

## REFLEXIONS SUR LA ZOOGEOGRAPHIE DE MADAGASCAR

Renaud PAULIAN

4 rue Beaubadat, F-33000 Bordeaux, FRANCE

**ABSTRACT.**- A short history of the zoogeographical study of Madagascar serves as an introduction to a discussion of several questions that remain without satisfactory answers, including the origin and relative importance of the austral and oriental elements in the Malagasy fauna, which include ancient groups and variously more recent introductions. The presence of faunal boundaries within the island, apart from those of the phytogeographic domains, is discussed, as well as their validity and significance, along with the weight of paleoclimatic data.

**KEY-WORDS.**- Eastern Gondwana, Autonocnemids, Ficalbini, Chiroptera, Ptinids

**RESUME.**- Après un survol de l'histoire de la zoogéographie malgache et de ses progrès, quelques unes des questions encore sans solution satisfaisante sont présentées et discutées; l'importance relative et les conditions d'établissement, à Madagascar, des éléments faunistiques d'affinités australes et orientales: formes anciennes et divers niveaux d'introductions récentes. L'existence de frontières faunistiques internes, autres que celles liées aux domaines phytogéographiques, leur réalité et leur signification; le poids des données paléoclimatiques.

**MOTS-CLES.**- Gondwanie orientale, Aulonocnémides, Ficalbini, Chiroptères, Ptinides

Pour la seconde fois dans son histoire, la Société de Biogéographie consacre un Colloque à la Biogéographie de Madagascar.

Le premier de ces colloques aboutit, en 1953, à la publication d'un important volume de 358 pages (VACHON, éd., 1953; voir aussi PAULIAN, 1961).

Un second colloque, même à quarante deux ans de distance, peut sembler relever d'un certain « acharnement scientifique ».

Plusieurs raisons peuvent être avancées, explications ou justifications selon le cas, pour en rendre compte :

la première est, tout simplement, d'ordre historique et se fonde sur la part que la France a pris à l'étude de Madagascar.

C'est, en effet, en 1658 que paraît la première étude scientifique sur la faune de Madagascar. Rédigée en français, elle est due à Étienne de Flacourt, qui n'est pas un naturaliste, mais, tout bonnement, le Gouverneur des établissements français de Fort Dauphin, où il a vécu de 1648 à 1655. Sous le titre d' « Histoire de la Grande Isle de Madagascar » elle nous apporte, avec un lexique du malgache et une description de l'histoire et des moeurs des populations du Sud-Est, la première présentation d'ensemble de la faune et de la flore malgaches. C'est le premier travail à faire ainsi connaître au monde savant l'existence des animaux subfossiles de Madagascar, *Aepyornis*, Lémuriens géants, Hippopotame nain, dont les naturalistes du XIXème siècle décriront les ossements mais qui, jusque là, ne faisaient qu'agrémenter les récits fabuleux des conteurs

arabes. L'oeuvre de Flacourt est exemplaire et met pleinement en valeur les talents d'un gouverneur qui ne put, par ailleurs, mener à bien une tâche administrative impossible ; elle est, comme son auteur l'avait souhaité, la meilleure justification de son séjour malgache.

La relation de Flacourt avait été précédée d'un texte d'Alphonse le Saintongeais, consacré essentiellement aux pierres précieuses et semi-précieuses existant ou supposées exister à Madagascar, résultat d'un voyage de l'auteur, à la suite des tentatives des navigateurs dieppois pour s'établir dans l'île en 1527.

Après lui, des naturalistes voyageurs, de Commerson à Sonnerat ou à Goudot, ont repris le flambeau du travail sur le terrain, jusqu'à ce que, sous l'impulsion de l'explorateur Alfred Grandidier et de son fils Guillaume, la monumentale « Histoire Physique, Politique et Naturelle de Madagascar » voie le jour. Trente quatre tomes in-quarto, publiés de 1875 à 1900, largement aux frais des promoteurs, rassemblent tout ce qui est, alors connu, de l'histoire, de la culture et de la nature malgaches. Ils offrent un tableau détaillé de certains groupes animaux (Lémuriens, Oiseaux, quelques familles d'Insectes et d'autres Invertébrés).

Le relais est ensuite repris, pendant un temps, par l'Académie malgache, organisme original, créé le 23 janvier 1902, par le Gouverneur Général Galliéni, qui voulait associer, dans un effort commun de recherches sur Madagascar, des représentants des trois communautés vivant dans l'île, malgaches, français et étrangers. Un décret du Président Ph. Tsiranana, en date du 16 janvier 1969 a réorganisé l'Académie, pour répondre aux exigences de l'Indépendance Nationale. Son Bulletin et ses Mémoires ont publié des monographies de divers groupes zoologiques (Lézards et Poissons d'eau douce, Coléoptères Curculionides ou Psélaphides, par des professeurs et des chercheurs du Muséum de Paris : Angel, Pellegrin, Hustache ou Jeannel ; Hyménoptères Mutillides, Ichneumonides, Vertébrés subfossiles, par des membres de l'Académie malgache : Lambertson, Olsoufieff, Seyrig et G. Heinrich ; Cicindélides par le meilleur spécialiste de l'époque, W. Horn).

