 299
****
*****
*****
*****
*****
*****
*****
*****
*****
*****
*****
*****
*****
*****
****
*
*
|
|          Nombre de simulations : X<Obs: 1000
|          Nombre de simulations : X>=Obs: 0
•->|          Valeur observée : 1.012
    
```





2a : 0 à 1  
 2b : 1 à 2  
 2c : 2 à 5  
 2d : 5 à 10  
 2e : 10 à 40  
 2f : plus de 40

4a : forêt humide primaire  
 4b : forêt dégradée. Form. à Ericaceae  
 4c : savane arborée, forêt sèche  
 4d : savane dense à galerie forestière  
 4e : savane et steppe  
 4f : milieux anthropisés et cultures (grandes vallées)



**Figure 8-5 : Philopotamidae de l'Ouest. Analyse factorielle des correspondances**  
**Projections des espèces dans le plan 1X2 . Graphe des valeurs propres.**  
**Projections des centres des classes de stations pour les partitions Altitude,**  
**Distance de la source, Pluviométrie et Végétation. Limites des classes.**

**Figure n° 8-6 : Bassins de la Betsiboka et de la Tsiribihina. Résultats des tests de simulation pour les partitions Altitude et Distance de la source**

**Altitude**

Inertie totale : 3.570  
 Inertie interclasse : 1.326 (ratio: 37%)  
