



FACULTE DES SCIENCES
Institut d'Ecologie
Laboratoire de Zoologie et Ecologie Animale

Etude systématique, cladistique et biogéographique
des Baetidae (Ephemeroptera) de Madagascar

Thèse de doctorat

présentée à la

**Faculté des Sciences de
l'Université de Lausanne**

par

Jean-Luc Gattolliat

**Diplômé en Biologie
Université de Lausanne**

Jury

Prof. Jacques Hausser, Président du Jury et Rapporteur
Dr Michel Sartori, Directeur de Thèse
Dr Jean-Marc Elouard, Expert
Prof. Michael D. Hubbard, Expert

**LAUSANNE
2002**

Imprimatur

Vu le rapport présenté par le jury d'examen, composé de

Président	Monsieur Prof.	Jacques Hausser
Directeur de thèse	Monsieur Dr	Michel Sartori
Rapporteur	Monsieur Prof.	Jacques Hausser
Experts	Monsieur Prof.	Michael Hubbard
	Monsieur Dr	Jean-Marc Elouard

le Conseil de Faculté autorise l'impression de la thèse de

Monsieur Jean-Luc Gattolliat

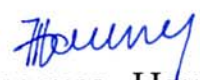
biologiste diplômé de l'Université de Lausanne

intitulée

**Etude systématique cladistique et biogéographique des
Baetidae (Ephemeroptera) de Madagascar**

Lausanne, le 17 juin 2002

pour Le Doyen de la Faculté des Sciences


Prof. Jacques Hausser

Une thèse est un travail de longue haleine, fait d'une alternance de moments de grandes exaltations, de découvertes fructueuses, mais aussi parfois de lassitude ou de remise en question. Je voudrais dédier ce travail à tous ceux qui ont vécu ces moments avec moi (ou à cause de moi!).

Un grand MERCI à tous celles et ceux à qui ont partagé avec moi leurs connaissances et leurs passions, qui ont investi de leur temps et de leur énergie pour que ce projet aboutisse:

Merci d'abord aux Drs Jean-Marc Elouard et François-Marie Gibon et toute l'équipe du LRSAE (IRD, ex-ORSTOM) de m'avoir accueilli dans leur laboratoire à Antananarivo, d'avoir guidé mes premiers pas en entomologie aquatique tropicale et surtout de m'avoir initié à la vie malgache. Merci à Jean-Marc Elouard d'être resté présent et disponible jusqu'au sprint final!

Merci au Dr Michel Sartori de m'avoir permis de prolonger mes travaux de recherches au Musée de Zoologie de Lausanne, de m'avoir encadré tout en me laissant une très grande liberté d'action.

Merci au Prof. Michael Hubbard (A&M University, Tallahassee, Floride) d'avoir pris une part active au jury de thèse malgré le choix épineux de la langue... et surtout de la famille étudiée.

Merci au Prof. Jacques Hausser (Université de Lausanne) d'avoir accepté de présider cette thèse.

Je tiens également à associer les Drs Jean Mariaux (Muséum d'Histoire Naturelle de Genève) et Olivier Glaizot (Musée de Zoologie, Lausanne) qui ont contribué par leurs aides précieuses et conseils avisés à améliorer le travail présent.

Un grand MERCI à tous celles et ceux pour qui *Amitié* n'est pas un vain mot. Merci surtout d'avoir partagé tous ces moments de complicité qui furent autant de rayons de soleil au milieu des cyclones malgaches ou des brumes lausannoises.

Merci Christine, Arno et Camille.

Merci Chef.

Merci Andrea, Anne, Anne (bis), Arielle, Aurèle, Caroline, Cédric, Christine, Claude, Delphine, Désiré, Dominique, Erika, François et Jeannette, Geneviève, Janice, Jean-Marc, Laurence, Leïla, Lena, Marcus, mes parents Mathilde et Gilbert, Michael, Minielle, Natacha, Oli, Olivier, Pascale, Patrick, Peter, Ramona, Sandra, Sissi, Sophie, Thierry.

