

## ORIGINE, DIFFERENCIATION LOCALE ET ENDEMISME DE QUELQUES GROUPES DE MICROARTHROPODES DU SOL ET DE LA LITIÈRE A MADAGASCAR

Jean-Marie BETSCH<sup>1</sup>, & P. CASSAGNAU<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Muséum national d'Histoire naturelle, Ecologie générale, 91800 Brunoy, FRANCE et Centre ORSTOM Tananarive

<sup>2</sup> Université P. Sabatier, Zoologie, Ecologie des Invertébrés terrestres, 31062 Toulouse, FRANCE

**ABSTRACT.**- Some groups of soil and litter microarthropods in Madagascar have been the subject of fairly detailed systematic analysis. Collembola Symphypleona and Poduromorpha Neanurinae provide the principal elements for the present biogeographic analysis, with some more limited data on Protura and Diplura, Pauropoda as well as strictly terrestrial Ostracoda. Among Collembola Neanurinae, only *Paleonurini* are present in Madagascar and indeed in Africa, South of Sahara, as the Asian *Lobellini* and *Paranurini* do not extend west of the Seychelles. The community in Madagascar is similar to that in mountainous countries previously studied (Indochina peninsula, the Himalayas, South India, East Africa) and may be characterized by: (i) a core of endemic species in genera that are widely distributed in paleotropical areas : *Paleonura* (3 sp.), *Pronura* (11 sp.) and *Afrobella* (2 sp.). These species are very close to the related African or Asian forms, (ii) a group of four genera, three of which are endemic, which include 9 species that are much more specialized than in the preceding group, and which also have African affinities. These genera seem to be rooted either directly in *Paleonura*, or in the *Pronurian lineage* characterized by centrifugal coalescence of abdominal setae groups. Among Collembola Symphypleona, the non-endemic members are represented by a majority of pantropical genera, and also by genera present in East Africa and tropical Asia one of which (*Papirinus*) occurs only in montane forest above 2000 m, by an austral genus and last, by some cosmopolitan genera. Nine endemic genera represent a third of the genera recorded in Madagascar from this suborder. The distribution of endemic Symphypleonan genera according to bioclimatic area shows that the members in Madagascar probably originated from tropical rain forest areas, principally in East and Central Africa and in the tropical Austral region. From this stock, the diversification of endemic genera took place along two gradients : one of increasing dryness towards dry West (1 genus, *Massoudia*), the subarid West (2 genera, *Richardsitas* and *Paulianitas*) and the subarid South (2 genera, *Richardsitas* and *Parabourletiella*), with one genus common to the subarid area (West and South) ; and a second gradient of lower temperature from middle altitude to montane forest (1 genus, *Bourletiellitas* and locally *Zebulonia*) and to high mountain thickets and rocky area (3 genera, *Anjavidiella*, *Vatomadiella* and *Madecassiella*). Speciation in polyspecific genera as *Temeritas*, took place in two different ways depending on the bioclimates : in the humid East, it followed vegetation stages (climax, subclimax, various degraded stages) within each of three altitudinal ranges; in the dry West, speciation followed a gradient of increasing dryness within an area separated by rivers. On the other hand, for a genus restricted to an Ericaceae (*Anjavidiella*), occurring in thickets or to rocks in the mountain meadows (*Vatomadiella*), the clades represent the allopatric speciation forming numerous species that are often geographically separated. Among the other microarthropod groups, the affinities are : (i) mainly Indo-australian and secondarily African in Protura, (ii) Indo-malaysian and then pantropical in Diplura Campodeidae, (iii) particularly strong with Australia, New Zealand and Indonesia in Pauropoda, (iv) essentially with East- and South-Africa in the strictly terrestrial Ostracoda. Some lineages probably diverge for both their biogeographical affinities

and their endemic rates. This is in association to the different ages of the groups and to their different adaptation to biotopes, *i.e.*, soil, litter, inside forest, or thickets and rocks outside forest.

**KEY-WORDS.**- Madagascar, Microarthropods, edaphic/atmophile, affinities - endemism

**RESUME.**- Plusieurs groupes de microarthropodes du sol et de la litière, dont des Insectes Aptérygotes (Collemboles Neanurinae et Symphyléones, Protoures et Diploures), des Myriapodes (Pauropodes) et des Crustacés (Ostracodes), font l'objet d'une analyse des origines des différentes lignées, de leur différenciation sur place et de leur répartition spatiale et écologique à Madagascar. Les origines biogéographiques et les types de différenciation locale sont largement fonction du niveau qu'occupent ces organismes dans le profil sol-litière, au sein des forêts, et éventuellement dans l'atmosphère libre, en dehors de la forêt ; ils sont donc liés aux contraintes écologiques qu'imposent les microhabitats qui abritent majoritairement chacun de ces groupes de la mésofaune édaphique.

**MOTS-CLES.**- Madagascar, microarthropodes, édaphique/atmophile, affinités - endémisme

## INTRODUCTION

La zoogéographie de Madagascar doit l'essentiel de son cadre de réflexion à l'oeuvre majeure de PAULIAN (1961), prolongée par un article (PAULIAN, 1975) reliant le peuplement animal de l'île au problème des translations continentales. L'auteur y définit la riche et originale faune malgache comme « archaïque, conservatrice, mais atteinte de façon très inégale d'une intense spéciation ».

La question de l'origine des faunes de Madagascar a reçu, pour chaque groupe zoologique et souvent pour un même genre, une réponse particulière. L'âge du phylum, les contraintes écologiques s'exerçant sur la majorité de ses représentants, ses capacités de déplacement sont des éléments qui pèsent d'un grand poids dans la répartition de chaque groupe.

Tenter de mettre en parallèle des groupes de microarthropodes aussi éloignés que des Insectes Aptérygotes, des Myriapodes Pauropodes et des Crustacés Ostracodes pour répondre à cette question peut sembler peu pertinent. Il faut tout d'abord prendre en compte la grande ancienneté de ces groupes d'Arthropodes : quelques Collemboles (dont *Rhyniella precursor* Hirst et Maulik, 1926) ont été trouvés dans les vieux grès rouges terrestres, datant du Dévonien inférieur, de Rhynie Chert en Ecosse, que DELAMARE et MASSOUD (1967) attribuent à une famille encore actuelle, déjà très évoluée ; l'origine des Collemboles remonterait donc beaucoup plus loin dans le temps.

De plus, ces groupes sont tous liés au sol, milieu poreux et à régime hydrique très particulier puisqu'il renferme un fort pourcentage de l'eau douce de la biosphère allié à une hygrométrie très élevée dans la majorité des situations. Le sol doit donc être considéré comme un passage de la vie aquatique à la vie aérienne, au travers d'un biotope comportant au moins de l'eau pelliculaire et une atmosphère à saturation et à pression partielle de gaz carbonique importante, mais à faible pression partielle d'oxygène : c'est dire si le sol est un relais important dans la conquête du milieu aérien libre et un biotope conservateur de conditions passées (en particulier, le taux d'oxygène sur terre au milieu de l'ère primaire était très inférieur au taux actuel). On comprendra aisément que l'inféodation stricte d'un groupe de microarthropodes au sol ou la conquête par un

second groupe, affine du premier, de l'atmosphère épigée tamponnée au sein d'un forêt ou même de l'atmosphère libre en milieu découvert est capitale en terme de biogéographie : des dizaines de millions d'années peuvent séparer la différenciation de ces deux groupes, mais également les capacités de migration ou d'inféodation à de nouveaux biotopes ont pu leur faire prendre des trajectoires totalement différentes.

Les groupes envisagés ici ont fait l'objet d'analyses phylogénétiques récentes pour les Protozoaires (NOSEK, 1978), les Collembolés Symphypléones (BETSCH, 1974, 1975, 1977, 1980 ; BETSCH & WALLER, 1996) et Poduromorphes Neanurinae (CASSAGNAU, 1996; en préparation), les Ostracodes (DANIELOPOL & BETSCH, 1980), sur un matériel récolté de manière assez exhaustive (BETSCH, *cf.* méthodologie). Pour les Diploures et les Pauropodes, les prélèvements à vue ont été effectués par REMY et l'analyse systématique est un peu plus ancienne (CONDE, 1953 pour les Diploures, REMY, 1956, 1960 pour les Pauropodes).

## POINTS METHODOLOGIQUES

### A. METHODES D'ECHANTILLONNAGE

Chaque groupe zoologique nécessite un ensemble propre de méthodes de récolte pour que sa représentation soit appréhendée de la manière la plus totale possible; en particulier, il est capital que des lacunes dans le peuplement ne soient pas le résultat d'un biais dans l'échantillonnage.

Les microarthropodes de la litière et d'autres annexes du sol, comme les mousses au sol ou sur les troncs et la strate herbacée ... , peuvent être obtenus par des méthodes de récolte sélectives comme la chasse à vue sous les bois morts (qui agissent comme des pièges) pour les plus gros individus (> 1 mm) et les plus visibles, le fauchage de la strate herbacée, le battage d'arbustes ... Mais seules des méthodes d'extraction de la faune de son milieu permettent d'atteindre les individus de petite taille et le fond de faune du sol, de la litière et des mousses. Toutes les méthodes ne fournissent pas le même spectre systématique.

Pour les Protozoaires, les Collembolés et les Ostracodes terrestres, c'est l'extraction à sec (méthode Berlese-Tullgren) qui a fourni l'essentiel des données, complété par des prises sélectives pour les Collembolés (BETSCH, de 1965 à 1973, en affectation au centre ORSTOM de Tananarive et en missions CNRS/RCP. 225). Quelques récoltes par tamisage ou lavage de terre ont été fournies par des spécialistes (essentiellement PAULIAN et PEYRIERAS) de macroarthropodes, en particulier Coléoptères.

## B. METHODES DE REPRESENTATION DES REPARTITIONS GEOGRAPHIQUES

### I. Représentation spatiale à Madagascar

Il est apparu rapidement que la carte de répartition de la végétation de HUMBERT et COURS DARNE (1965) était le cadre le plus adapté pour rendre compte de la répartition de groupes d'animaux saprophages, liés donc au matériel végétal mort constitué par la litière *s. l.* (feuilles, bois, inflorescences, fruits). C'est pourquoi un tel fond de carte, légèrement simplifié, mais portant les limites des zones bioclimatiques définies par CORNET (1974), a été utilisé dans des publications sur les Protozoaires (NOSEK, 1978), les Symphypléones (BETSCH, 1980) et les Ostracodes (DANIELOPOL & BETSCH, 1980). Cette carte de répartition ne sera reproduite ici que pour les Collemboles Neanurinae.