Entre les deux guerres mondiales, une remarquable campagne ornithologique anglo-américano-française est menée à travers l'île. Rand en rendra compte dans deux travaux fondamentaux publiés en anglais. A la même époque se situent les missions de G. Petit et de R. Heim, et les recherches de R. Decary, administrateur des Colonies, polygraphe à l'insatiable curiosité. J. Vadon commence la prospection entomologique méthodique de la région de Maroantsetra et Seyrig poursuit celle de Bekily.

Les trois volumes de la Faune de l'Empire français, consacrés aux Coléoptères Carabiques par le Professeur R. Jeannel, de 1946 à 1949, marquent un tournant dans l'étude de la faune régionale.

C'est, en effet, en 1946, dans le cadre de l'Office de la Recherche Scientifique Coloniale (devenu, par la suite, ORSOM puis ORSTOM), que l'Institut Scientifique de Madagascar est créé, sous la direction du Professeur J. Millot, du Muséum de Paris. L'active prospection zoologique que mènent, sous son égide, les chercheurs de l'Institut et les visiteurs, français et étrangers, dont il suscite la venue ou qu'il accueille et dont il soutient l'effort, apporte une extraordinaire moisson de données nouvelles. Celles-ci seront publiées pour l'essentiel dans les Mémoires de l'Institut scientifique de Madagascar, séries A, B, E et F, et dans *Le Naturaliste malgache*, de 1947 à 1962.

Enfin, en 1956, les progrès accomplis entraînent la création de la « Faune de Madagascar », série de monographies des divers groupes zoologiques dont la

connaissance paraît assez avancée pour justifier la publication d'une synthèse. Quarante-cinq volumes ont paru à ce jour et la collection poursuit son chemin.

A ces oeuvres d'ensemble, il faut ajouter des travaux dispersés : monographies dues à des chercheurs du Muséum de Paris (et publiées dans le Bulletin ou les Mémoires de celui-ci) ou à des chercheurs étrangers : Mollusques d'eau douce de Starmühlner, Scydménides de H. Franz, Hyménoptères Mutillides de Krombein, Sphécides de G. Arnold, etc...) et de nombreux articles à portée plus limitée dont certains publiés dans les Annales de l'Université et dans celles de l'Institut Pasteur de Tananarive.

Il est bien peu de pays tropicaux de dimension comparable qui aient provoqué un tel effort de recherche. Dans cette action, la part des chercheurs français, et singulièrement celle du personnel du Muséum de Paris, est très largement dominante, même si un juste tribut doit être rendu aux missionnaires anglais de la L.M.S. au siècle dernier et à de nombreux autres naturalistes étrangers, depuis. Les collections de matériaux malgaches du Muséum de Paris, étudiés ou en cours d'étude, constituent une base incontournable pour les recherches zoologiques sur Madagascar.

Il y a donc là une sorte « d'exception culturelle » qui pourrait expliquer l'intérêt renouvelé que la Société de Biogéographie porte à la faune malgache.

Une seconde raison semble beaucoup plus sérieuse : Comme le dit excellemment Commerson, qui ne séjourna pourtant que d'octobre à décembre 1770, dans le Sud-Est de Madagascar : « C'est à Madagascar que je puis assurer aux naturalistes qu'est la véritable terre promise pour eux. C'est là que la nature s'est retirée dans un sanctuaire particulier pour y travailler sur d'autres modèles que ceux auxquels elle s'est asservie ailleurs. Les formes les plus insolites et les plus merveilleuses s'y rencontrent à chaque pas » (Philibert de Commerson, lettre à Lalande, 18 avril 1771).

L'originalité de la faune malgache, que les zoologistes expriment en disant que 90 % des espèces et 70 % des genres malgaches sont endémiques, est rendue encore plus évidente par l'existence de formes paradoxales. Et Commerson, s'il n'a pas connu l'Aye-Aye, découvert peu après par Sonnerat et cher à A. Peyriéras et à J.J. Petter, a, du moins, observé pendant son séjour malgache, ces extraordinaires Dynastides discoïdaux, du genre *Hexodon*, qui ont du le faire rêver et dont un exemplaire du Muséum de Paris provient de ses récoltes personnelles.

Mais c'est sans doute, un autre impératif encore qui a provoqué notre réunion d'aujourd'hui. Je veux parler de la situation dramatique que connaît actuellement la faune malgache, objet de nos travaux.