*... Et à tous ceux qui n'ont pas toujours leurs deux mains prises
et une peau d'éléphant qui recouvre leur cœur.*

Table des matières

<u>A. INTRODUCTION GÉNÉRALE.....</u>	<u>9</u>
---	-----------------

1 MADAGASCAR	9
1.1 DESCRIPTION DE L'ÎLE	9
1.2 DÉRIVE DES CONTINENTS	11
1.3 GÉOLOGIE	12
1.4 LE RÉSEAU HYDROGRAPHIQUE.....	13
1.5 CLIMAT	14
2. BIODIVERSITÉ ET BIOTYPOLOGIE DES EAUX CONTINENTALES MALGACHES	16
2.1 MÉTHODES D'ÉCHANTILLONNAGE.....	16
2.2 STATIONS PROSPECTÉES	17
2.3 GROUPES ÉTUDIÉS	18
3 LES EPHÉMÉROPTÈRES	19
3.1 MORPHOLOGIE.....	19
3.1.1 L'œuf.....	19
3.1.2 La larve.....	20
3.1.3 Les adultes: la subimago et l'imago.....	22
3.2 BIOLOGIE	25
3.3 LA FAMILLE DES BAETIDAE.....	28
3.3.1 Diagnose des Baetidae.....	28
3.3.2 Systématique des Baetidae	28
3.3.3 Systématique des Baetidae africains	29
3.4 LES BAETIDAE MALGACHES	30
 <u>B. SYSTÉMATIQUE DES BAETIDAE MALGACHES</u>	 <u>33</u>

INTRODUCTION.....	33
<i>AFROBAETODES</i> DEMOULIN, 1970	34
<i>AFROPTILOIDES</i> GILLIES, 1990	38
<i>AFROPTILUM</i> GILLIES, 1990.....	41
<i>CHELEOCLOEON</i> WUILLOT ET GILLIES, 1993	44
<i>CLOEODES</i> TRAVER, 1938	47
<i>CLOEON</i> LEACH, 1815	50
<i>DABULAMANZIA</i> LUGO-ORTIZ & MCCAFFERTY, 1996.....	53
<i>DELOUARDUS</i> LUGO-ORTIZ & MCCAFFERTY, 1999.....	57
<i>DEMOULINIA</i> GILLIES, 1990.....	60
<i>DICENTROPTILUM</i> WUILLOT & GILLIES, 1994.....	63
<i>ECHINOPUS</i> GATTOLLIAT, SOUS PRESSE.....	66
<i>EDMULMEATUS</i> LUGO-ORTIZ & MCCAFFERTY, 1997	69
<i>GULOPTILOIDES</i> GATTOLLIAT & SARTORI, 2000	72
<i>HERBROSSUS</i> LUGO-ORTIZ & MCCAFFERTY, 1998.....	76
<i>LABIOBAETIS</i> NOVIKOVA & KLUGE, 1987	79
<i>MUTELOCLOEON</i> GILLIES ET ELOUARD, 1990	84
<i>NESOPTILOIDES</i> DEMOULIN, 1973	87
<i>NESYDEMIUS</i> LUGO-ORTIZ & MCCAFFERTY, 1998	90
<i>PSEUDOPANNOA</i> WALTZ & MCCAFFERTY, 1987.....	93
<i>RHEOPTILUM</i> GATTOLLIAT, 2001	96
<i>SCUTOPTILUM</i> GATTOLLIAT, SOUS PRESSE.....	99
<i>XYRODROMEUS</i> LUGO-ORTIZ & MCCAFFERTY, 1997	102
 CLÉ DE DÉTERMINATION	 105
Stade larvaire.....	105
Stade imaginal	108
 <u>C. PHYLOGÉNIE DES BAETIDAE AFRO-MALGACHES.....</u>	 <u>111</u>