### II. Représentation écologique

Pour des microarthropodes présentant des liaisons plus ou moins distendues avec le sol, une représentation écologique, essentiellement bioclimatique, est d'un grand intérêt, montrant le climat stationnel et sur laquelle on pourra déceler l'importance éventuelle du pouvoir tampon du sol. Une représentation de ce type a été publiée par MORAT (1969) et il nous a semblé que son exploitation pouvait très utilement être généralisée pour de nombreux groupes de la faune.

#### \* Climagramme dérivé du quotient pluviothermique d'Emberger

MORAT a adapté à Madagascar le climagramme mis au point par EMBERGER (1930 modifié 1955) comportant :

- en ordonnées, le quotient pluviothermique d'Emberger corrigé pour Madagascar par  $N/365$  pour tenir compte globalement de la répartition des pluies dans l'année, selon la formule

$$Q_T = 100 P (N/365) : (M^2 - m^2)$$

où  $P$  est le montant annuel des précipitations en mm,  $N$  le nombre de jours de pluie dans l'année,  $M$  la moyenne des maxima du mois le plus chaud,  $m$  la moyenne des minima du mois le plus froid en °C ;  $M^2 - m^2$  représente le produit de la moyenne annuelle des températures  $(M + m)$  par l'écart thermique maximal annuel  $(M - m)$ . Cette formule est évidemment pragmatique et il ne faut donc pas y rechercher une homogénéité sur le plan physique ;

- en abscisses, la moyenne des minima du mois le plus froid, qu'EMBERGER considérait comme un facteur biologique fondamental, hautement contraignant.

Le fond de climagramme de MORAT a été simplifié ici (il ne porte plus que les stations météorologiques essentielles), mais quelques massifs montagneux ou forestiers ont été représentés après calcul de leur position réelle lorsque des données

météorologiques provenant des Eaux et Forêts de Madagascar existaient (pour Anjavidilava et l'Ankaratra ; cf. PAULIAN *et al.*, 1971, pour le massif de l'Andringitra) ou par extrapolation donnant alors une position approximative (Itremo, Tampoketsa d'Ankazobe, Bongolava, Marojezy).

Plusieurs exemples de distribution (climax d'espèces) ont été présentés par MORAT, dont les plus courants sont :

- des répartitions gouvernées essentiellement par une tolérance thermique limitée, dont la représentation graphique a son grand axe parallèle à l'axe des ordonnées (*Raphia ruffa*, *Cycas thouarsii*, *Uapaca bojeri*) ;

- des répartitions essentiellement dépendantes du déficit hydrique, le grand axe de la représentation graphique étant alors parallèle à l'axe des abscisses (*Didiéracées*, *Terminalia seyrigii*) ;

- un exemple (*Terminalia Mantaly*) de répartition différentielle selon un axe semi aride frais à subhumide chaud.

#### ANALYSE DE QUELQUES GROUPES DE MICROARTHROPODES DU SOL ET DE SES ANNEXES

### A. Ordre de Collemboles (Insectes Aptérygotes)

#### I. Poduromorphes Neanurinae

Nous avons actuellement assez de données biogéographiques pour penser que le peuplement des Neanurinae d'Asie et d'Afrique s'est fait d'Est en Ouest à partir d'un centre de différenciation amphibéringien dans lequel nous retrouvons encore aujourd'hui de nombreuses espèces primitives. Cette expansion vers le Sud et l'Ouest est à l'origine de la répartition actuelle des *Paramurini* asiatiques, des *Lobellini* asiatiques et australiens, des *Paleomurini*. Seuls ces derniers atteindront, vers l'Ouest, l'Afrique et la Méditerranée et déborderont, il est vrai en très petits contingents, vers l'Amérique centrale et l'Amérique de Sud. Les *Paramurini* ne dépasseront pas l'Inde de sud (CASSAGNAU, 1988), les *Lobellini* les Seychelles.

L'Afrique, au sud du Sahara, ne nous offre donc que des *Paleomurini*. Il en est de même à Madagascar où l'on peut répartir les 25 espèces récoltées (CASSAGNAU, 1996 et en préparation, d'où la désignation NG 1 à 3 pour trois genres nouveaux) en deux contingents :

- une « nappe primitive » largement pan-tropicale et faite de trois genres, *Paleonura*, *Promura*, *Afrobella* définis précédemment (CASSAGNAU, 1983). Ils regroupent des espèces endémiques mais très proches de celles actuellement étudiées en Afrique, et même de celles décrites d'Asie (CASSAGNAU, 1991, DEHARVENG & BEDOS, 1993). Peut-être doit on rapprocher la progression des *Paleomurini* primitifs vers l'ouest de la migration des lignées pontiennes envisagée par JEANNEL (1961) dans le peuplement de l'Afrique.

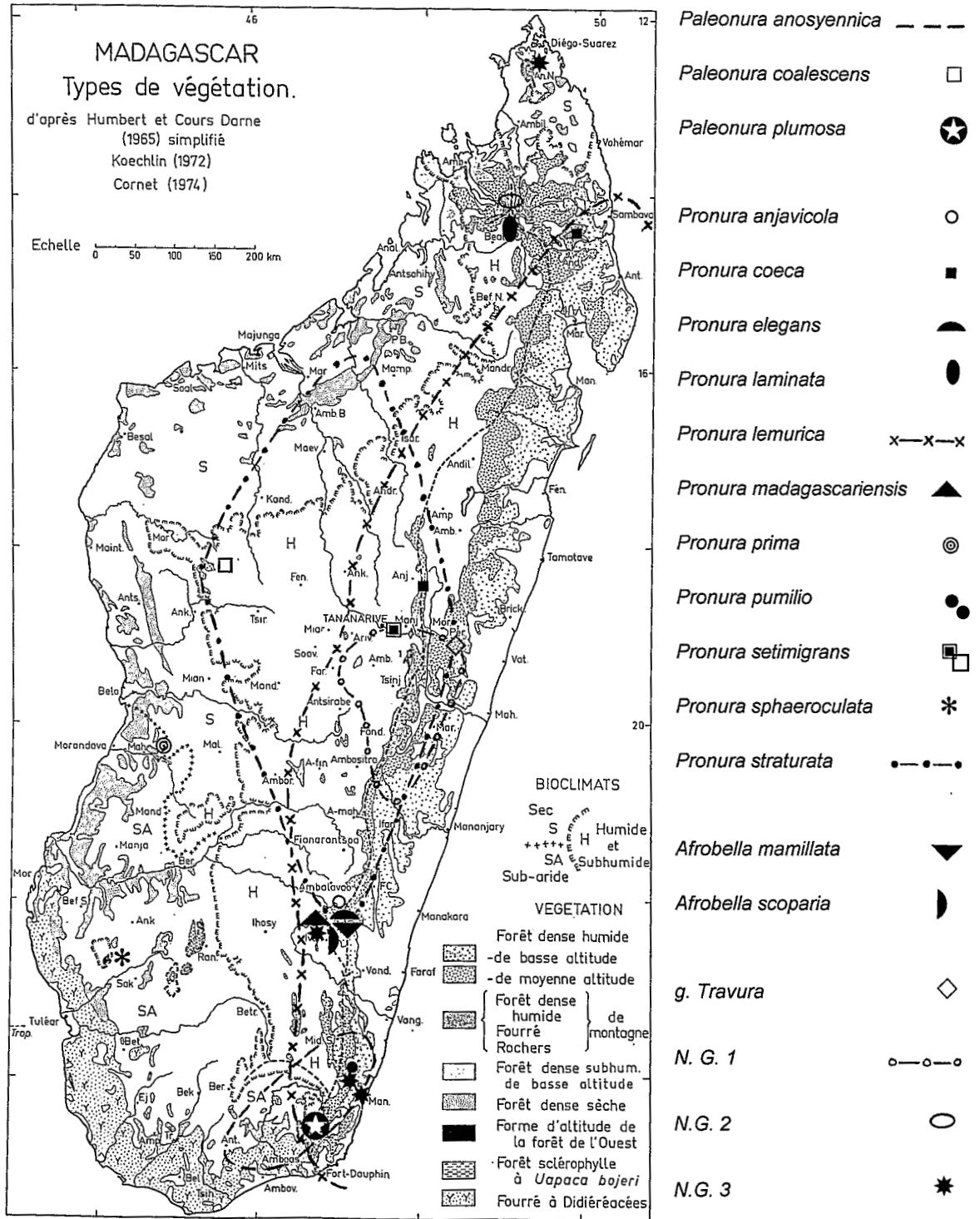


Fig. 1. Répartition des Neanurinae Paleomurini (Collemboles Poduromorphes) à Madagascar.