Faune sylvatique, liée étroitement à l'existence d'un couvert végétal plus ou moins continu (pluvisilva, forêt sclérophylle ou déciduifoliée, broussailles éricoïdes, bush xérophytique, selon les domaines et les régions) elle ne peut survivre à la disparition de ce couvert. Il y a près d'un siècle, aujourd'hui, que H. Perrier de la Bathie, relayé ensuite par H. Humbert, a signalé le danger que les feux de brousse et de forêt, pratiques traditionnelles, profondément ancrées, de l'agriculture et de l'élevage malgaches, faisaient courir à la végétation primitive.

Imaginé par ces deux pionniers, véritables fondateurs de l'étude moderne de la Nature malgache, la création des Réserves Naturelles Intégrales voulait assurer la préservation des principaux types de végétation, en disposant de surfaces assez étendues pour que leur protection soit efficace et qu'elles puissent résister aux pollutions d'origine humaine. Il s'agit là d'une création originale, née des efforts conjoints des naturalistes du

Muséum et des forestiers français, et qui est profondément différente de celle des Parcs Nationaux américains. Les dix premières Réserves furent établies par un décret du 31 décembre 1927 ; deux autres (l'Andohahelo et le Marojejy) vinrent s'y ajouter, en 1939 et en 1952, à la suite des dernières explorations du professeur H. Humbert. Le dispositif de protection a, par la suite, été complété, par le Président Ph. Tsiranana, grâce à la création de deux Parcs Nationaux, ainsi que de diverses réserves spéciales forestières, et d'une réserve privée. Une des Réserves a été déclassée depuis.

Aujourd'hui, ces Réserves apparaissent réellement comme les ultimes refuges de la végétation native. Mais elles sont, elles-mêmes en grand danger. Les besoins de la population, en rapide accroissement grâce, pour une bonne part, à l'important effort de Santé Publique des médecins militaires français et des chercheurs de l'Institut Pasteur de Tananarive (inventeur, entre autres, d'un vaccin anti-pestueux) exigent sans cesse de nouvelles terres, l'agriculture et l'élevage traditionnels demeurant en effet l'activité productrice essentielle. Il s'en suit un grignotage permanent des limites des réserves, et des menaces de déclassement. La réduction des surfaces boisées agit, en outre, indirectement, en modifiant le climat d'ensemble et en rendant plus incertaine la survie d'écosystèmes originaux très fragiles.

Un autre danger, plus insidieux, les menace aussi, même si les règles de protection formelle étaient strictement respectées : la pollution humaine. Devenues un élément du patrimoine touristique de l'île, des pistes les traversent et des visiteurs de plus en plus nombreux s'y rendent, scientifiques attirés par leur originalité ou simples touristes. Le piétinement des Zébus qui y cherchent pâture ajoute son poids à celui des hommes. On sait, par l'exemple dramatique des Parcs Nationaux américains que le piétinement suffit par lui-même à détruire de nombreuses espèces végétales. On sait aussi avec quelle facilité, des plantes anthropophiles et envahissantes ou des Insectes conquérants (l'exemple des Fourmis de Tahiti s'impose à l'esprit) suivent les pas des visiteurs et étouffent la végétation native.

Aussi pouvons-nous craindre que malgré les efforts du Service malgache de Protection de la Nature et les concours de J.J. Petter, d'Albignac, du WWF et des chercheurs de la Smithsonian Institution, au travail dans la forêt de l'Est, la faune que nous étudions sur les matériaux rassemblés par deux siècles d'efforts méthodiques, dans les grands Musées et dans certaines collections particulières, ne soit, en partie au moins, déjà une faune subfossile. Chaque récolte actuelle peut être l'ultime occasion de découvrir des formes à la veille de leur extinction.

La Nature malgache meurt et avec sa mort disparaît la dernière chance qu'auront les naturalistes d'analyser et de comprendre son origine et les mécanismes qui lui ont donné naissance.

Notre Colloque est donc, à la fois, une réponse à ce défi et un cri de détresse. L'une des faunes les plus originales du monde, une partie de notre patrimoine, une banque de gènes à peine mise en valeur et irremplaçable, une expérience naturelle qui peut nous aider à mieux gérer les ressources de la planète, tout cela se détruit devant nos yeux. La perte sera irréparable. Si nous ne pouvons imaginer reconstituer ce qui a déjà disparu, du moins faut-il essayer de ralentir la destruction qui se déroule aujourd'hui et tout mettre en oeuvre pour que la biodiversité encore existante soit complètement étudiée. Étudiée conformément aux exigences de la systématique traditionnelle, cladistique ou non, et non selon les méthodes minimalistes que l'ampleur de la tâche confrontant les naturalistes à l'aube du XXIème siècle, ont fait surgir. Pour précieuses que soient ces méthodes minimalistes lorsque l'on cherche à modéliser la nature, elles ne

nous permettent pas d'atteindre à une connaissance satisfaisante des formes réellement en cause et de leur diversité.

L'étude de la faune malgache devient alors une ardente obligation. C'est là le domaine des spécialistes.