1 INTRODUCTION AUX NOTIONS DE PHYLOGÉNIE.....	111
1.1 HISTORIQUE.....	111
1.2 LA SYSTÉMATIQUE PHYLOGÉNÉTIQUE ET L'ANALYSE CLADISTIQUE	112
1.3 DU CLADOGRAMME À LA RECONSTRUCTION PHYLOGÉNÉTIQUE	114
1.4 LES OUTILS DE LA CLADISTIQUE.....	116
1.4.1 Méthodes pour trouver l'arbre le plus parcimonieux	116
1.4.2 Construction de l'arbre consensus	117
1.4.3 Critères d'optimisation.....	118
1.4.4 Statistique descriptive pour les cladogrammes.....	119
2 SYSTÉMATIQUE DES BAETIDAE AFRO-MALGACHES	121
3. APPLICATION.....	125
3.1 LE CHOIX DES UNITÉS SYSTÉMATIQUES	125
3.2 LE CHOIX DES CARACTÈRES	126
3.3 ANALYSE CLADISTIQUE.....	127
3.4 RÉSULTATS.....	128
3.4.1 Analyse cladistique simple (non ordonnées ni polarisées).....	128
3.4.2 Analyse cladistique ordonnée-polarisée	132
3.5 DISCUSSION	135
4. SYNTHÈSE	145

D. BIOGÉOGRAPHIE DES BAETIDAE AFRO-MALGACHES..... 147

1 QUELQUES NOTIONS DE BIOGÉOGRAPHIE.....	147
1.1 LA BIOGÉOGRAPHIE DESCRIPTIVE	147
1.2 BIOGÉOGRAPHIE NARRATIVE	148
1.3 BIOGÉOGRAPHIE ANALYTIQUE	151
2 LA BIOGÉOGRAPHIE INSULAIRE.....	153
2.1 ENDÉMISME ET SPÉCIATION	153
2.2 MODÈLES DE SPÉCIATION.....	155
2.3 THÉORIE DE L'ÉQUILIBRE DE LA BIOGÉOGRAPHIE INSULAIRE	157
2.4 MODÈLE SYNTHÉTIQUE DE L'ÉVOLUTION INSULAIRE.....	160
3 ÉTUDE BIOGÉOGRAPHIE DES BAETIDAE MALGACHES.....	162
3.1 BIODIVERSITÉ.....	162
3.2 AFFINITÉS DES ESPÈCES ET DES GENRES MALGACHES	164
3.3 BIOGÉOGRAPHIE ANALYTIQUE	169
3.3.1 Cladogramme des aires des taxa.....	169
3.3.2 Cladogramme général des aires.....	171
3.4 ENDÉMISME	174
3.4.1 Endémisme générique	174
3.4.2 Processus d'évolution	177
3.4.3 Réussites des genres endémiques	179
3.4.4 Diversité spécifique.....	180
4 ÉTUDE COMPARATIVE DES FAUNES DES ÎLES DE LA PARTIE OCCIDENTALE DE L'Océan Indien	182
4.1 GÉOLOGIE DES ÎLES	182
4.1.1 Les Seychelles	182
4.1.2 Les Comores.....	183
4.1.3 La Réunion	183
4.1.4 Maurice.....	184
4.2 RÉSULTATS FAUNISTIQUES.....	185
4.3 ANALYSE DES RÉSULTATS FAUNISTIQUES.....	185
5 SYNTHÈSE	190

E. CONCLUSION ET PERSPECTIVES..... 197

<u>F. RÉSUMÉ</u>	<u>201</u>
RÉSUMÉ	201
ABSTRACT.....	202
<u>G. BIBLIOGRAPHIE</u>	<u>203</u>
<u>ANNEXES.....</u>	<u>215</u>
LISTES DES ANNEXES	216

A. Introduction générale

1 Madagascar

1.1 Description de l'île

Madagascar est située dans la partie occidentale de l'Océan indien. Elle est séparée du continent africain par le canal du Mozambique; la distance minimale entre Madagascar et la côte africaine est d'un peu plus de 300 km. Les principales îles et archipels les plus proches de Madagascar sont représentées sur la figure 1; il s'agit des Comores (entre 350 et 450 km au Nord-ouest de Madagascar), des Seychelles (environ 1000 km au Nord-est de Madagascar), de la Réunion et de Maurice (respectivement 700 et 850 km à l'Est de Madagascar). La superficie de Madagascar est de 587 000 km²; il s'agit de la quatrième plus grande île après le Groenland, la Nouvelle Guinée et Bornéo. La longueur maximale est de 1600 km pour une largeur maximale de 570 km. Elle s'étend entre 43° et 53° de longitude est et 12° et 26° de latitude sud; le tropique du Capricorne traverse l'île sur 500 km au niveau de Tuléar.