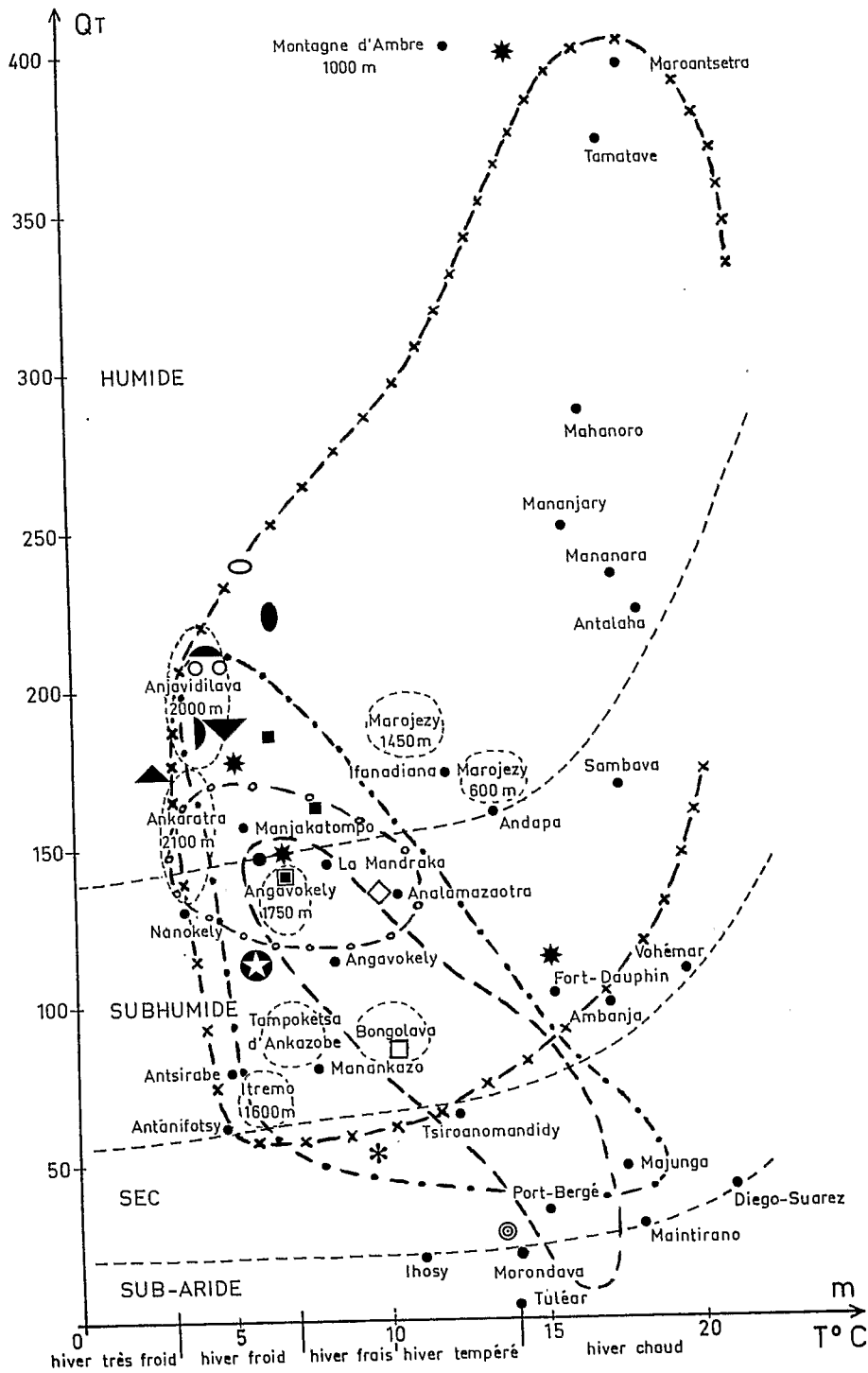


Fig. 2. Distribution des Neanurinae *Paleomurini* de Madagascar sur le climagramme pluviothermique (fond de climagramme de MORAT 1969, simplifié ; mêmes symboles que pour la figure 1).

- un pool de genres spécialisés, manifestement issus du contingent précédent, certains peut-être de type sudamadien au sens de JEANNEL (*Travura* et NG 3) ou purement endémiques de Madagascar (NG 1 et 2). L'intensité de cet endémisme n'est en rien comparable à la différenciation des Symphypléones envisagés plus loin.

Ces deux types de diversification des *Paleomurini* se retrouvent d'ailleurs dans tous les massifs montagneux d'Afrique ou d'Asie dont la faune néanurienne a été analysée : Ruwenzori, Kenya, Inde du Sud et Sri Lanka (CASSAGNAU, 1988), Himalaya (CASSAGNAU, 1991), Thaïlande (DEHARVENG & BEDOS, 1992 et 1993).

Au sein des 16 espèces de la première nappe, deux apparaissent comme expansives, *Promura lemurica* et *Promura straturata*. Leur expansion diffère géographiquement, puisque *P. lemurica* occupe l'ensemble du versant oriental de Madagascar depuis la forêt côtière jusqu'aux forêts et fourrés à 2000 m d'altitude d'Anjavidilava, de l'Ankaratra et du Marojezy, alors que *P. straturata* a réduit son domaine au Centre strict de l'île, sans atteindre ni l'étage forestier oriental de basse altitude, ni les massifs du nord ou du sud, mais englobant la forêt subhumide du Tampoketsa d'Ankazobe et du Bongolava et la forêt sèche de l'Ankarafantsika. *P. lemurica* est aussi plus expansive au sein d'une forêt, ayant colonisé, outre le sol et la litière, la strate arbustive et les sols et litière suspendus au sommet des palmiers et des *Pandanus*.

En outre, *Paleomura anosyennica*, tout en étant à répartition régionale limitée à l'extrême sud-est de Madagascar, a colonisé des milieux aussi différents que la forêt dense humide de moyenne altitude et de montagne et la forêt subaride à Euphorbes et Didiéréacées entre Ambovombe et Antanimora.

Mais la plupart des espèces sont étroitement limitées, cette ségrégation poussée étant vraisemblablement liée à la spécialisation des biotopes (*P. anjavicola* et *P. elegans* à Anjavidilava, *P. prima* dans la forêt occidentale) et à l'isolement géographique et écologique de certaines régions (*P. sphaeroculata* sur le massif de l'Analavelona, *Paleomura coalescens* dans la forêt du Bongolava ou les deux espèces d'*Afrobella* dans toutes les formations arborées humides et sclérophylles du seul massif de l'Andringitra).

Au sein du pool de genres spécialisés, la plupart des espèces ne sont connues que d'une seule station. Seuls NG 1 et NG 3 ont une répartition plus ou moins large : NG 1, avec trois espèces, occupe un domaine restreint à la forêt humide de moyenne altitude entre Périnet et Ranomafano et à la forêt de montagne à Angavokely et sur l'Ankaratra ; NG 3, avec quatre espèces, est réparti dans l'extrême nord humide (Joffreville), l'extrême sud-est humide de 50 et à 1900 m d'altitude et deux points de récolte intermédiaires dans une forêt de montagne et une pelouse altimontaine dans l'Andringitra méridional (Andrianony).

Sur le climagramme dérivé du quotient pluviothermique d'Emberger, on notera que le genre *Promura* a colonisé toutes les zones bioclimatiques de Madagascar à l'exception du domaine subaride que seul investit partiellement *Paleomura anosyennica* (mais peut-être, le bassin d'Ambovombe, avec environ 550 mm de précipitations et un déficit en eau relativement modéré, comporte t'il quelques sites, plus ou moins en continuité avec l'Andohahelo, où la survie de cette espèce est possible ?). On remarquera aussi la répartition assez peu courante, à l'orthogonale des limites de zones bioclimatiques, c'est-à-dire selon une diagonale allant du frais-froid humide au sec-subaride chaud pour *Paleomura anosyennica* et *Promura straturata*, répartition présentée également par le genre de Symphypléone *Rastriopes*.



Au total, les Collemboles Neanurinae, beaucoup plus inféodés aux strates édaphiques que les Symphypléones, plus atmophiles, montrent à Madagascar un type de peuplement assez peu différent de celui que nous analysons actuellement en Afrique : faible endémisme au niveau générique, généralisé par contre au niveau spécifique.

## II. Symphypléones

Ce sous-ordre a déjà été analysé sur le plan de la biogéographie et de l'écologie régionale de manière approfondie (BETSCH, 1980), mais quelques éléments nouveaux, soit sur le plan taxinomique, soit dans l'appréhension des facteurs du milieu, permettent de préciser certaines origines du peuplement et quelques voies de colonisation pour des lignées qui ont investi les milieux ouverts.

Les Symphypléones sont, parmi les Collemboles, les plus inféodés au milieu épigé. Par le développement d'un système trachéen fonctionnel, par des adaptations complémentaires anatomiques et comportementales à la sécheresse chez deux familles évoluées, la conquête du milieu aérien, d'abord tamponné, au sein de la forêt, puis libre, dans les milieux ouverts comme les fourrés à *Philippia*, les pelouses altimontaines, les rochers et la surface des sols squelettiques, a été rendue possible de manière assez généralisée dans ce groupe. Il n'est donc pas étonnant que les peuplements de Symphypléones soient très souvent liés de manière directe plus aux types de formations végétales qu'aux sols.

### 1. Origine de la faune des Symphypléones malgaches et spéciation

a) Les genres de Symphypléones non endémiques des différents milieux forestiers et ouverts de Madagascar peuvent être répartis en cinq contingents :

- une cohorte de genres pantropicaux, au nombre de 7, parmi lesquels relativement peu peuvent être considérés comme primitifs (*Collophora*, *Sphyrotheca*, *Pararrhopalites* et dans une certaine mesure *Temeritas*), tous caractéristiques de forêts climaciques, les autres, plus récents, étant plutôt représentés dans des milieux forestiers jeunes ou à sols peu profonds ou des forêts dégradés (*Calvatomina* : forêt côtière sur alluvions quaternaires, forêt subhumide sclérophylle du versant occidental à *Uapaca bojeri*, forêts dont le sous-bois a été coupé ou abîmé, reboisements) et des milieux ouverts jeunes où une arrivée récente peut être suspectée (pelouses sur alluvions quaternaires côtiers pour *Bovicornia*, ou sur latérite nue pour *Denisiella*).

- un ensemble réduit de genres cosmopolites qui constituent dans le monde entier le fond de faune de toute litière (*Sphaeridia*, *Sminthurinus*), de biotopes plus ou moins hydromorphes (*Sminthurides*), auxquels on ajoutera *Stenognathellus*, rare et dont la répartition ne prête pas facilement à généralisation.