 Inertie intraclasse : 2.244 (ratio: 6.2%)  
 nombre de permutations aléatoires : 1000

```

|                               minimum = 392
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|***                               nombre de simulations X<Obs: 999
|**                               nombre de simulations X>=Obs: 1
|
|
•->|                               valeur observée : 1.326
|
    
```

**Distance de la source**

Inertie totale : 3.570  
 Inertie interclasse : 1.826 (ratio: 51%)  
 Inertie intraclasse : 1.744e (ratio: 4.9%)  
 nombre de permutations aléatoires : 1000

```

|**                               minimum = 400
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|***                               nombre de simulations X<Obs: 1000
|*                               nombre de simulations X>=Obs: 0
|
|
•->|                               valeur observée : 1.826
|
    
```

**Figure n° 8-7 : Bassins de la Betsiboka et de la Tsiribihina. Résultats des tests de simulation pour les partitions Pluviométrie et Végétation.**

**Pluviométrie**

Inertie totale : 3.570  
 Inertie interclasse : 308 (ratio: 8,7%)  
 Inertie intraclasse : 3.263 (ratio: 91,4%)  
 nombre de permutations aléatoires : 1000

```

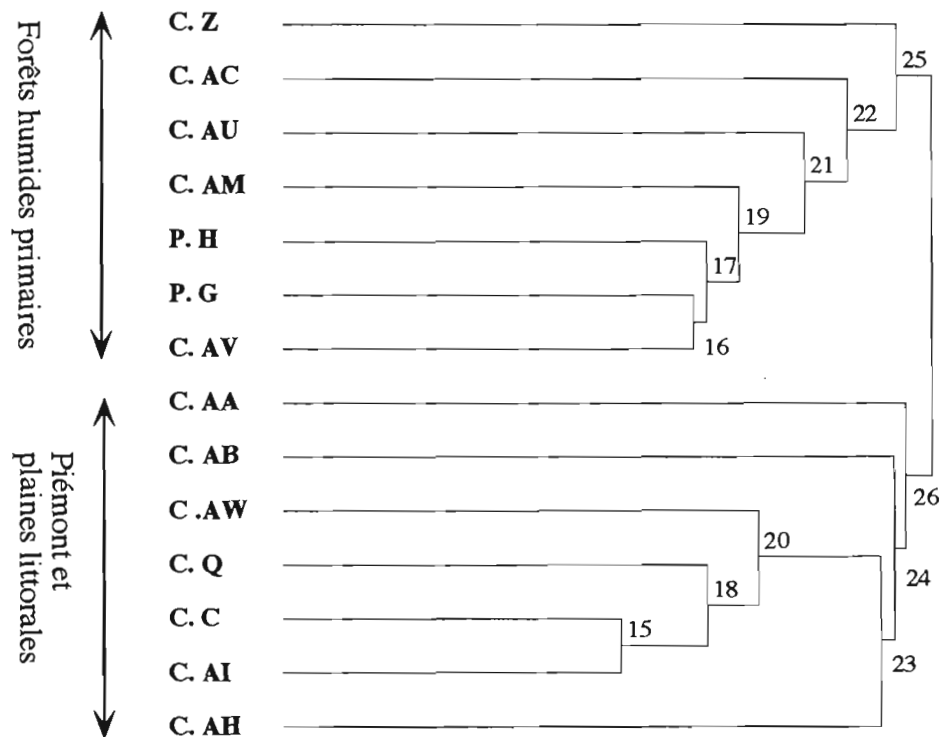
|*****          minimum = 105
|*****
|*****
|*****
|*****
•->***** valeur observée : 308
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|**
|
|
|          nombre de simulations X<Obs: 583
|          nombre de simulations X>=Obs: 417
|
|
|*          maximum = 900
    
```

**Végétation**

Inertie totale : 3.570  
 Inertie interclasse : 1.684 (ratio: 47%)  
 Inertie intraclasse : 1.887 (ratio: 53%)  
 nombre de permutations aléatoires : 1000

```

|**          minimum = 412
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|*****
|**
|
|
|          nombre de simulations X<Obs: 1000
|          nombre de simulations X>=Obs: 0
|
|
|*
|
|
|          valeur observée : 1.684
    
```



**Figure 8-8 : Classification hiérarchique des Philopotamidae de la Montagne d'Ambre (indice de Jaccard, distance moyenne)**

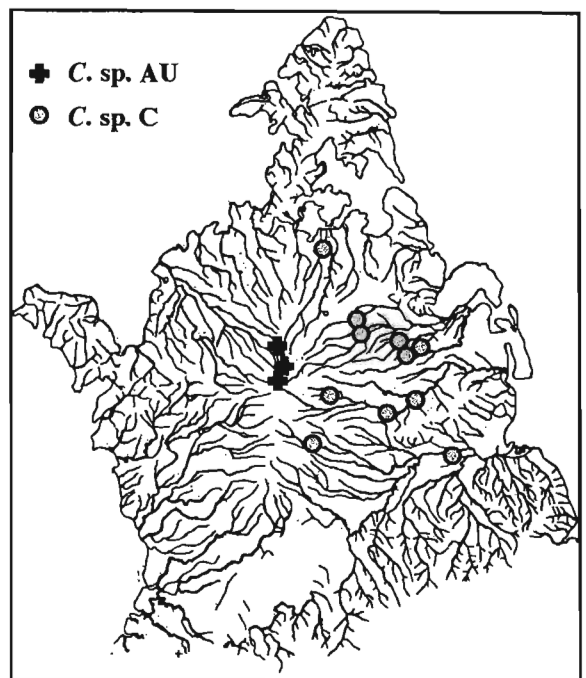
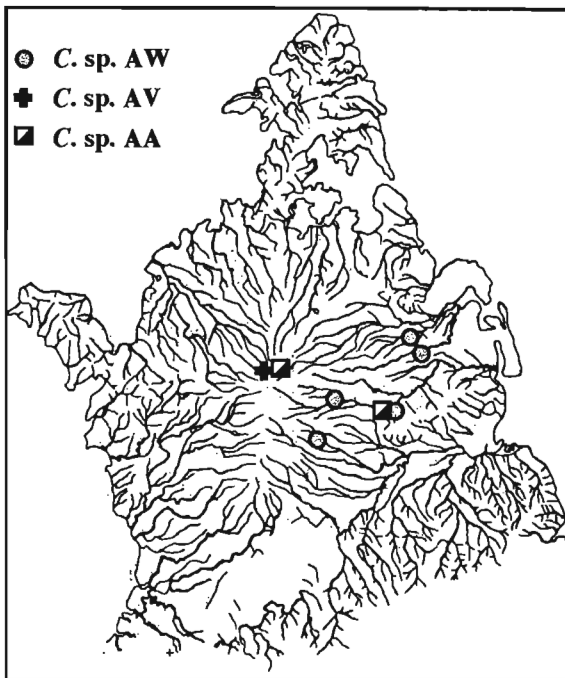
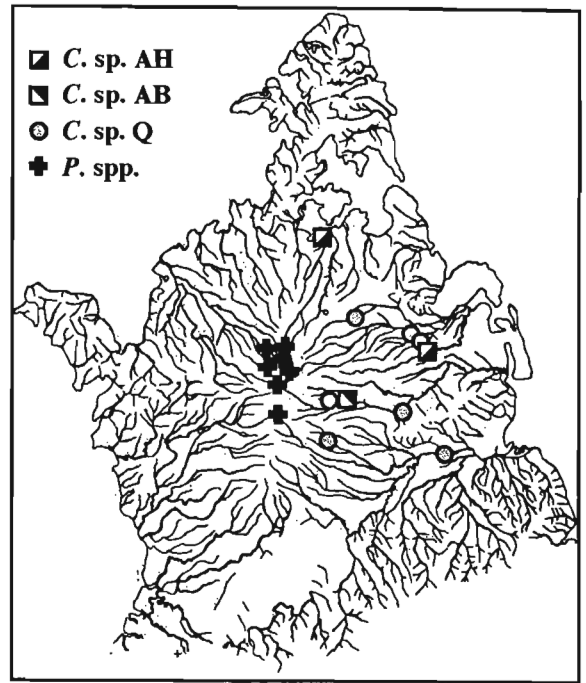
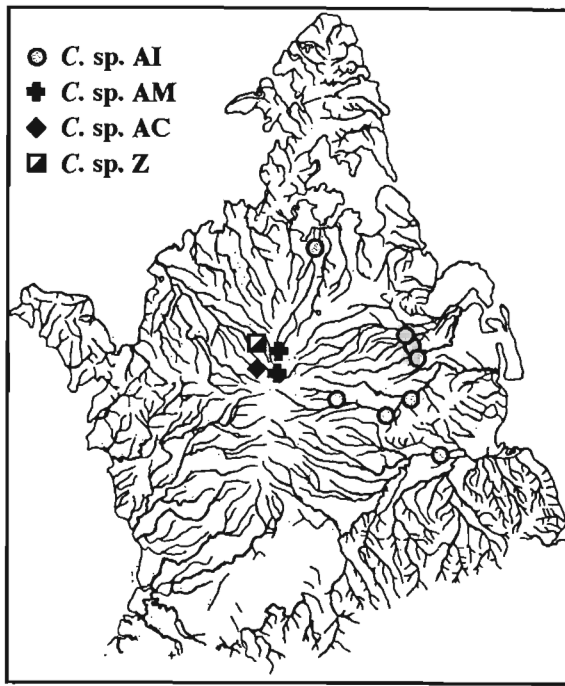
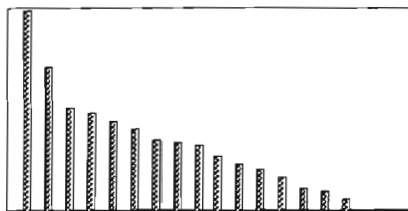