Les généralistes que sont les biogéographes ont bien d'autres raisons de se passionner pour l'étude du peuplement de ce petit continent.

Dès le début des réflexions zoogéographiques, qui se fondaient alors essentiellement sur les Vertébrés, les zoologistes ont en effet été frappés par la composition surprenante de la faune malgache.

Cuénot, en 1921, donne forme à ces interrogations en écrivant : « Le peuplement de Madagascar et des îles voisines est la plus difficile énigme de la géographie zoologique ». Il annonçait, ainsi, en somme, les deux colloques de notre Société.

Pour Cuénot, l'énigme tenait à ce que, malgré sa position à proximité immédiate de la côte orientale de l'Afrique méridionale, Madagascar manquait de la plupart des éléments les plus caractéristiques de la faune de Vertébrés africains, mais, par contre, présentait un certain nombre de formes à affinités orientales nettes. Les dissemblances entre les faunes des Mascareignes et celle de Madagascar compliquaient encore plus les choses.

Naissait alors l'idée d'une Lémurie, vaste continent occupant l'Océan Indien actuel, disparu en ne laissant subsister que Madagascar comme ultime vestige.

Avec les progrès plus récents de notre connaissance des Invertébrés malgaches, le tableau s'est compliqué encore.

La percée des idées mobilistes de Wegener, leur exploitation par des entomologistes comme Jeannel ou Vandel, alors que les bases géophysiques en étaient encore incertaines, permit de construire un premier système explicatif. Mais sa cohérence tenait à ce que la datation des fractures de la masse gondwanienne était établie en fonction des données biogéographiques en l'absence de données géophysiques, encore inexistantes ou presque. La méthode était tout à fait critiquable.

De fait, ses conclusions furent vivement critiquées par J. Millot, qui voyait dans les données environnementales récentes ou actuelles les facteurs essentiels du peuplement animal. Le transport accidentel, par le vent et les courants marins serait, selon lui, la cause principale de la répartition des espèces animales. Il appuyait en outre sa thèse sur des observations directes et invoquait le principe d'économie.

D'autres auteurs, se fondant sur les découvertes les plus récentes, ont essayé, par la suite, de concilier ces deux théories extrêmes.

Mais ce travail fut longtemps rendu difficile par l'absence de données précises et généralement acceptées sur les dates de fracture de la Gondwanie.

Depuis quelques décennies ce dernier obstacle semble levé. Un consensus se fait jour, tout au moins sur l'ordre dans lequel les divers constituants de la Gondwanie initiale se sont séparés les uns des autres. Cette séquence, même si les dates absolues des diverses phases de la fracture sont âprement discutées, paraît très généralement acceptée. Basée sur des données géophysiques, entre autres sur le paléomagnétisme, elle est totalement indépendante des données biogéographiques. Elle propose l'ordre suivant :

- séparation de l'Afrique et du bloc austro-oriental ;

- le bloc Seychelles, Madagascar et Inde se sépare du bloc formé par l'Antarctique et l'Australie ;

- l'Inde et les Seychelles se séparent de Madagascar.

L'application de ce schéma, dans la mesure où nous admettrions que l'essentiel du peuplement malgache est de caractère ancien et est lié aux contacts établis entre les diverses plaques, voudrait que la faune malgache soit à dominante orientale, avec une proportion relativement importante d'éléments australiens et une faible part d'éléments éthiopiens.

Et c'est là que les difficultés commencent :

Certes, des éléments orientaux existent bien dans la faune malgache, et, au cours des dernières décennies, leur nombre s'est appréciablement accru. Ces éléments restent cependant nettement minoritaires. De même, des éléments australiens existent, mais sont très peu nombreux. L'essentiel de la faune montre d'indiscutables affinités éthiopiennes, même si l'absence de bien des groupes caractéristiques de l'Afrique inter-tropicale est solidement confirmée.

Dans ce domaine, les positions ont évolué au fil des recherches. Cuénot insistait sur le poids, qu'il jugeait paradoxalement élevé, des éléments orientaux de la faune malgache.

Trente ans plus tard, Millot et les chercheurs de l'IRSM soulignaient au contraire le caractère très largement dominant des éléments éthiopiens.

Au cours des dernières décennies, la découverte de nouveaux éléments orientaux est venue remettre en question cette opinion (ainsi parmi les Mélolonthides ou les Lépidoptères).

Il apparaît alors que pour parvenir à une connaissance satisfaisante des particularités de la faune malgache, la recherche biogéographique doit s'orienter selon deux directions complémentaires : d'une part, l'analyse, la plus précise possible, des données faunistiques. Pour ce faire, il faut reprendre l'étude de ceux des groupes zoologiques qui sont relativement bien connus et essayer de reconstruire objectivement, sans référence aux données de la géophysique, leur histoire biologique.

Il faut aussi poursuivre, avant qu'il ne soit trop tard, la prospection faunistique à travers l'île.