- deux genres anciens, présents de manière plus ou moins complète en Afrique et en Asie tropicale, y compris l'arc indonésien, dont l'inféodation à un milieu est fort différente :

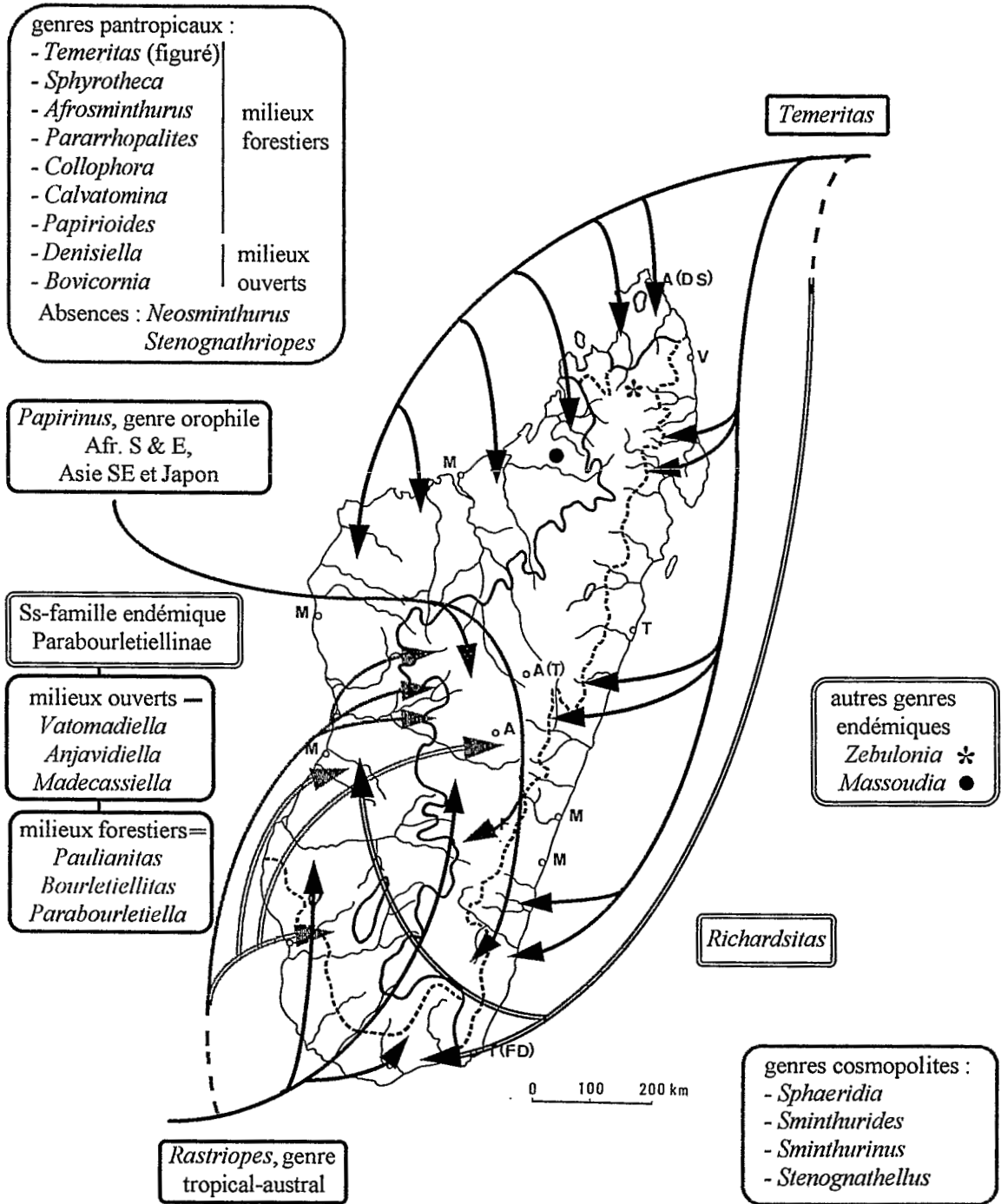


Fig. 3. Origine et différenciation des Collemboles Symphypléones de Madagascar.

\* *Papirinus*, considéré (BETSCH, 1980) comme étant pratiquement à la racine de tous les Sphyrothecinae et présent sur les sommets à plus de 2000 m de l'Afrique du Sud (Drackensberg) et de l'Est (Kivu), de l'Asie (Himalaya - YOSII, 1966 - et Doi Inthanon, au nord-ouest de la Thaïlande - BEDOS, 1994) et, plus bas en altitude, au Japon (YOSII, 1954) ; à Madagascar, ce genre caractérise la litière des forêts denses humides de montagne, à partir de 1600 m, à une exception près que nous détaillerons plus loin (BETSCH, 1974 et 1980). Il est difficile de dire si, comme pour les Neanurinae évoqués plus haut, il s'agit d'une expansion à partir de l'Asie extrême orientale, ou d'un élément de faune froide sud-gondwanien secondairement orophile ; il n'a jamais été observé ni en Amérique (du Sud ou du Nord), ni en Australie.

\* *Afrosmynthurus*, connu en altitude basse à moyenne de l'Angola, des Iles Salomon et de Madagascar, dans une station par pays, ce qui laisse penser que son absence ailleurs n'est peut-être que le résultat d'un échantillonnage insuffisant.

- un genre oriental, *Papirioides* (Japon, Corée, Indonésie, Inde, Madagascar - dans ce dernier cas seulement dans des forêts fortement secondarisées, ce qui ferait penser à une importation).

- un genre que l'on qualifiera de tropical austral (ce qui est très différent d'un élément périanarctique, dont on connaît chez les Collemboles des représentants uniquement en Araucanie, aux Kerguelen, en Tasmanie et en Nouvelle-Zélande), *Rastriopes*, qui a investi le fourré subaride à Euphorbes et Didiéracées, les dalles rocheuses recouvertes de sols squelettiques supportant quelques *Uapaca bojeri* et les pavages de quartzite en prairie altimontaine dans le massif de l'Itemo (sans que d'autres stations intermédiaires aient pu être mises en évidence).

b) Les lacunes, principalement par rapport au contingent pantropical, sont surtout représentées par le genre le plus affine de *Papirinus*, *Neosmynthurus*, qui n'est absent que de Madagascar, et par *Stenognathriopes*, genre très spécialisé, connu de l'Afrique, de l'Asie du sud-est et de la Guyane française (inédit) et qui est issu de la lignée des *Rastriopes*.

c) Les genres endémiques de Madagascar, au nombre de 9, ont trois origines :

- l'ancêtre du genre pantropical *Temeritas*, qui s'est divisé en un genre inféodé aux forêts des domaines humide, subhumide et sec (*Temeritas*) et un genre caractéristique des forêts et fourrés du domaine bioclimatique subaride dans le moyen Ouest et le Sud de l'île, *Richardsitas*, à spéciation réduite (BETSCH, 1975) ;

- la lignée tropicale australe des *Rastriopes*, dont l'évolution vers *Stenognathriopes* n'a pas atteint Madagascar, mais qui semble être la source la plus plausible phylétiquement de la sous-famille des Parabourletiellinae totalement endémique de l'île où elle a explosé en 6 genres (BETSCH, 1974a, 1975, 1977, 1980 ; BETSCH & WALLER, 1996) :

\* trois genres de milieux forestiers :

• *Bourletiellitas*, dans les litières des forêts humides et subhumides de l'étage de moyenne altitude et de montagne (cf. HUMBERT & COURS DARNE, 1965), à spéciation d'intensité moyenne ;

• *Paulianitas*, de la litière de la forêt dense sèche de l'ouest en zone bioclimatique subaride, monospécifique ;

- *Parabourletiella*, dans les fourrés à Euphorbes et Didiéracées du sud, monospécifique ;

\* trois genres de milieux ouverts :

- *Anjavidiella*, sur les *Philippia*, où une spéciation très intense résulte à la fois de l'isolement des massifs montagneux, des altitudes où s'observent les fourrés dans un même massif (l'Andringitra est particulièrement démonstratif à ce point de vue) et du port des *Philippia* (par exemple feuilles apprimées ou non), les espèces d'*Anjavidiella* s'excluant mutuellement ;

- *Vatomadiella*, sur les rochers de faible développement dans les prairies altimontaines (Ankaratra, Itremo, Ibity), à spéciation d'intensité moyenne ;

- *Madecassiella*, sur les pavages et les grains grossiers de quartzite formant le substrat de fourrés à *Philippia*, connu pour le moment par une espèce de l'Ibity.

Il est certain que les massifs montagneux explorés à la fin des 30 mois de séjour à Madagascar ont bénéficié de l'expérience accumulée et qu'une reprise de collecte s'avère indispensable dans les premières stations prospectées (le massif du Tsaratanana, en particulier).

- pour deux genres monospécifiques connus d'une seule localité :

- *Zebulonia*, genre très original connu uniquement en forêt entre 1600 et 2000 m sur le Tsaratanana, issu de la lignée cosmopolite des *Sminthurinus* (Katiannidae) (BETSCH, 1970) ;

- *Massoudia*, seul genre endémique trouvé à Madagascar dans un milieu prairial strict, issu d'un ancêtre parmi les Bourletiellidae pouvant être soit pantropical soit paléarctique (BETSCH, 1974b).

## 2. Conditions écologiques de la répartition actuelle des Symphypléones

Le climagramme développé par MORAT montre que la très grande majorité des genres de Collemboles Symphypléones de Madagascar ont une répartition liée à des étages de végétation tels que définis par HUMBERT et COURTS DARNE (1965).

Les espèces peuvent, pour un genre comme *Temeritas*, se répartir en trois contingents : l'un en forêt humide de basse altitude ; le second en forêt humide et subhumide de moyenne altitude, avec au sein de ces deux étages une subdivision en trois secteurs délimités sur le versant oriental, semble-t'il, par les deux seuils de Mandritsara et d'Ivohibe ; le troisième dans les forêts denses sèches de l'ouest où joue un gradient de sécheresse croissant depuis le Sambirano vers Morondava d'une part et vers Diégo Suarez d'autre part, les grands fleuves représentant des limites de répartition des espèces le long de ce gradient. A noter que, à partir de la région de Belo-sur-Tsibihina - Morondava, le bioclimat subaride peut se traduire par la seule présence de *Richardsitas* dans la forêt sèche dans la large plaine côtière, alors que dans la forêt de Manamby (un peu à l'est de Mahabo), sur un ressaut tertiaire, *Temeritas* et *Richardsitas* coexistent.

Le genre *Bourletiellitas*, absent dans la forêt humide de basse altitude, occupe les deux étages de végétation consécutifs (moyenne altitude et montagne) au sein du profil altitudinal.