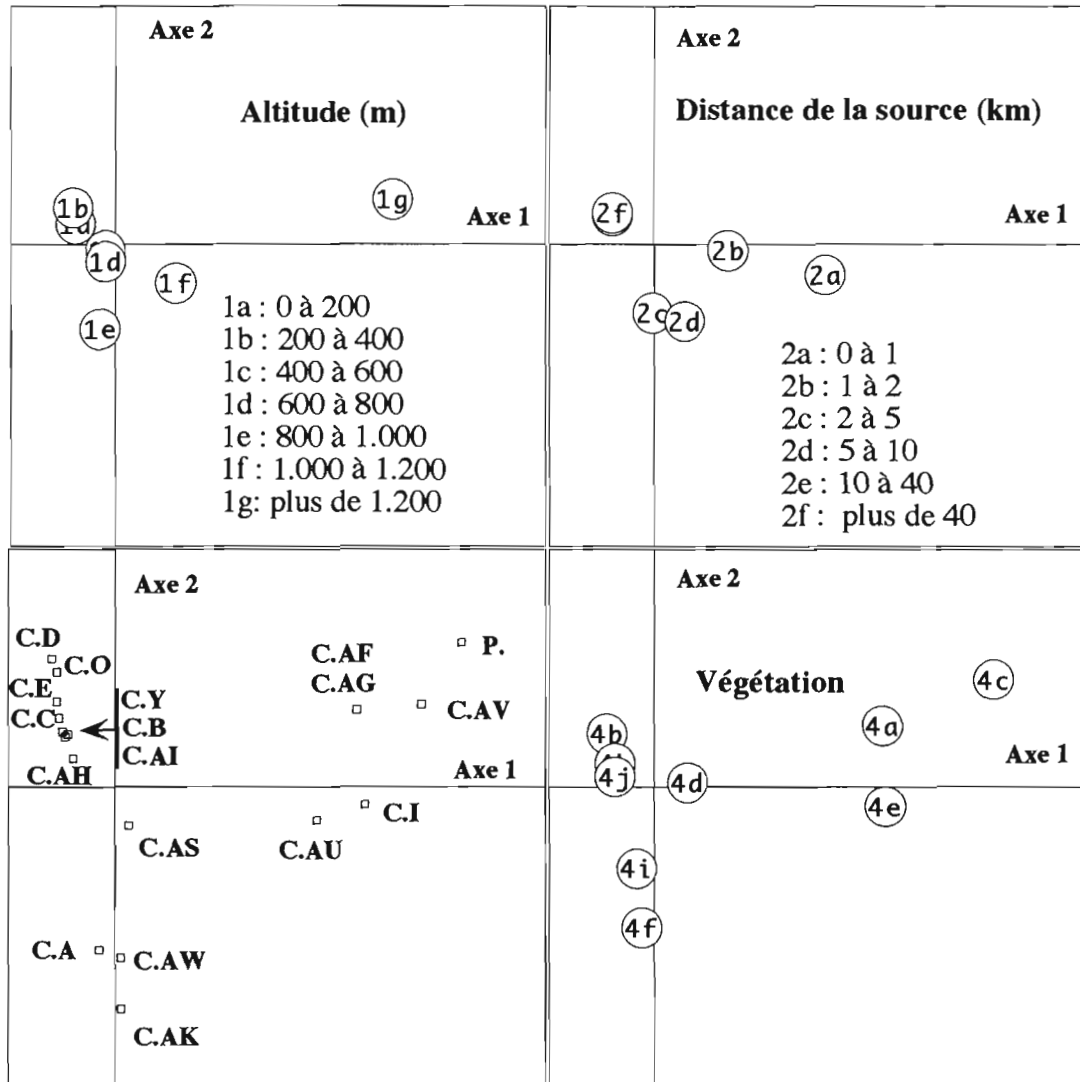


Figure 8- 9 : Distribution des captures, Philopotamidae de la Montagne d'Ambre

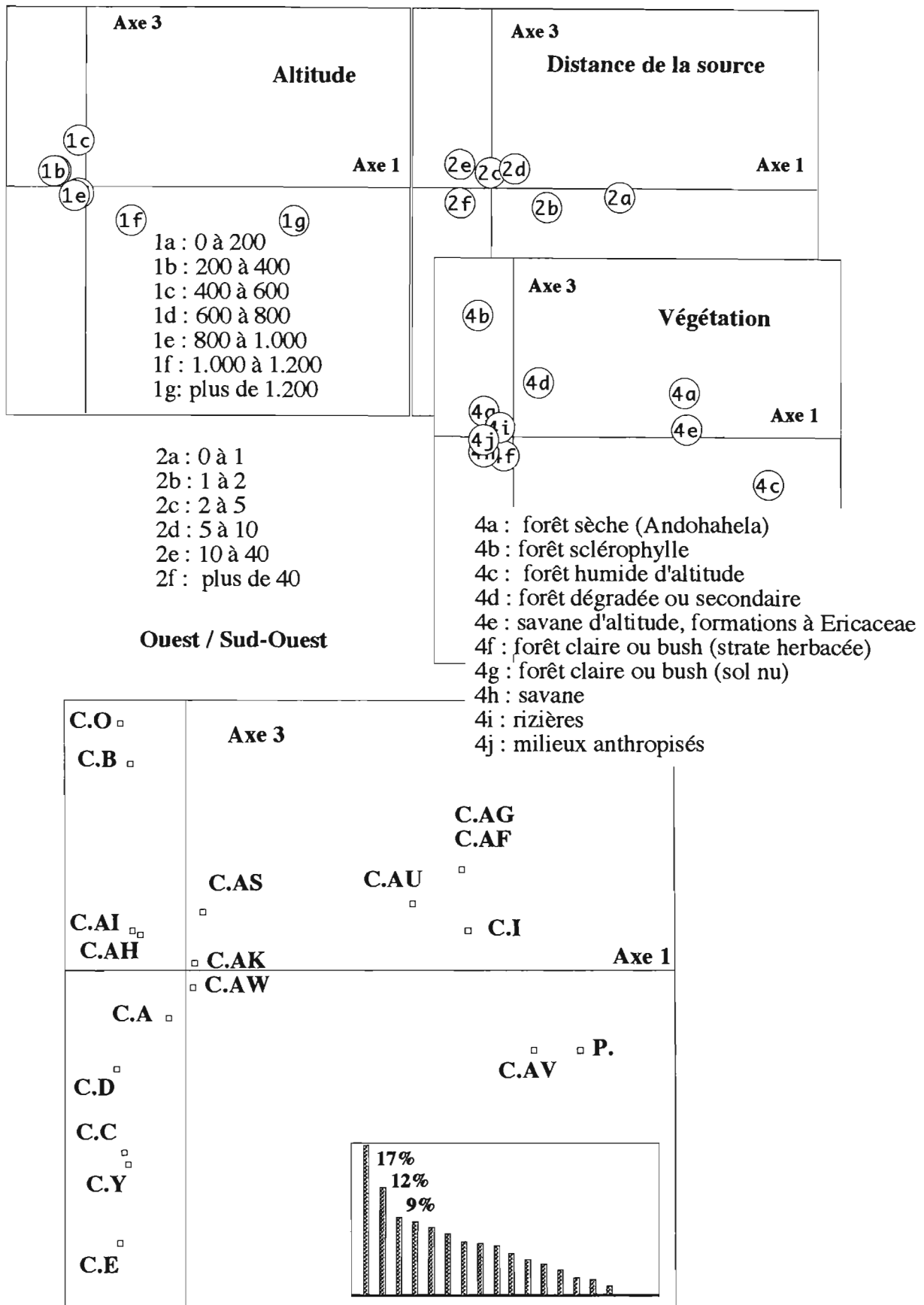
1



- 4a : forêt sèche (Andohahela)
- 4b : forêt sclérophylle
- 4c : forêt humide d'altitude
- 4d : forêt dégradée ou secondaire
- 4e : savane d'altitude, formations à Ericaceae
- 4f : forêt claire ou bush (strate herbacée)
- 4g : forêt claire ou bush (sol nu)
- 4h : savane
- 4i : rizières
- 4j : milieux anthropisés

**Figure 8-10 : Synthèse du versant occidental. Analyse factorielle des correspondances Projections des espèces dans le plan 1X2 . Graphe des valeurs propres. Projections des centres des classes de stations pour les partitions Altitude, Distance de la source et Végétation. Limites des classes.**





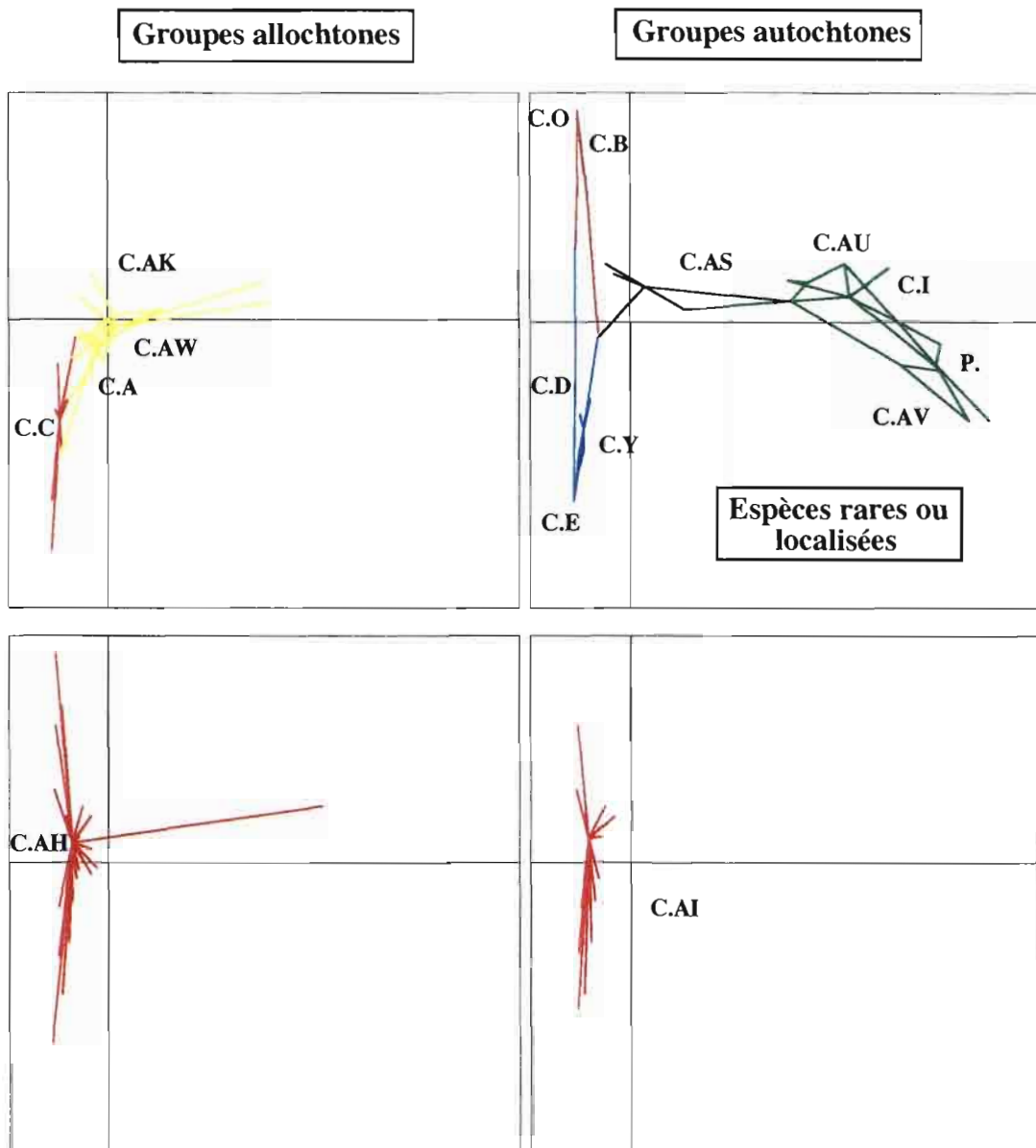
**Figure 8-11 : Synthèse du versant occidental. Analyse factorielle des correspondances**  
**Projections des espèces dans le plan 1X3 . Graphe des valeurs propres.**  
**Projections des centres des classes de stations pour les partitions Altitude,**  
**Distance de la source et Végétation. Limites des classes.**