Compte tenu de l'urgence et de l'ampleur de la tâche comme des actions dispersées en cours, il serait indispensable, par souci d'efficacité, de bâtir un programme de plusieurs années, très largement international, organisant :

- la prospection faunistique, et en particulier celle des régions les plus mal connues (on pense ici à certains secteurs du Sud et du Sud-Ouest, mais il en est bien d'autres). Cette prospection s'étendant aux groupes jusqu'ici négligés et relevant de techniques de recherche particulières.

- la préparation et la publication des révisions de tous les groupes dont l'étude sur le terrain peut sembler suffisamment avancée.

Les efforts actuels, nombreux mais désordonnés et s'ignorant trop souvent les uns les autres, gagneraient grandement en efficacité s'ils étaient connus et coordonnés par une agence centrale qui pourrait s'appuyer sur l'Académie malgache.

L'approche proposée ici est en quelque sorte statique, tout à fait classique. Nous allons essayer de montrer, par quelques exemples, le profit que la biogéographie pourrait en tirer.

Mais on ne saurait limiter cette recherche à un simple inventaire faunistique, même assorti d'une analyse biogéographique statique. L'originalité de la faune malgache et son histoire particulière confèrent une importance exceptionnelle à l'analyse biodynamique de ses écosystèmes. Il est urgent d'en établir l'inventaire et d'en connaître les équilibres originaux, fragiles, certes, mais bien réels néanmoins, et de démontrer les mécanismes qui les commandent.

Au delà de son intérêt scientifique théorique cette seconde approche est seule à pouvoir nous permettre de proposer des mesures efficaces de Conservation ou de Protection de la Nature malgache. Elle ne devra jamais perdre de vue qu'elle n'a de portée réelle que dans la mesure où elle se fonde sur des entités spécifiques définies et non sur des entités abstraites conventionnelles. Une telle étude dynamique s'impose d'autant plus que la faune malgache, profondément dysharmonique, est aussi remarquable par ses lacunes que par ses richesses. Elle atteint donc à l'équilibre par des combinaisons différentes de celles qui jouent, en Afrique ou en Asie continentales dans la zone tropicale, et que des études comme celles de Lamotte et de son école commencent à débrouiller. C'est un champ pratiquement vierge.

Il paraît utile, maintenant, en restant dans le domaine de la zoogéographie descriptive, de reprendre, un instant, l'examen de quelques cas d'affinités orientales de la faune malgache afin de mettre clairement en évidence leur diversité et l'éclairage qu'elles peuvent apporter à l'histoire du peuplement malgache.

Nous analyserons quatre exemples différents empruntés aux révisions les plus récentes.

L'un des groupes malgaches présentant des affinités orientales évidentes est la famille des Coléoptères Aulonocnémides (révision CAMBEFORT, 1987) (on retrouverait des faits comparables chez les Caméléons). Les Aulonocnémides sont de petits Coléoptères vivant sous les écorces ou dans la litière et les couches supérieures du sol forestier ; ce sont typiquement des saproxylophages ; ils ont donc conservé -ou retrouvé- le régime alimentaire primitif de l'Ordre. La famille compte cinquante deux espèces réparties en quatre genres. Ces genres se distribuent comme suit :

d'une part, *Palnia* avec deux espèces de l'Inde méridionale, *Ankaratrotrox*, avec cinq espèces malgaches et une espèce des Seychelles ; *Manjarivolo* avec trois espèces malgaches.

Ces trois genres sont proches les uns des autres et les deux premiers plus particulièrement apparentés.

d'autre part, *Aulonocnemis* qui compte quarante deux espèces, à savoir : trente neuf espèces malgaches (dont une est représentée par une sous-espèce distincte aux Comores et une seconde représentée aussi par des sous-espèces distinctes aux Comores, à Aldabra et en Afrique inter-tropicale, de la Tanzanie au Cameroun) ; deux espèces endémiques des Comores ; une espèce endémique au Zimbabwe et au Natal.

Il semble bien que l'on soit ici en présence d'un groupe ancien, localisé à l'aire indo-malgache de la Gondwanie orientale, qui a secondairement peuplé les Comores et a pénétré en Afrique à une période récente ; rappelons que les Comores ont tout au plus quelques millions d'années d'âge.

Les Diptères Culicidés nous offrent un second exemple de distribution qui peut, au premier abord, paraître assez comparable en apparence, mais qui relève d'une toute autre interprétation.

Ainsi les *Ficalbiini* (révision GRJEBINE, 1986) sont connus à Madagascar par deux genres : *Ficalbia*, le genre répandu en Asie et en Afrique compte deux espèces afro-malgaches et *Mimomyia*, dont trois sous-genres se retrouvent à Madagascar : *Mimomyia s.str.* avec quatre espèces afro-malgaches ; *Etorleptomyia* avec une espèce afro-malgache ; *Ingramia* avec seize espèces endémiques malgaches et trois espèces de la région indomalaise. Ce sous-genre n'est pas, semble-t-il représenté aux Mascareignes.