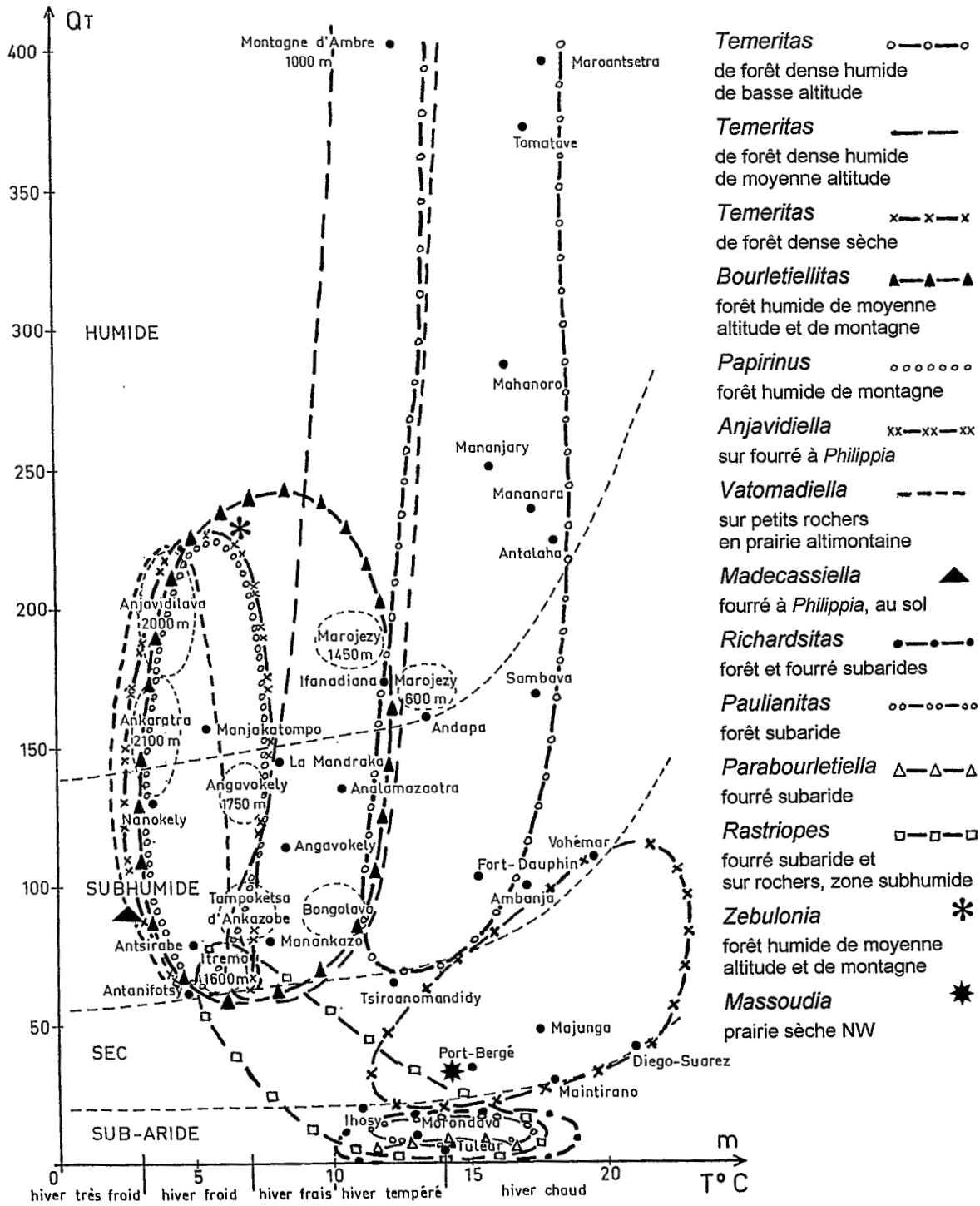


Fig. 4. Distribution des Collemboles Symphypléones de Madagascar sur le climagramme pluviothermique (fond de climagramme de MORAT 1969, simplifié).

Dans certains massifs montagneux, la corrélation entre les étages de végétation définis par HUMBERT et COURS DARNE et la répartition des genres de Symphypléones est bonne, même si le massif est à pente assez forte, comme au Marojezy, où les étages de végétation voient leurs limites abaissées. Mais dans les Chaînes Anosyennes (BETSCH, 1980), le relief est profondément entaillé par des vallées à pentes très abruptes et la corrélation ne s'est alors plus révélée exacte : à 150 m d'altitude, dans le fond de la vallée, la faune des Symphypléones était celle de l'étage de moyenne altitude (*Temeritas* sp 2 + *Bourletiellitas*) ; à 1050 m d'altitude, un fond de ravin au pied de la falaise, en forêt de moyenne altitude, présentait l'association caractéristique de la forêt de montagne (*Bourletiellitas* + *Papirinus*, donc sans *Temeritas*), ceci étant dû à une coulée d'air froid venant du sommet de la falaise (température abaissée de 2° C par rapport à une crête à 1100 m toute proche, éloignée de la falaise, qui montrait l'association de moyenne altitude / PAULIAN *et al.*, 1973). De telles anomalies sont vraisemblablement plus nombreuses mais n'ont pas été toutes identifiées.

Plusieurs genres occupent un domaine à hiver froid (et dans certaines stations à hiver très froid) dans les zones bioclimatiques humide et subhumide, où elles se sont inféodées à des formations végétales liées aux types de substrat édaphique : *Papirinus* en forêt de montagne lorsque le sol était suffisamment profond, *Anjavidiella* sur les fourrés (et parfois forêt) à *Philippia* lorsque le sol est squelettique, *Madecassiella* sur des substrats minéraux au sein des formations à *Philippia*, *Vatomadiella* sur les rochers en prairie altimontaine.

*Rastriopes* atteint lui aussi ce domaine montagnard, au moins dans l'Itremo, sur de grandes dalles rocheuses supportant des humus bruts et quelques *Uapaca bojeri*, mais son domaine principal demeure les forêts sèches et les fourrés du sud et sud-ouest en zone subaride. Ce type de distribution, avec un grand axe allant du subhumide froid au subaride chaud, déjà entrevu pour *Paleomura anosyennica* et *Promura straturata*, est peu courant et mérite que l'on s'y arrête un peu : des enregistrements microclimatiques effectués dans le massif de l'Andringitra (PAULIAN *et al.*, 1971) montrent que les dalles rocheuses, biotope directement soumis aux rigueurs du climat stationnel, sans effet tampon quelconque d'un couvert végétal, comportent de nombreux microbiotopes bénéficiant d'une insolation forte (non compensée totalement par la déperdition thermique nocturne, l'air étant mauvais conducteur thermique) ; ceci permet à ces microbiotopes de voir leur température moyenne égaler celle de stations situés 500 mètres plus bas d'une part, et d'abriter, par le jeu des variations thermiques journalières, des populations se déplaçant continuellement entre les deux ou trois biotopes proches, à température la plus favorable d'autre part. On peut alors considérer que le caractère rigoureux de l'hiver tel qu'il est représenté dans le climagramme peut se trouver pondéré au niveau de certains microbiotopes ; dans ces conditions, l'inféodation d'une lignée dans un étage montagnard peut ne demander qu'une adaptation au froid relativement modérée. Pour le genre *Rastriopes*, le domaine où il s'est inféodé a une amplitude pluviométrique limitée, comme figuré, aux zones bioclimatiques subhumide à subaride, mais une amplitude thermique réelle plus réduite que ne le suggère le climagramme.

Les conditions écologiques examinées globalement ci-dessus ont-elles joué de manière relativement permanente depuis quelques millions d'années sur le peuplement des Symphypléones ? Des alternances de périodes pluvieuses et plus sèches ont vraisemblablement vu subsister des domaines relativement stables, principalement en altitude, même si leurs conditions écologiques ont évolué, essentiellement d'ailleurs sur l'axe pluviométrique du climagramme. Les périodes sèches ont alors isolé les peuplements de stations d'altitude, augmentant le taux de différenciation générique.

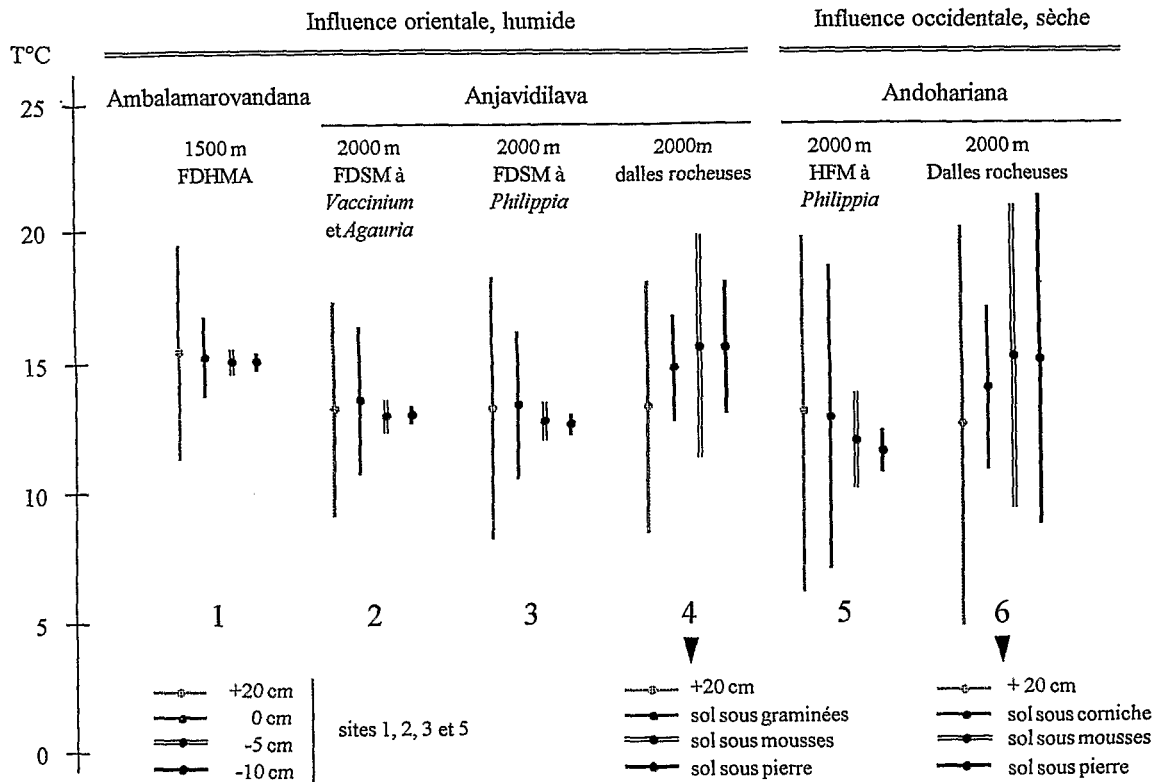


Fig. 5. Massif de l'Andringitra. Données thermiques journalières (moyennes et écarts) en saison des pluies 1970-71 (fin novembre, décembre et janvier) dans les principaux biotopes (d'après les données de PAULIAN *et al.*, 1971).