**Figure 8-16 : Synthèse, versant occidental.  
Projection des occurrences des espèces dans le plan factoriel 1x3,**



Marojezy		Forêt					Piémont	Lokoho	Présence en dehors de la région	
		Zones altitudinales								
Genre	sp.	1800	1600	1200	700	400	300	100		Origine
<i>Wormaldia</i>	G	■							Ensemble "Trafonaomby"	Autochtone
<i>Chimarra</i>	I			■						id.
<i>Wormaldia</i>	H		■							id.
<i>Wormaldia</i>	I									id.
<i>Paulianodes</i>	R									id.
<i>Chimarra</i>	BG			■						id.
<i>Chimarra</i>	BD					■				id.
<i>Wormaldia</i>	K			■						id.
<i>Wormaldia</i>	L									id.
<i>Chimarra</i>	BH									id.
<i>Chimarra</i>	AV								id.	
<i>Paulianodes</i>	Q				■				Massif de l'Ankaratra (alt : 1.700m)	id.
<i>Chimarra</i>	BA									id.
<i>Chimarra</i>	AO			■		■				id.
<i>Wormaldia</i>	J				■					id.
<i>Chimarra</i>	BI									id.
<i>Paulianodes</i>	O					■				id.
<i>Chimarra</i>	AZ									id.
<i>Chimarra</i>	BB									id.
<i>Chimarra</i>	BC									id.
<i>Chimarra</i>	AS					■				id.
<i>Chimarra</i>	Q						■		id.	
<i>Chimarra</i>	C							■	Toute l'île, présence sporadique Piémont de la montagne d'Ambre Toute l'île, milieux ouverts	Allochtone

Tableau 8-2 : Distribution des Philopotamidae aux différentes altitudes du Marojezy



		Andringitra						
	Ranomafana	zones d'échantillonnage						Andohahela
		IV	III	II-p	II-m	II-g	I	
Espèces		1.625	1210	830	810	800	720	
<i>Paulianodes sp. D</i>								
<i>Dolophilodes sp. A</i>								
<i>Dolophilodes sp. B</i>								
<i>Paulianodes sp. C</i>								
<i>Chimarra sp. AE</i>	850							
<i>Chimarra sp. AF</i>	775 à 1.260							70 à 500
<i>Paulianodes sp. E</i>								
<i>Chimarra sp. K</i>								
<i>Chimarra sp. M</i>								
<i>Chimarra sp. N</i>								
<i>Chimarra sp. J</i>	725 à 1.230							