L'existence de nombreuses espèces afro-malgaches semble indiquer que l'extension du genre est de caractère récent ; Madagascar aurait fourni une plate-forme favorable à la spéciation de souches venant d'Asie, sans doute bien après la rupture de la Gondwanie orientale.

Ce type de répartition nous amène tout naturellement à une troisième catégorie dont un bon exemple nous est donné par les Chiroptères (révision PETERSON, 1995).

Parmi ceux-ci le genre *Pteropus* couvre l'Asie méridionale, l'Indonésie, la Papouasie et s'étend jusqu'aux Samoa dans le Pacifique ; il est représenté à Madagascar par une unique espèce ; il a peuplé, par des espèces plus ou moins distinctes, et encore imparfaitement définies, les Mascareignes, les Comores et a atteint deux îles proches de la côte africaine : Pemba et Mafia, sans s'établir, toutefois, en Afrique Continentale. Sur le continent africain, les Roussettes sont représentées par le genre *Eidolon* dont une unique espèce vit à Madagascar.

De même, le genre *Emballonura*, oriental, présente une unique espèce malgache et n'atteint pas l'Afrique. L'espèce malgache est considérée comme la plus primitive du genre. Dans la même famille, le genre *Taphozous* afro-indien est représenté à Madagascar par une espèce afro-malgache. Le genre *Mormopterus*, avec une espèce endémique de Madagascar et une autre des Mascareignes, est connu par cinq espèces d'Indonésie et de Mélanésie et trois espèces de la région néotropicale.

Ces répartitions, plutôt que de répondre à une distribution gondwanienne orientale primitive, paraissent traduire simplement l'extension active, vers l'Ouest, de formes orientales qui ont colonisé, de façon aléatoire, telles ou telles îles - dont les îles volcaniques récentes - rencontrées sur leur passage, en donnant naissance à des formes endémiques. Elles ont pu prendre pied jusque près des côtes africaines mais, peut-être du fait d'une concurrence vitale excessive, ne sont pas parvenues à s'établir sur le continent africain lui-même. Le caractère primitif de l'espèce malgache d'*Emballonura* peut être considéré comme un fait de survivance, dans un habitat isolé, soumis à une faible pression de sélection.

Oserons nous faire remarquer que le type de peuplement offert par les Chiroptères est étonnamment semblable au peuplement humain de la même région ! Mais ce dernier ne remonte qu'à l'époque historique.

Les mouvements de peuplement qui semblent avoir affecté les Chiroptères paraissent ainsi avoir été plus faciles d'Est en Ouest qu'en sens inverse. Les Chauve-Souris africaines qui ont pris pied à Madagascar ne semblent pas avoir pu pousser leur migration plus avant vers l'Est. Il y a là un problème intéressant, dont la solution éclairerait le peuplement de Madagascar par les formes orientales.

Les Coléoptères Ptinides (révision BELLES, 1993), notre quatrième et dernier exemple, nous présentent un cas plus embarrassant : la famille compte, à ce jour, seize espèces malgaches (ce qui est un chiffre faible pour la famille). De ces espèces trois sont cosmopolites ; deux sont endémiques mais relèvent d'un genre cosmopolite ; cinq se répartissent entre deux genres connus aussi des Seychelles et des Mascareignes ; six, enfin, appartiennent à un genre endémique. Ces trois derniers genres sont nettement apparentés au genre oriental *Maheoptinus* et sont très proches de deux autres genres endémiques, eux, des Mascareignes.

La faune des Ptinides des Mascareignes est relativement très riche : Ile Maurice, vingt-deux espèces, dont certaines avec des vicariants subsécifiques à La Réunion. Ile de La Réunion, douze espèces, dont certaines ne sont que des sous-espèces de formes mauritienne. Ile Rodrigue, deux espèces.

La famille n'a pas encore été signalée de l'archipel des Comores.

Bellès interprète cette distribution comme celle d'un élément indo-malgache, qui se serait répandu aux Mascareignes, archipel géologiquement récent, à partir de Madagascar et plus tardivement.

Cette interprétation est possible, mais elle se heurte à l'opposition entre la grande pauvreté de la faune malgache : trois genres et (en excluant les espèces cosmopolites, sans intérêt ici) onze espèces, et la grande richesse de la faune des Mascareignes qui, sur un territoire beaucoup plus exigu et bien moins varié écologiquement, abrite quatre genres et trente-sept espèces !