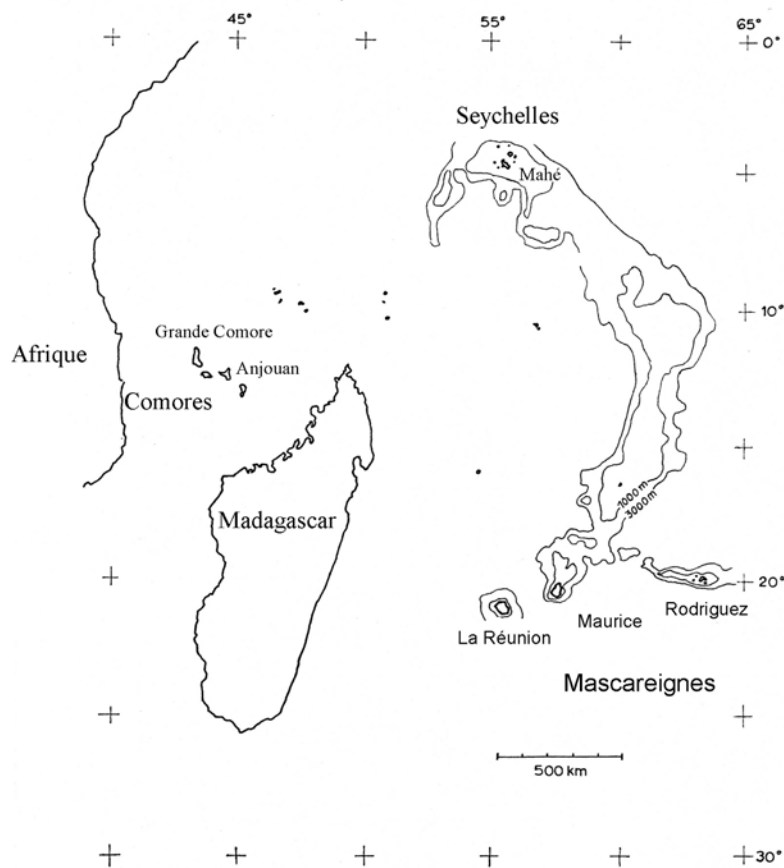


Figure 1: Carte de la partie occidentale de l'Océan Indien

L'île est formée au centre de hauts plateaux latéritiques, localement surmontés de massifs volcaniques. Madagascar ne possède pas de très hautes montagnes; les plus hauts sommets n'atteignent pas 3000 m d'altitude (Tsaratanana: 2876 m; Andringitra: 2658 m; Ankaratra: 2643 m) (fig. 2). Sur les Hautes Terres, le climat tropical est tempéré par l'altitude. La végétation originelle a été détruite par l'action du feu; elle a fait place à des savanes herbacées aussi monotones qu'improductives. Les Hautes Terres retombent brutalement à l'Est sur une étroite plaine littorale chaude et humide, autrefois recouverte par la forêt tropicale humide.

L'Ouest est occupé par des plateaux et des collines sédimentaires calcaires et gréseux. Les formations les plus typiques, mais pas les plus représentatives, sont les tsingy et les formations ruiniformes des grès de l'Isalo. Le climat est nettement plus sec, la forêt est caducifoliée voire sclérophile dans le Sud-est.

Le point commun entre toutes les régions de Madagascar est la destruction systématique et inexorable de la forêt primaire (charbon de bois et bois de chauffage, culture traditionnelle du riz sur brûlis). Exception faite de la presqu'île de Masoala et de quelques régions escarpées, il ne reste plus que quelques lambeaux des forêts primaires luxuriantes (Fig. 3). Elles ont cédé la place au mieux à des formations secondaires, appelées savoka, qui subissent à leur tour les assauts répétés du feu, évoluant ainsi vers des savanes plus ou moins buissonneuses, voire des pseudo-steppes. Ces formations sont sujettes à un ruissellement et à un lessivage important lors de la saison des pluies. La destruction du couvert végétal entraîne la mise à nu du sol qui subit une érosion rapide. Les collines et les reliefs granitiques sont souvent creusés de profondes excavations caractéristiques appelées lavakas.