On remarquera ainsi que :

- l'étage oriental de basse altitude ne comporte aucun genre de Symphypléone endémique ;
- la région occidentale de basse altitude en bioclimat sec ne comporte aucun genre endémique en forêt, mais un genre endémique (*Massoudia*) en milieu ouvert, prairial ;
- l'étage oriental de moyenne altitude a vu un genre forestier endémique (*Bourletiellitas*), et localement un second (*Zebulonias*) au Tsaratanana, se différencier ;
- l'étage montagnard comporte un genre endémique en forêt (commun avec la moyenne altitude) et trois genres endémiques dans les milieux ouverts ou au moins à végétation basse à *Philippia* (*Anjavidiella*, *Vatomadiella*, *Madecassiella*) ;
- la forêt dense sèche occidentale en zone bioclimatique subaride voit deux genres endémiques se différencier (*Paulianitas* et *Richardsitas*) ;

- le fourré xérophile du sud et du sud-ouest, en zone bioclimatique subaride, comporte deux genres endémiques (*Parabourletiella* et *Richardsitas*, ce dernier étant donc commun entre les deux formations climatiques de la zone subaride).

Il en ressort (ce qui émanait déjà de BETSCH, 1980) que la différenciation de genres endémiques est nulle dans l'étage oriental de basse altitude et s'amplifie selon deux gradients :

- un gradient de température, à l'est, en zones bioclimatiques humide et subhumide ;
- un gradient de sécheresse, à l'ouest, en zone sèche, et surtout dans le sud-ouest et le sud, subarides.

La forêt dense humide de basse altitude apparaît donc comme la formation végétale commune au plus grand nombre de sites dans la zone intertropicale. A Madagascar, cet étage de végétation n'a pas contraint les Symphypléones à une différenciation autre qu'au niveau spécifique.

En revanche, les milieux ouverts, prairies, fourrés ou rochers, sont pour beaucoup d'entre elles des formations très anciennes puisque quatre genres endémiques de Symphypléones, dont un dans le milieu prairial de l'ouest, s'y sont développés.

Une dernière remarque à propos de l'étagement des Symphypléones sur le transect forêt dense humide de basse altitude - forêt de montagne : cet étagement n'a été échantillonné, et donc analysé, que dans deux endroits seulement au monde, à Madagascar tel qu'il vient d'être décrit, et au Doi Inthanon (BEDOS, 1994) dans le nord-ouest de la Thaïlande. Au Doi Inthanon, *Papirinus* y a été rencontré jusqu'à 1750 m (où il coexiste avec *Neosminthurus*, ce qui n'est pas le cas à Madagascar), altitude au delà de laquelle il est remplacé par *Allacma*, genre typiquement paléarctique ; ici, l'affrontement des plaques indienne et asiatique a amené une superposition des peuplements pantropicaux et paléarctiques.

## B. Ordre des Protooures (Insectes Aptérygotes)

Ce groupe a été étudié sur le plan systématique par CONDE (1960, 1961a et b) et par NOSEK (1978). Ce dernier auteur a décrit 8 espèces nouvelles d'*Eosentomon*, 4 espèces d'*Australentulus*, une espèce de *Berberentulus*, une espèce de *Silvestridia* et deux genres nouveaux, *Madagascarentomon* (monotypique, pour *M. condei*) et *Madagascaridia* (également monotypique, pour *M. condei*).

\* Les affinités des Protooures (BETSCH & NOSEK, 1978) semblent doubles :

- avec des espèces africaines, dans le genre *Berberentulus* ;
- avec des éléments indo-australiens, en particulier le genre *Australentulus* où les parentés les plus étroites existent avec des espèces d'Australie, de Malaisie et du sud de l'Inde, et parmi les *Eosentomon*, avec une espèce thaïlandaise et une espèce australienne.

*Berberentulus breviunguis* (Condé, 1961) et *Protentomon pauliani* Condé, 1961 ont toutes deux une répartition incluant Madagascar, la Réunion et l'Inde.

*Silvestridia ivontakaensis* est affine d'une espèce du Sud-est asiatique.



\* L'endémisme touche 18 espèces, sur les 21 espèces connues, dont deux sont les espèces-type de genres nouveaux. Parmi celles-ci, 6 espèces, dont 5 décrites par NOSEK (1978), *Madagascaridia condei* et *Madagascarentomon condei*, trois *Eosentomon* (*E. squamigerum* Condé, 1961, *E. tapiasum*, *E. ankarafantsikaense*) et *Silvestridia ivontakaensis* peuvent être considérées comme des éléments typiquement malgaches.

\* La répartition des Protooures à Madagascar, déjà figurée sur cartes (NOSEK, 1978 ; BETSCH & NOSEK, 1978) pour les espèces décrites par NOSEK, doit être complétée par le site de Lokobe (Nosy Be) pour *Eosentomon squamigerum*, les Hauts Plateaux à l'est de Tananarive pour *Berberentulus breviunguis*, la forêt de montagne d'Angavokely pour *Australentulus ravenalensis* François, 1994.

On remarquera que ces répartitions ne débordent que peu, pour les espèces les plus expansives, de la région orientale et centrale. La région du Sambirano (classée subhumide par HUMBERT & COURS DARNE, 1965 et humide par CORNET, 1974) constitue la limite nord de répartition des Protooures. En particulier, tout l'ouest situé au sud de la Betsiboka et le sud subaride (à l'exception d'une station très proche géographiquement de l'Andohahelo) n'ont fourni aucun Protooure.

\* Sur le plan écologique, on notera que :

- certaines espèces ont une répartition très limitée : *Australentulus betschi* dans la forêt dense sèche de l'Ankarafantsika, *Australentulus ravenalensis* à Angavokely à 1750 m, *Australentulus dauphinense* et *Berberentulus ruseki* dans un haut fourré arbustif de montagne à *Philippia* dans les Chaînes Anosyennes à 1900 m d'altitude, *Silvestridia ivontakaensis* dans la forêt humide de basse altitude près de Mananara, *Madagascarentomon condei* dans la forêt humide de moyenne altitude sur le Tampoketsa d'Ankazobe.

- trois espèces ont une répartition large : si *Eosentomon thibaudi* ne déborde pas des domaines humide et subhumide, deux autres espèces montrent des incursions plus ou moins importantes hors de ces domaines, *Madagascaridia condei*, qui a été trouvée dans la forêt sèche de l'Ankarafantsika, et *Eosentomon ankarafantsikaense*, qui a de plus été récoltée dans la réserve n° 11 d'Andohahelo, dans sa partie sèche, le fourré à Didiéréacées et Euphorbes (cf. la remarque déjà faite plus haut, à propos de *Paleomura anosyennica*).

- *Eosentomon tapiasum* est limité pour ce qui concerne le préféréndum thermique à la forêt humide de montagne de l'Ankaratra et aux forêts sclérophylles à *Uapaca bojeri* du centre.

- enfin, une répartition non expliquable actuellement, incluant une forêt côtière sur sable près de Fort Dauphin, une forêt subhumide de basse altitude dans le Sambirano, une forêt sclérophylle à *Uapaca bojeri* et une station xérophylle sur cipolin dans le centre, et une forêt sclérophylle de montagne à *Philippia* à Anjavidilava, pour *Eosentomon massoudi*. Cette répartition comporte une partie strictement limitée par un préféréndum thermique froid et une partie à exigence hydrique limitée (subhumide) mais à large spectre thermique (hiver frais à hiver chaud). Vraisemblablement, comme pour *Rastriopes*, des microbiotopes plus chauds dans les zones rocheuses sommitales pourraient amener une correction de cette répartition « à l'orthogonale » sur le climagramme vers une répartition plus « en diagonale », selon un axe froid humide - chaud subhumide.