On peut, évidemment imaginer que les Ptinides, venus s'établir aux Mascareignes, à partir de Madagascar, y ont connu une de ces spéciations explosives qui marquent parfois certains éléments peuplant les îles océaniques hautes récentes. Les îles Polynésiennes, comme les Hawaii ou Tahiti, nous en donnent de bons exemples avec des genres tels que *Mecyclothorax*, *Rhyncogonus*, *Miocalles*, *Lallemandia* ou *Simulium* dans d'autres familles d'Insectes. Aucune particularité écologique ne vient cependant soutenir cette hypothèse et il semble plus simple de penser que les Ptinides malgaches à affinités orientales ne sont parvenus que relativement tardivement à Madagascar, ce qui expliquerait leur faible diversification. Le peuplement se serait fait alors des Mascareignes, peuplées les premières, vers Madagascar. On est tenté d'invoquer un processus semblable pour expliquer la distribution des Curculionides du genre *Cratopus*.

Mais notre connaissance des Ptinides malgaches est sans doute encore bien imparfaite et il serait dangereux de vouloir en tirer argument.

Les exemples que nous venons de passer en revue nous montrent que, dans deux cas sur quatre au moins, les affinités orientales de la faune malgache tiennent à des introductions postérieures à la séparation des plaques indienne et malgache et n'expriment donc pas une origine gondwanienne orientale des formes en cause. Un seul exemple se rattache clairement à cette origine.

Bien entendu il faut laisser de côté ici de nombreuses formes malgaches à affinités orientales dont il est évident qu'elles sont des arrivantes tardives dans l'île, ayant souvent suivi la navigation humaine et le transport de plantes vivantes. Il nous faut aussi écarter de cette analyse les formes dont l'apparition se situe après les dates possibles de séparation des plaques indienne et malgache.

Cette constatation nous confronte à un paradoxe.

Pourquoi, alors que la liaison continentale entre Madagascar et l'Inde, est de toutes les liaisons intragondwaniennes celle qui s'est maintenue le plus longtemps, connaissons-nous, apparemment du moins, relativement plus d'éléments faunistiques malgaches, à affinités sub-africaines, ou australiennes, voire même sud-américaines, ou à affinités à la fois sud-africaines et australiennes, que de formes à affinités indiennes.

Sans chercher à établir un catalogue exhaustif de telles formes, il suffit de citer ici parmi les éléments malgaches à affinités sud-africaines et australiennes (absents de l'Inde): les Arachnides du genre *Archaea*; les Plécoptères de la sous-famille des *Protonemourinae* ; les Coléoptères *Hexodontinae* et *Menthophilini* ; parmi les formes malgaches à affinités sud-américaines et australiennes (même remarque) : les Crustacés *Parastacidae*, les Diptères Blépharocérides *Edwardsininae* et certains *Acroceridae*; parmi les formes malgaches à affinités australiennes ou néo-zélandaises : les Opilions de la sous-famille des *Triaeanobuninae* ; les Thysanoures du genre *Campodella* ; le genre *Paulianiana* des Homoptères Jassides ; les Coléoptères *Chaetosomatidae*.

Quelques formes malgaches ont des affinités sud-américaines, sud-africaines et australiennes, et non indiennes. Ainsi : le genre *Paramylactes* des Myriapodes ; le genre *Systelloderes* des Hémiptères Réduvidés ; les Orthoptères *Henicinae*.

Quelques autres, des affinités sud-américaines et sud-africaines : les Coléoptères Hydraenides du genre *Silicicula* ; le genre *Incoltorrida* de la famille de Coléoptères *Torridincolidae*.

Certaines, enfin, ont des affinités sud-américaines : les Coléoptères Curculionides des genres *Anaballus* et *Piazocaulus*.

Tous ces éléments ont nettement le caractère de formes archaïques.

Pour spectaculaires qu'ils soient, ces exemples, il faut d'abord le souligner, ne représentent encore qu'une infime partie de la faune malgache.

Celle-ci nous paraît formée, pour l'essentiel, d'éléments à affinités éthiopiennes, et pour une bien plus faible part, d'éléments à affinités orientales. Leur mise en place, échelonnée au long des temps géologiques, mais surtout après l'isolement définitif de la plaque malgache, et pour l'essentiel, sans doute, au Miocène et à des périodes plus récentes, a été suivie d'une spéciation extraordinairement active. Celle-ci a sans doute bénéficié à la fois de la très grande diversité des climats et des biotopes qu'offrait une île longue de plus de 1500 km, orientée Nord-Sud et parcourue par une chaîne de montagnes également orientée Nord-Sud, opposant ainsi, en les juxtaposant, des domaines au Vent (humides) et Sous le Vent (beaucoup moins favorisés par les pluies). Elle a bénéficié aussi de l'effet des multiples variations climatiques qui, au cours des temps, et en particulier au Quaternaire, ont affecté le pays. Elle a, enfin, bénéficié du profond déséquilibre originel de ces biotopes, offrant aux immigrants des places vides inhabituelles (on peut penser ici, entre autres, aux phytothelmes ou aux manchons d'épiphytes de la forêt de montagne) et leur permettant, ensuite d'évoluer dans un isolement profond et prolongé.