Si la disparition des forêts est une catastrophe majeure pour la faune et la flore riches et uniques qui y prospéraient, elle a aussi des conséquences très néfastes sur les rivières et leur macrofaune. L'absence de couvert végétal modifie profondément le régime des eaux, l'érosion importante augmente la charge en sédiments; les paramètres physico-chimiques de l'eau sont également profondément bouleversés.

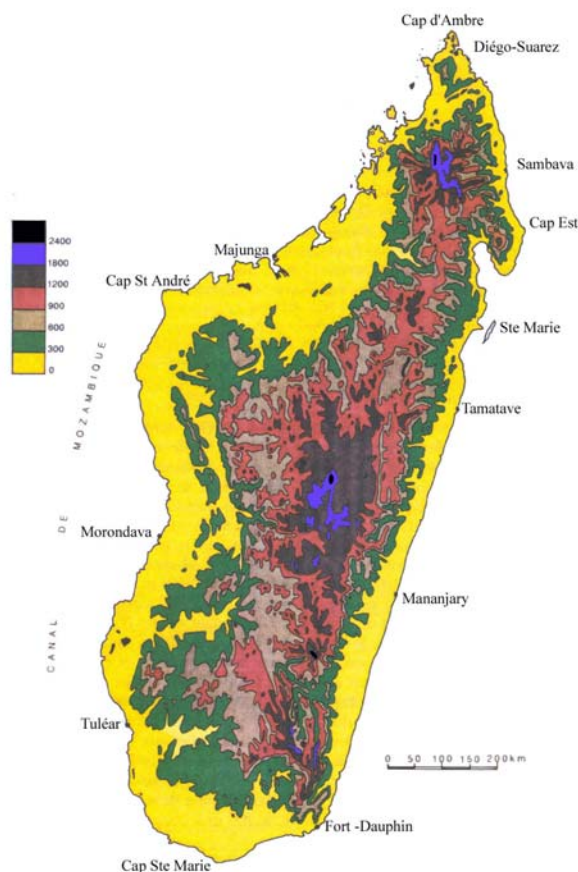


Figure 2: carte du relief de Madagascar (d'après Chaperon *et al.*, 1993)

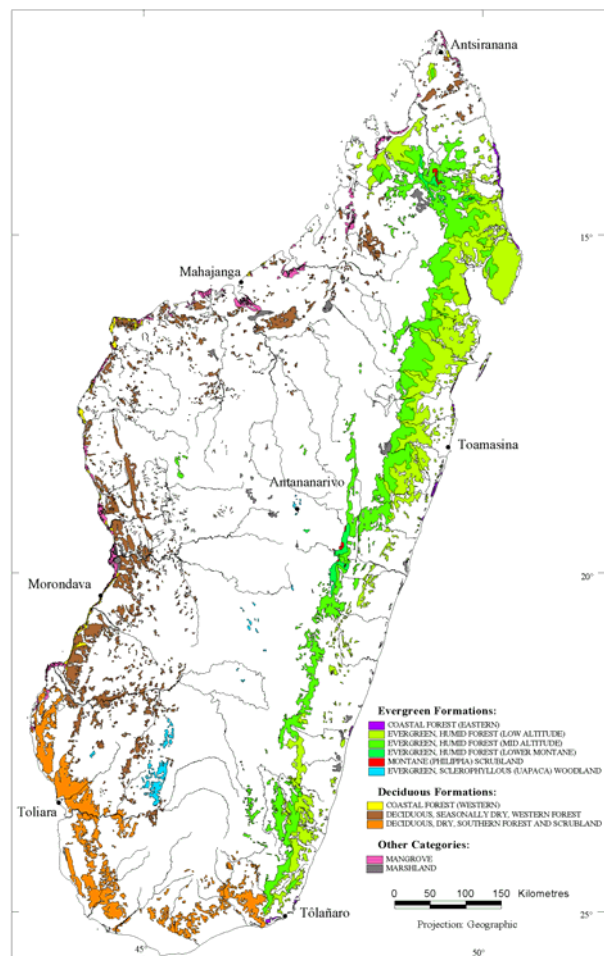


Figure 3: carte des formations végétales primaires de Madagascar (carte extraite du site internet du Royal Botanic garden, Kew)