<i>Chimarra sp. AG</i>								500
<i>Chimarra sp. L</i>	500 à 1.260							

**Tableau 8-3 : Distribution des Philopotamidae aux différentes altitudes de l'Andringitra**

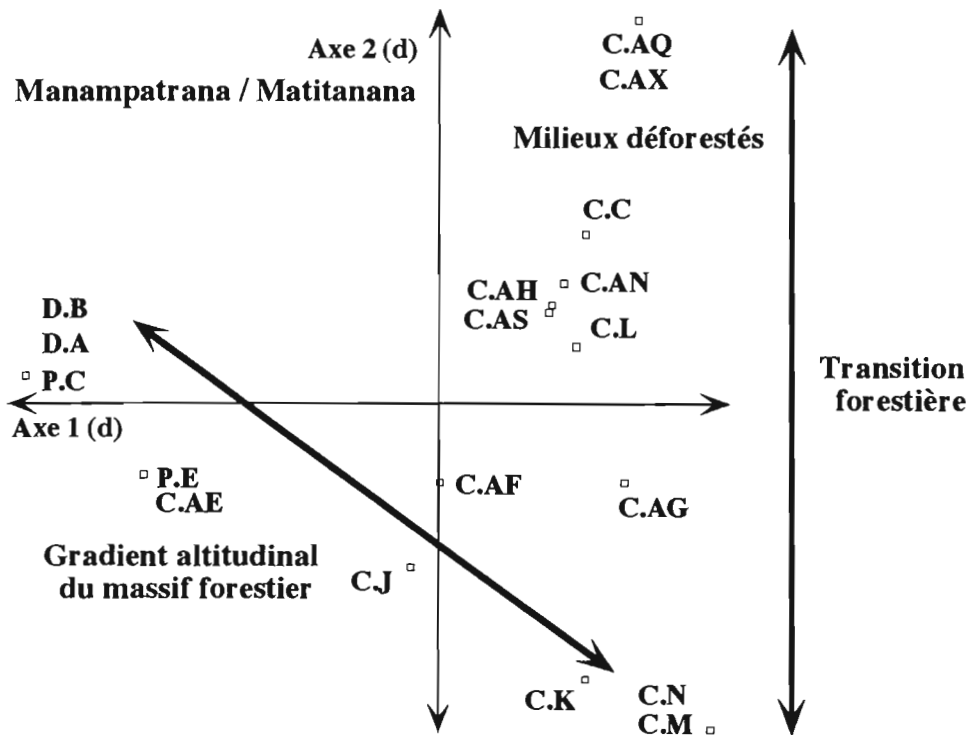


Figure 8- 17 : Analyse en coordonnées principales  
Projection des taxons dans le plan formé par les axes 1 et 2

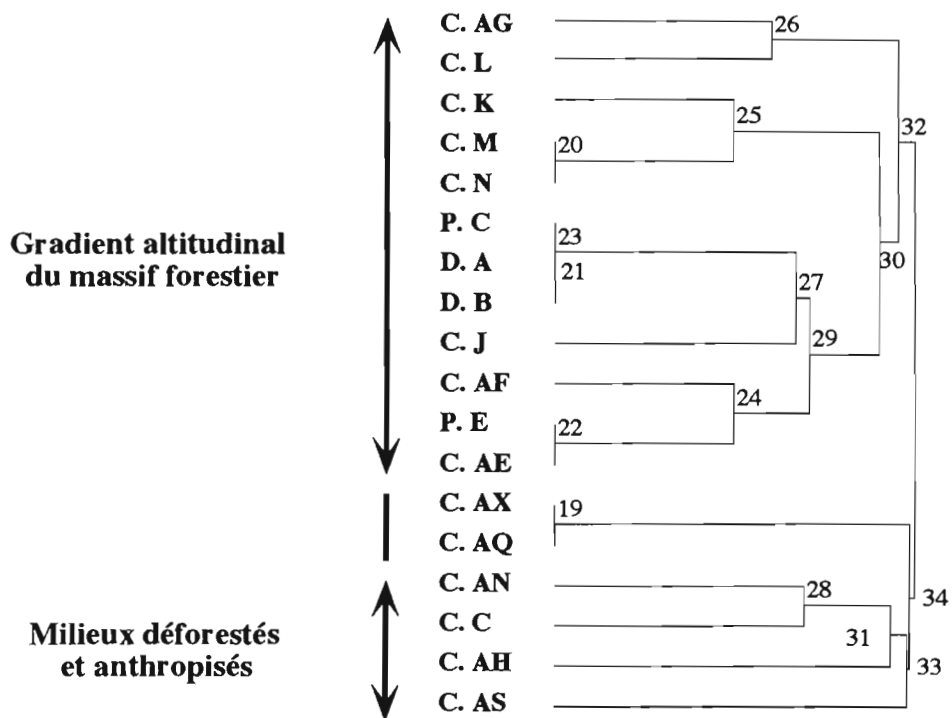


Figure 8- 18 : Classification hiérarchique des Philopotamidae du secteur de la Manampatrana  
(indice de Jaccard, distance moyenne)

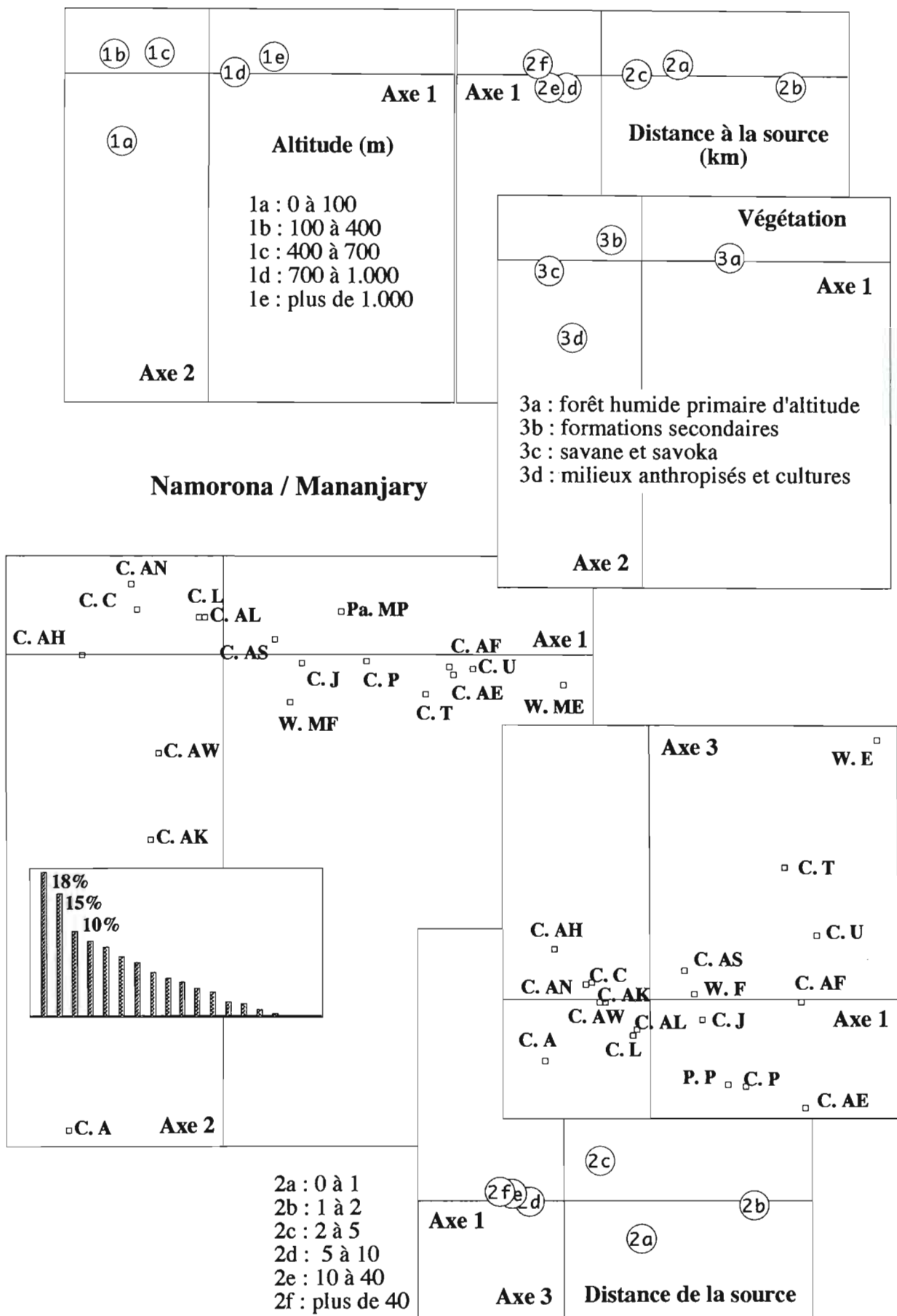
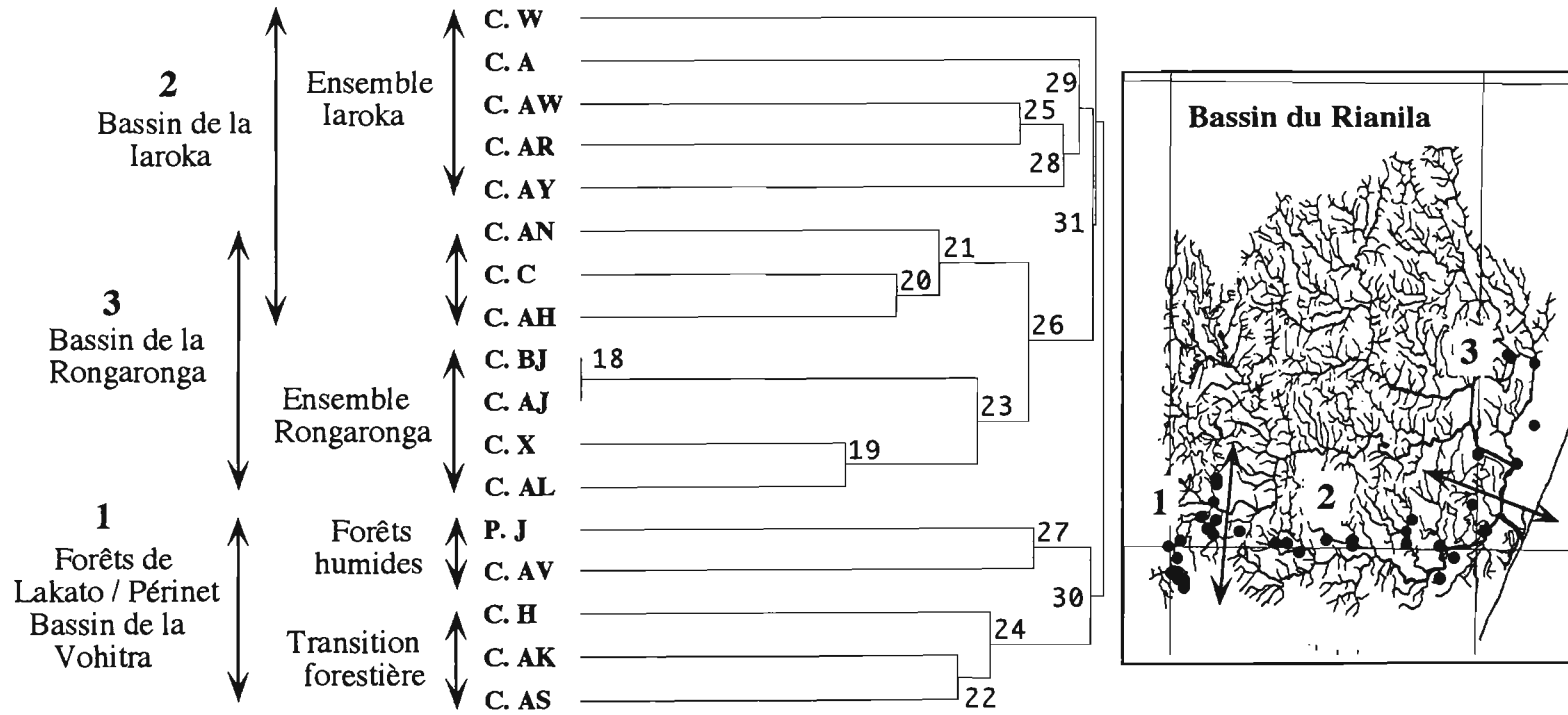


Figure 8- 19 : Philopotamidae du secteur de la Namorona. Analyse factorielle des correspondances Projections des espèces dans les plans 1x2 et 1x3. Graphe des valeurs propres. Projections des centres des classes de stations pour les partitions Altitude, Distance de la source et Végétation. Limites des classes.