Reste alors, et nous en revenons à notre point de départ, l'énigme biogéographique malgache d'aujourd'hui, qui devient l'expression inversée du problème posé en son temps par Cuénot : pourquoi, au delà des lacunes évidentes de nos connaissances -alibi commode, mais d'un poids très réel- même si nous constatons que le fonds gondwanien malgache est relativement moins important qu'on ne l'a longtemps cru, ce fonds ancien,

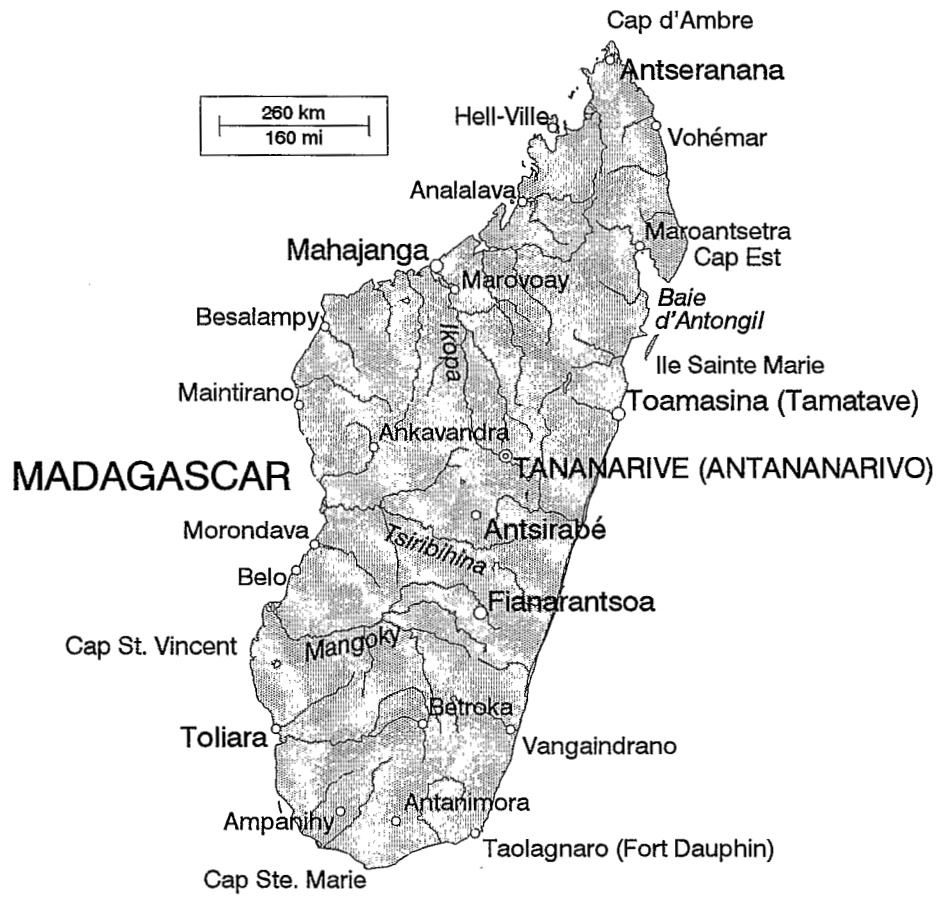
qui devrait être essentiellement de type oriental, se rattache-t'il beaucoup plus à l'Afrique du Sud ou à l'Australie qu'à l'Inde ?

Se profile l'idée que, peut-être, au cours de sa migration vers le Nord jusqu'au contact de l'Eurasie, les variations de climat subies par la plaque indienne, ont entraîné une destruction importante de sa faune primitive. La faune indienne actuelle devrait alors beaucoup plus à des migrations ultérieures de la faune orientale, qu'à des composantes anciennes.

La réponse appartient aux paléontologistes d'une part, aux faunisticiens ensuite, aux écologistes étudiant de façon comparative les écosystèmes régionaux, enfin. C'est de leurs travaux que dépendra la solution finale de cette énigme.

### REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BELLES, X., 1993. Faune de Madagascar. 77. Insectes Coléoptères Ptinides, 122p.
- CAMBEFORT, Y., 1987. Faune de Madagascar. 69. Insectes Coléoptères Aulonocnemidae, 87p.
- GRJEBINE, A., 1986. Faune de Madagascar. 68. Insectes Diptères Culicidae, Culicinae, Ficalbiini, 441p.
- PAULIAN, R., 1961. La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. Faune de Madagascar, XIII: 485p.
- PETERSON, R.E., J.L. EGER & L. MITCHELL, 1995. Faune de Madagascar. 84. Mammifères Chiropères, 204p.
- VACHON, M., 1953. (Editeur). Contribution à l'étude du peuplement de Madagascar. Mém. Soc. Biogéogr., n. sér., I: 1-358.



Carte politique de Madagascar