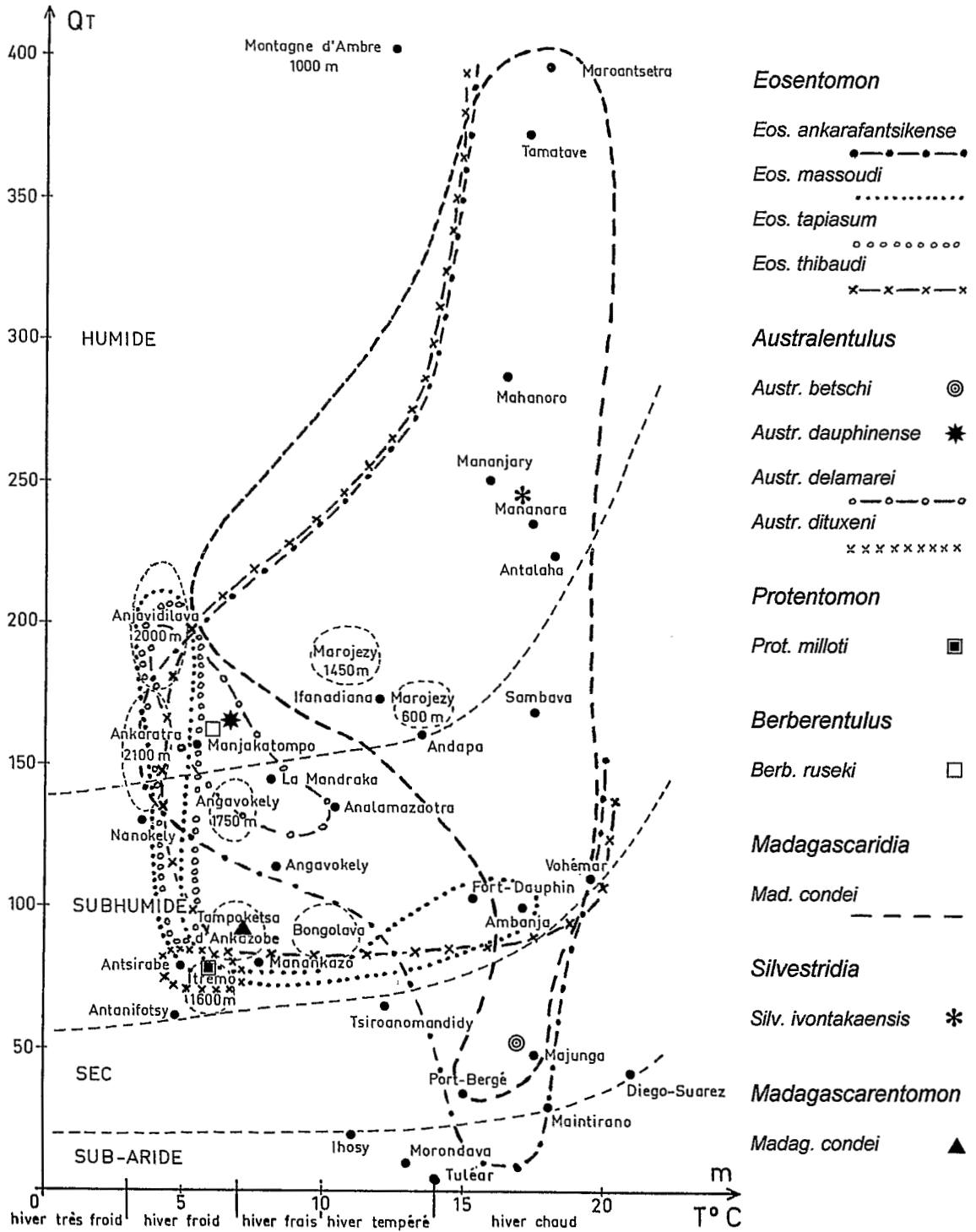


Fig. 6. Distribution des Protoures de Madagascar sur le climagramme pluviothermique (fond de climagramme de MORAT 1969, simplifié).

### C. Diploures Campodés (Insectes Aptérygotes)

Ce groupe d'Aptérygotes très fortement liés au sol sera envisagé seulement dans les grandes lignes de sa répartition globale, puisque les espèces décrites par CONDE (1953 et 1956 essentiellement) proviennent de récoltes, limitées dans l'espace et le temps, en chasse à vue par REMY (Nosy Be et presqu'île d'Amipasindava, région de Tananarive, Tuléar et Fort Dauphin en saison sèche 1947), PAULIAN (Tsaratanana) et VADON (région de Maroantsetra). Il n'est donc pas possible, comme pour les Collembolés et les Protoures, d'en fournir une répartition géographique complète, et *a fortiori* écologique.

Une douzaine d'espèces ont été identifiées (CONDE, 1953 et 1956) dans les genres *Lepidocampa* (L.), L. (*Paracampa*), *Campodea* (*Indocampa*), *Notocampa* (*Nesocampa*) sous-genre nouveau et *Campodella*.

CONDE note qu'« un rapprochement s'impose entre la faune malgache et la faune indo-malaise. .. à l'exception de *Nesocampa*, les sous-genres rencontrés à Madagascar sont aussi les seuls présents en Indo-Malaisie... Par contre, il n'existe pas d'affinités certaines avec la faune africaine ». Pour ce dernier point, l'auteur note que la faune africaine est très mal connue et que les éléments affines en Afrique sont en fait à répartition de type gondwanien ou inter-tropicale. De même, *Lepidocampa* (L.) *Giffardii*, connue des îles Hawaii, présente dans les environs immédiats de Tananarive, semble être allochtone.

Enfin, *Campodella Milloti*, d'Ambohitantely (Tampoketsa d'Ankazobe), fait partie d'un genre connu du Natal et, avec quelques réserves, d'Australie méridionale (CONDE, 1956).

### D. Pauropodes (Myriapodes)

Les informations sur ce groupe de Myriapodes également très lié au sol concerneront les affinités globales et certaines tendances générales de répartition dans l'île puisque REMY a récolté lui-même ce matériel entre 1947 et 1957 (Nosy Be, presqu'île d'Amipasindava, régions de Tananarive, de Tuléar et de Fort Dauphin, la côte est de part et d'autre de Tamatave, le massif de l'Ankaratra) et lui a donc accordé une attention spéciale dans la prospection. La relative limitation spatiale de ses récoltes ne permet toutefois pas d'analyser en détail les différenciations sur place des lignées, qu'il s'agisse du niveau générique ou spécifique. Le matériel de Madagascar issu des extractions à sec effectuées par BETSCH (de 1965 à 1973) n'a pas pu être étudié, faute de spécialiste disponible sur la faune tropicale.

A l'époque de sa contribution majeure sur les Pauropodes, REMY (1956 et 1960 ; REMY & BITTARD, 1956 ; REMY & BELLO, 1960 ; REMY & ROLLET, 1960) déplorait la connaissance trop rudimentaire de la faune mondiale pour pouvoir préciser les affinités de la faune malgache et affirmer les taux d'endémisme rencontrés (de l'ordre de 75%) : l'auteur avait en effet décrit plus d'espèces nouvelles de Madagascar qu'il n'existait d'espèces connues de l'Afrique tropicale.

Cinq familles sur sept sont représentées à Madagascar. Un genre, *Rabaudauropus*, est endémique. Les affinités relevées existent avec les faunes d'Europe, d'Afrique, d'Indo-Malaisie et de la région australienne. Concernant cette dernière région, *Samarangopus*

(de Java, et peut-être d'Australie et de Nouvelle-Zélande) ainsi que *Brachypauropoides* et *Hansenauropus* (uniquement de Nouvelle-Zélande) sont présents à Madagascar.

Le nord-ouest de Madagascar a fourni un fort contingent de formes nouvelles (dont le genre endémique *Rabaudauropus*), une forte majorité d'entre elles provenant exclusivement de cette région. Les Hauts-Plateaux hébergent des formes inédites, dont les  $\frac{3}{4}$  sont exclusives de cette région, et, mais non exclusivement, les formes qui n'avaient été rencontrées auparavant que dans la zone tempérée de l'hémisphère nord ; par contre, ils ne renferment pas les espèces qui avaient été signalées des régions tropicales hors de Madagascar. Le sud-ouest comporte moins de formes inédites que le sud-est, mais il s'agit vraisemblablement là d'un effet dû à l'échantillonnage en saison sèche dans ce secteur hautement contraignant sur le plan pluviothermique pour le groupe des Pauropodes.

### E. Ostracodes strictement terrestres (Crustacés)

Ce groupe de microarthropodes présent à Madagascar dans la litière, le sol et, pour une station de montagne, dans les mousses sur un rocher en corniche, est d'un intérêt écologique exceptionnel (DANIELOPOL & BETSCH, 1980) : il se rencontre dans des biotopes bien drainés, avec l'ensemble des groupes strictement terrestres, hygrophiles, c'est-à-dire vivant dans une atmosphère à taux important de vapeur d'eau, de la litière et du sol, alors que ses adaptations morphologiques montrent qu'il y prolonge les milieux aquatiques. En effet, dans le genre *Mesocypris*, les valves et les appendices sont spécialisés dans le sens du maintien de l'eau autour du corps de l'animal, les autres caractéristiques montrant tout de même une adaptation à la vie, au déplacement et à une alimentation dans un système poreux non saturé ; dans le genre endémique *Terrestricandona*, la morphologie montre de très grandes analogies avec des Ostracodes interstitiels.

La répartition des trois espèces d'Ostracodes à Madagascar, figuré déjà sur une carte et un climagramme pluviothermique dans la note citée ci-dessus, confirme ces caractéristiques originales par une restriction au domaine humide et subhumide (allant jusqu'à la forêt du Bongolava et aux forêts sclérophylles de moyenne altitude - Col des Tapias, près d'Antsirabe - et de montagne) pour les deux espèces de *Mesocypris*, et, pour *Terrestricandona*, le seul domaine humide, dans des stations très arrosées comme la Baie d'Antongil, le Marojezy et Anjavidilava.

Dans le reste du monde, les Ostracodes peuplant de tels biotopes terrestres ne sont connus pour le moment qu'en Afrique orientale (bien qu'ici, les biotopes soient presque aquatiques ou très mouillés par des embruns de cascades) et australe (un sol riche en humus et hébergeant des groupes strictement terrestres), de Nouvelle-Zélande dans des feuilles mortes et de l'humus de forêts subtropicales à subantarctiques et du sud-est de l'Australie (sol). La bordure orientale du bassin du Congo, près des contreforts du Kivu, en ont fourni très récemment (A. HEYMER, récolteur, comm. pers.), dans des conditions tout à fait identiques à celles rencontrées à Madagascar. Dans les autres régions tropicales, les données sont absentes, mais signalons que les très nombreux prélèvements de litière et de sol extraits à sec en Guyane n'ont fourni aucun Ostracode terrestre.

Les affinités des Ostracodes malgaches sont africaines dans le genre *Mesocypris* dont les deux espèces appartiennent au groupe *terrestris*, alors que le groupe *audax* (australien et néo-zélandais) n'est pas représenté à Madagascar. Quant au genre

endémique *Terrestricandona*, monospécifique, ses liens les plus étroits sont avec des Ostracodes interstitiels vivant en milieu saturé en eau, biogéographiquement éloignés (Europe ?).

## DISCUSSION / CONCLUSION

Les groupes de microarthropodes du sol et de biotopes assez étroitement liés au sol que nous venons d'envisager montrent des caractéristiques divergentes quant aux origines et aux types de différenciation locale.

- L'ancienneté des groupes de microarthropodes est très grande, mais malgré des évolutions très importantes, et donc longues, pour certains d'entre eux (Symphypléones par exemple), leurs lignées les plus récentes devaient certainement être bien différenciées au moment de la fracturation du continent gondwanien.

- Il apparaît que la localisation verticale, au sein d'un profil sol-litière, d'un groupe de microarthropodes, qui est fonction des adaptations qu'il a développées dans le domaine de l'affranchissement du milieu édaphique fortement tamponné particulièrement du point de vue hygrométrique, a donné à ce groupe des capacités de déplacement gouvernant très largement son expansion. Ainsi, le pouvoir d'inféodation des Symphypléones, atmophiles et bons sauteurs, à des milieux nouveaux, en particulier les milieux ouverts, est-il très supérieur à celui des groupes fortement liés aux strates édaphiques comme les Poduromorphes, les Protooures, les Diploures et les Pauropodes ; les Symphypléones constituent aussi le groupe qui présente à Madagascar la répartition la plus liée aux caractéristiques de la végétation.