La faune et la flore de Madagascar sont uniques tant par l'exceptionnelle diversité de certains groupes que par d'immenses lacunes. Le taux d'endémisme spécifique est très élevé dans la plupart des lignées: il atteint près de 100% chez les lémuriens, les caméléons ou les pandanus, il est supérieur à 90% chez les batraciens, les palmiers ou les orchidées. Globalement les zoologistes estiment que 90% des espèces et 70% des genres sont endémiques de Madagascar (Paulian, 1996). Après un bref séjour de quatre mois à la fin du XVIII^{ème} siècle, J.-P. Commerson eut ces écrits désormais célèbres: *"C'est à Madagascar que je puis annoncer aux naturalistes qu'est la véritable terre promise pour eux. C'est là que la Nature semble s'être 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"*. Qu'aurait-il écrit s'il avait été un spécialiste des Ephéméroptères!

L'originalité de la faune malgache tient d'abord aux lignées archaïques qui ont réussi à se maintenir, alors qu'elles sont désormais éteintes dans le reste du monde; le cas le plus spectaculaire est bien sûr les lémuriens. D'autres groupes ont évolué de manière extrême profitant de l'absence de prédation ou de niches écologiques libres; les exemples sont à chercher chez les mangoustes où le fossa (*Cryptoprocta ferox*) joue le rôle écologique des grands félins, ou chez les Ephéméroptères où la quasi-absence de poissons prédateurs a permis l'évolution vers un gigantisme ou des adultes inaptes au vol (Ruffieux *et al.*, 1998).

La grande réussite de certains groupes ne doit pas occulter l'absence d'autres. La proximité de Madagascar et de l'Afrique rend d'autant plus flagrantes les lacunes de la faune malgache: absence des ruminants, des félins et des primates par exemple.

1.2 Dérive des continents¹

Tout comme l'Amérique du Sud, l'Afrique, l'Inde, l'Australie et l'Antarctique, Madagascar est l'une des plaques continentales issues de la fragmentation du super-continent Gondwana (Fig. 4). L'absence de données magnétiques pour le bassin du Mozambique et le bassin des Somalies rendait, jusque dans les années 1980, très hypothétique une reconstruction des mouvements et de l'origine de Madagascar. La connaissance des déplacements des plaques gondwaniennes dépend directement de la reconstruction de l'expansion de l'Océan Indien. L'enregistrement du magnétisme terrestre par les couches supérieures de la croûte océanique constitue l'outil essentiel pour reconstituer l'histoire d'un océan. La cartographie magnétique de l'Océan Indien est suffisamment bien connue actuellement pour permettre de retracer l'histoire de Madagascar. Sa position initiale se trouvait située entre la côte actuelle du Kenya et de l'Inde. La position exacte le long de la côte actuelle de l'Inde n'a pas encore pu être clairement déterminé.

¹ D'après Fröhlich, 1996 et Battistini, 1996



Figure 4: carte du Gondwana

Le Gondwana a commencé à se fracturer durant le Jurassique. Madagascar s'est séparé des côtes africaines, il y a 165 M.a. entraînant avec lui les plateaux des Seychelles et du Dekkan. La migration vers le Sud se serait arrêtée vers -125 M.a. Le canal du Mozambique a déjà sa largeur actuelle. Une nouvelle dorsale s'installe vers -110 M.a. détachant le bloc indo-malgache du bloc australo-antarctique, puis séparant définitivement, vers -85M.a., Madagascar des Seychelles et de l'Inde. Le plateau du Dekkan poursuit alors une migration très rapide vers le Nord, se séparant du plateau sécheyllois (vers -60 M.a.), puis entrant en collision avec l'Eurasie (-50 M.a.). L'activité de cette dorsale aurait bloqué Madagascar dans sa position actuelle, le comprimant contre le canal du Mozambique et provoquant une activité volcanique importante.