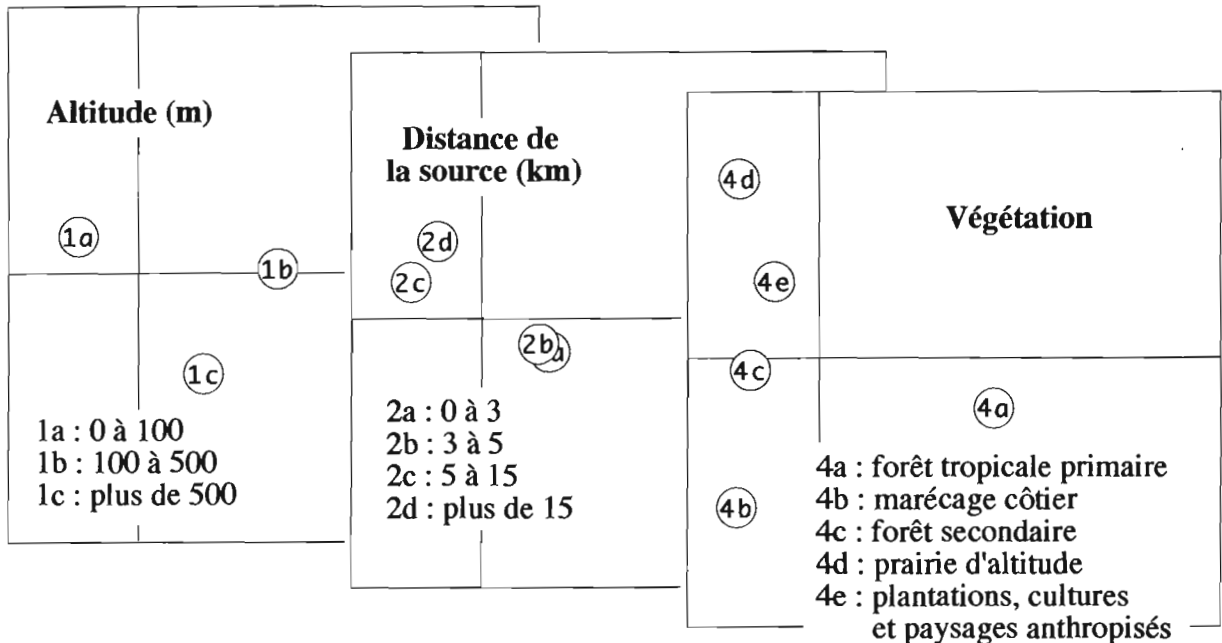
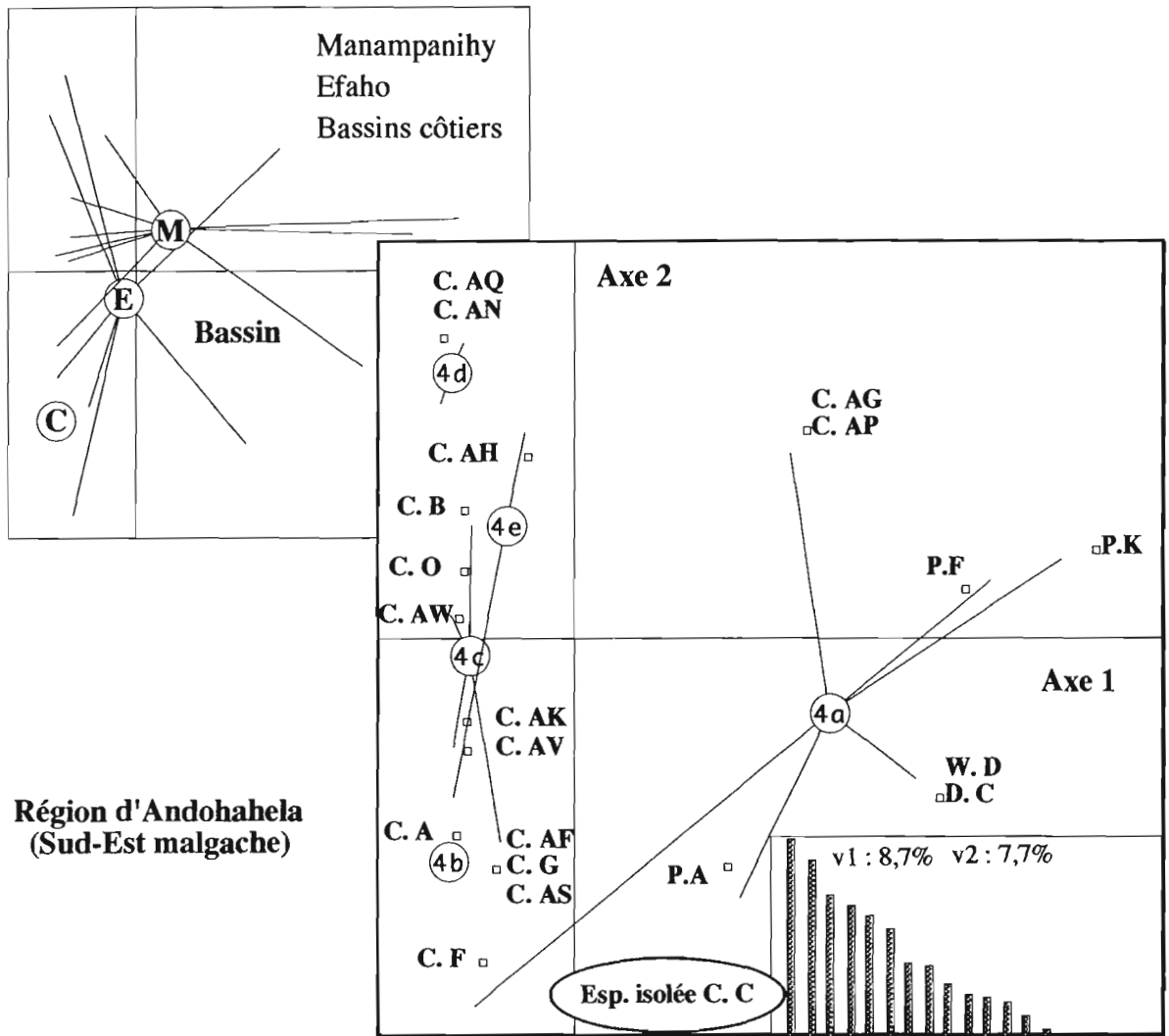








**Figure 8-24 : Classification hiérarchique des Philopotamidae du Rianila (indice de Jaccard, distance moyenne)**



**Figure 8- 25 : . Philopotamidae du Sud-est. Analyse factorielle des correspondances Projections des espèces dans les plans 1x2. Graphe des valeurs propres. Projections des centres des classes de stations pour les partitions Altitude, Distance de la source et Végétation. Limites des classes.**