Les Symphypléones ont de ce fait pu avoir une expansion géographique rapide dans les ceintures intertropicales évoluant selon les positions des pôles et il est beaucoup plus difficile de dire, pour ce groupe, quel est le gradient géographique d'évolution des lignées, par rapport aux *Paleonurini* par exemple ; leur répartition en ceintures holotropicale, holarctique ou holantarctique, est beaucoup plus homogène, à l'exception de quelques rares genres primitifs, comme *Papirinus*, dont le domaine est géographiquement, altitudinalement et écologiquement restreint. Mais, on notera que les éléments austraux sont limités au genre *Rastriopes*, (peut-être secondairement) austrotropical, et aux six genres endémiques qui sont issus de cette lignée.

Pour tous les autres groupes, les représentants malgaches ont des affinités avec des lignées plus étroitement limitées ou montrent des lacunes larges (au niveau des tribus ou des familles) avec certaines régions biogéographiques :

- les Poduromorphes Neanurinae ne comportent à Madagascar qu'une tribu, les *Paleonurini*, à affinités principalement africaines, sur trois (les deux autres étant indo-malaises) ;

- les Protooures malgaches ont des affinités africaines, mais surtout indo-australiennes ;

- les Diploures montrent surtout des affinités avec la faune indo-malaise, en sus d'un contingent de genres pantropicaux ;

- les Pauropodes malgaches, bien qu'ayant des liens avec plusieurs zones biogéographiques (y compris holarctique), ont des affinités particulièrement fortes, pour certains genres, avec l'Australie, la Nouvelle-Zélande et l'arc indonésien.

- les Ostracodes terrestres, certainement passés assez récemment du domaine aquatique strict au sol et à la litière, ont des relations proches avec des éléments est- et sud-africains, plus éloignées avec la région australienne.

Au total, un groupe atmophile comme les Collemboles Symphypléones a vu le contingent pantropical et austro-tropical fournir l'essentiel de son peuplement allochtone et endémique au niveau générique, avec des lacunes très peu nombreuses, alors que pour les autres groupes, édaphiques, les affinités sont plus restreintes sur le plan biogéographique, les plus fréquentes étant indo-malaises et africaines.

### REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BEDOS, A., 1994. Les Collemboles édaphiques du massif du Doi Inthanon (Thaïlande) : biodiversité et écologie en forêt tropicale. Thèse Univ. Paul Sabatier, Toulouse III, 1807 : 320 p.
- BETSCH, J.M., 1970. Etude des Collemboles de Madagascar. I. - Description d'un nouveau genre de Symphypléone : *Zebulonia*. Rev. Ecol. Biol. Sol, 7: 51-70.
- BETSCH, J.M., 1974a. Etude des Collemboles de Madagascar. II. - Principaux cadres génériques des Symphypléones de l'étage montagnard. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3è sér., 219: 529-569.
- BETSCH, J.M., 1974b. Etude des Collemboles de Madagascar. III. - Un nouveau genre de Bourletiellidae (Symphypleona) : *Massoudia griveaudi* n. g., n. sp. Rev. Ecol. Biol. Sol, 11: 561-567.
- BETSCH, J.M., 1975. Etude des Collemboles de Madagascar. IV. - Deux nouveaux genres de Symphypléones à dimorphisme sexuel important : *Parabourletiella* et *Richardsitas*. Rev. Ecol. Biol. Sol, 12: 477-485.
- BETSCH, J.M., 1977. Etude des Collemboles de Madagascar. V. - Sur deux Symphypléones de la forêt dense sèche en secteur bioclimatique subaride. Bull. Soc. Entom. Fr., 82: 119-125.
- BETSCH, J.M., 1980. Eléments pour une monographie des Collemboles Symphypléones (Hexapodes, Aptérygotes). Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris, sér. A, 116: 227 p.
- BETSCH, J.M. & J. NOSEK, 1978. Les Protooures de Madagascar. II. Ecologie, phylogénie et zoogéographie. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3è sér., 512: 29-42.
- BETSCH, J.M. & A. WALLER, 1996. Etude des Collemboles de Madagascar. VI. Un nouveau genre de Symphypléone Parabourletiellinae, de l'étage montagnard. Bull. Soc. Entom. Fr. (sous-*presse*).
- CASSAGNAU, P., 1983. Un nouveau modèle phylogénétique chez les Collemboles Neanurinae. Nouv. Rev. Ent., 13 (1): 3-27.
- CASSAGNAU, P., 1988. Les Collemboles Neanurinae des Massifs du sud de l'Inde et de Ceylan. Trav. Lab. Ecob. Arthr. édaph. Toulouse, 5 (4): 21-51.

- CASSAGNAU, P., 1991. Les Collemboles Neanurinae de l'Himalaya. II. *Paranurini* et *Paleonurini* paucituberculés. Trav. Lab. Ecob. Arthr. édaph. Toulouse, 6 (4): 1-20.
- CASSAGNAU, P., 1996. Collemboles Paleonurini primitifs de l'Afrique et de Madagascar. Ann. Soc. Ent. Fr. (sous presse).
- CASSAGNAU, P. & L. DEHARVENG, 1980. Sur l'intérêt biogéographique et cytogénétique d'un nouveau genre de Collemboles Neanurinae : le genre *Travura* n.g. Trav. Lab. Ecob. Arthr. édaph. Toulouse, 2 (2): 1-12.
- CONDE, B., 1953. Campodéidés de Madagascar et de l'île de la Réunion. Mém. Inst. Scient. Madagascar, E, 4: 617-637.
- CONDE, B., 1956. Présence à Madagascar du genre *Campodella* Silvestri. Le Naturaliste Malgache, 8: 183-185.
- CONDE, B., 1960. Un extraordinaire Protoure malgache (*Eosentomon squamigerum* n. sp.). Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 2è sér., 32 : 422-424.
- CONDE, B., 1961a. Un Protoure nouveau à distribution indo-madécasse. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 2è sér., 33 : 318-321.
- CONDE, B., 1961b. Protoures Protentomonidés de la région malgache. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 2è sér., 33 : 415-420.
- CORNET, A., 1974. Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar. Publ. ORSTOM, notice explicative n° 55: 1-28 ; 1 carte au 1/2 000 000.
- DANIELOPOL, D.L. & J.M. BETSCH, 1980. Ostracodes terrestres de Madagascar : Systématique, origine, adaptations. Rev. Ecol. Biol. Sol, 17: 87-123.
- DEHARVENG, L. & A. BEDOS, 1992. *Blasconurella*, a new genus of Neanurinae (Insecta Collembola) from Thailand with five new species. Trop. Zool., 5: 299-311.
- DEHARVENG, L. & A. BEDOS, 1993. New *Paleonura* and *Pronura* species (Collembola Neanurinae) from Thailand. Zool. Scn., 22 (2): 183-192.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. & Z. MASSOUD, 1967. Un groupe panchronique : les Collemboles. Essai critique sur *Rhyniella praecursor*. Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.), 3 (3): 625-629.
- EMBERGER, L., 1930. Sur une formule applicable en géographie botanique. C.R. Acad. Sc. Paris, 191: 389.
- EMBERGER, L., 1955. Une classification biogéographique des climats. Rec. trav. lab. bot. géol. zool. Fac. Sc. Montpellier, sér. bot., 7: 3-43.
- FRANÇOIS, J., 1994. Une nouvelle espèce de Protoure de Madagascar : *Australentulus ravenalensis* (Protura, Acerentomidae). Bull. Soc. Ent. Fr., 99: 69-72.
- HUMBERT, H. & G. COURS DARNE, 1965. Carte internationale du tapis végétal et des conditions écologiques au 1/1 000 000. Notice de la carte de Madagascar. Trav. Sect. scient. techn. Inst. Français Pondichéry, H.S. 6: 164 p. 3 cartes.
- JEANNEL, R., 1961. La Gondwanie et le peuplement de l'Afrique. Ann. Mus. Roy. Afr. Centr. Tervuren, 102: 1-161.
- MORAT, P., 1969. Note sur l'application à Madagascar du quotient pluviothermique d'Emberger. Cah. ORSTOM, sér. Biol., 10: 117-132.

- NOSEK, J., 1978. Madagascarian Protura. I. Taxonomy. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3è sér., 512: 3-28.
- PAULIAN, R., 1961. La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. Faune de Madagascar, Publ. IRSM Tanananrive, 13: 484 p.
- PAULIAN, R., 1975. La position de Madagascar dans le double problème du peuplement animal et des translations continentales. Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris, sér. A, 88: 55-70.
- PAULIAN, R., J.M. BETSCH, J.L. GUILLAUMET, C. BLANC & P. GRIVEAUD, 1971. R.C.P. 225. Etude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. I. Le massif de l'Andringitra. 1970-1971. Géomorphologie, climatologie et groupements végétaux. Bull. Soc. Ecol., 2: 189-266.
- PAULIAN, R., C. BLANC, J.L. GUILLAUMET, J.M. BETSCH, P. GRIVEAUD & A. PEYRIERAS, 1973. Etude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. II. Les Chaînes Anosyennes. Géomorphologie, climatologie et groupements végétaux (Campagne RCP. 225, 1971-1972). Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3è sér., 118: 1-40.
- REMY, P.A., 1956. Pauropodes de Madagascar. Mém. Inst. Scient. Madagascar, A, 10: 101-229.
- REMY, P.A. & J. BELLO, 1960. Pauropodes du massif de l'Ankaratra. Mém. Inst. Scient. Madagascar, A, 14: 71-93.
- REMY, P.A. & G. BITTARD, 1956. Contribution à l'étude des Pauropodes malgaches. Mém. Inst. Scient. Madagascar, A, 11: 111-126.
- REMY, P.A. & G. ROLLET, 1960. Pauropodes de la côte orientale de Madagascar. Bull. Soc. Hist. Nat. Moselle, 38: 201-236.
- YOSII, R., 1954. Springschwänze des Ozé-Naturschutzgebietes. Scient. Res. Ozegahara Moor, Tokyo: 777-830.
- YOSII, R., 1966. Collembola of Himalaya. J. Coll. Arts Sc. Chiba Univ., 4: 461-531.