1.3 Géologie²

Madagascar est constitué par un vieux socle cristallin métamorphique précambrien qui affleure sur les deux tiers de la surface de l'île; il disparaît à l'Ouest sous les dépôts sédimentaires des bassins de Morondava et Majunga. D'importantes fractures ont cassé ce socle à partir de la fin du Crétacé; ces fractures sont orientées selon la longueur de l'île, soit grossièrement nord-sud. Elles déterminent le relief et la forme de Madagascar; nous leur devons en particulier le soulèvement des Hauts-Plateaux, le grand escarpement oriental, la dépression du lac Aloatra et la baie d'Antongil. Cette tectonique cassante est accompagnée par un volcanisme fissural basaltique. Ces fractures entraînent une dissymétrie marquée de l'île: la pente est brutale à l'Est et nettement plus progressivement vers l'Ouest. Il en résulte également

² D'après Battistini, 1996

une dissymétrie du réseau hydrographique; la ligne de partage des eaux se situe à 1/3 de la côte orientale et 2/3 de la côte occidentale.

Une activité volcanique importante s'est déroulée durant l'ère tertiaire, en particulier pendant le pliocène et s'est poursuivie au quaternaire. Les principaux centres de volcanismes sont l'Ankaratra (2643 m) et la Montagne d'Ambre (1475 m).

1.4 Le réseau hydrographique³

Le réseau hydrographique malgache est dense. Il est composé de nombreux grands fleuves, mais aussi des petits cours d'eaux dans la partie montagneuse de l'île. L'une des originalités du réseau hydrographique malgache est le nombre élevé de rivières aux courants lents, situées sur les Hautes Terres entre 800 et 1400 m d'altitude (rivières potamiques d'altitude).

Nous pouvons distinguer trois grands types de fleuves et rivières à Madagascar (Fig. 5):

- Les cours d'eau de la Côte est sont courts et bien alimentés toute l'année. Leur pente est généralement importante dans la partie supérieure de leur cours. Ils forment des bassins de taille moyenne (entre 2000 et 8000 km²). Avec une superficie de près de 18 000 km², le Mangoro constitue une exception. L'ensemble des bassins de la Côte est représentent un quart de la surface du pays.
- Les longs fleuves de l'Ouest (Mahajamba, Betsiboka, Tsiribihina, Mangoky, Onilahy) prennent leur source sur les Hautes Terres. Ils ont un régime des eaux très contrasté avec des crues importantes pendant la saison chaude et des étiages hivernaux. Ils forment des très grands bassins qui couvrent les 2/3 du territoire.
- Dans l'extrême Sud, les fleuves sont pratiquement à sec pendant une grande partie de l'année, leur écoulement est essentiellement hyporéique durant la saison sèche. Il s'agit en particulier du Mandrare, de la Manambovo et de la Menarandra. Ils correspondent à un peu moins de 10% de la surface totale.

Les Bassins du Tsaratanana et de la Montagne d'Ambre sont formés par des rivières similaires à celles de la Côte est.

Les autres milieux dulçaquicoles sont les lacs, les mares et les marécages, régulièrement transformés en rizières. Ils sont surtout présents sur les Hautes Terres et dans les régions côtières. Les principaux lacs sont le lac Itasy et le lac Aloatra. Même en période de hautes eaux, l'ensemble du milieu lentique continental de Madagascar ne représente que 0.3 % de la superficie totale de l'île (Elouard & Gibon, 2002).

³ D'après Chaperon *et al*, 1993

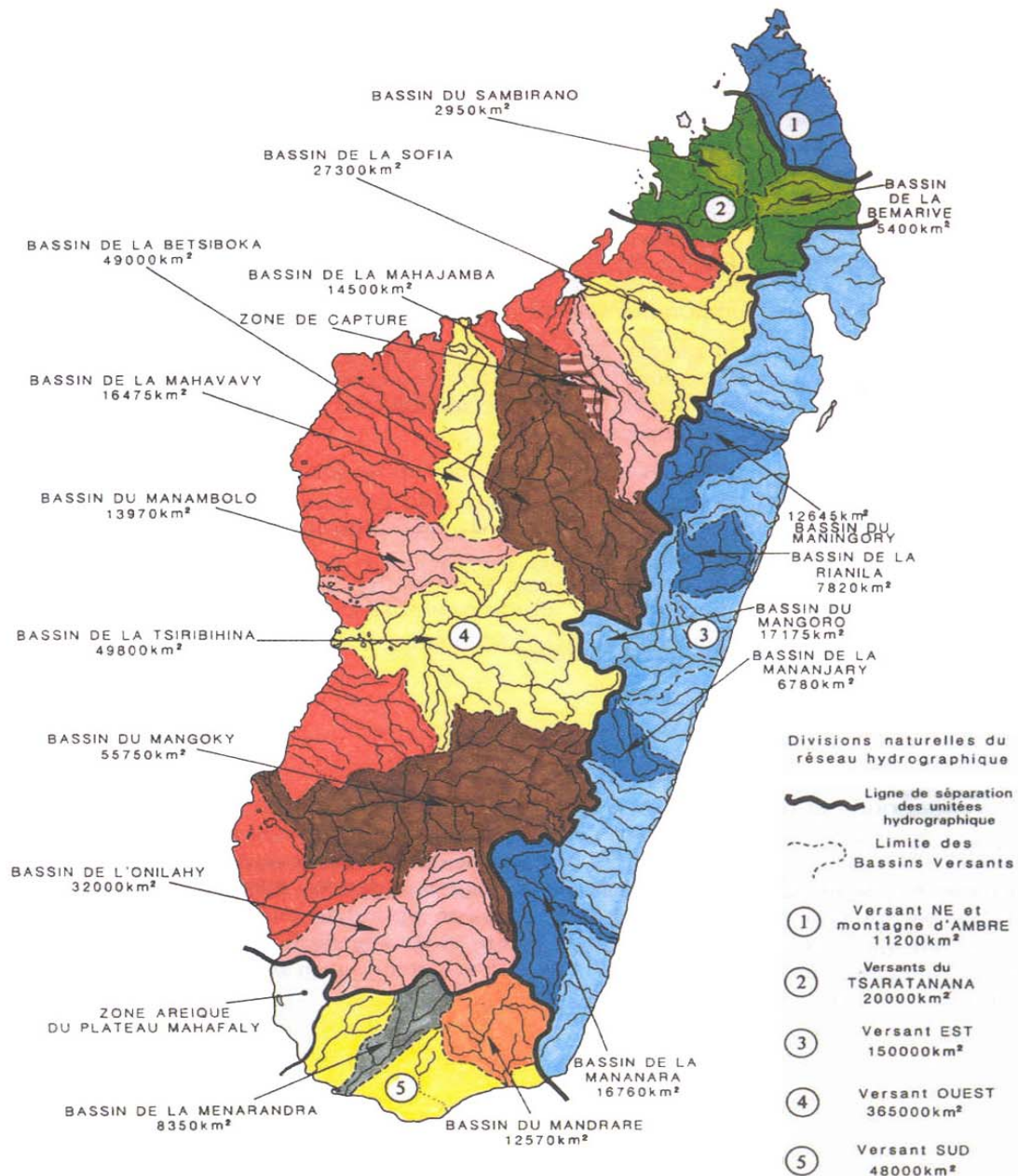


Figure 5: Réseau hydrographique et principaux bassins fluviaux malgaches (d'après Chaperon *et al.*, 1993)

1.5 Climat

L'un des facteurs qui doit être invoqué en priorité pour expliquer la grande originalité faunistique et floristique à Madagascar est sans doute la diversité des milieux. Or cette diversité est en grande partie due à la variété des climats: Madagascar est une véritable mosaïque climatique, depuis le tropical humide, au semi-aride sub-méditerranéen, en passant par le tropical montagnard.

Trois grandes masses d'air influencent de manière déterminante le climat à Madagascar. L'air maritime tropical indien, générateur de l'alizé, concerne Madagascar toute l'année; il est engendré par un anticyclone centré sur les Mascareignes. Il provoque de fortes précipitations

sur la Côte est. L'air tropical chaud et très humide engendre la mousson qui atteint Madagascar durant la saison chaude. Le troisième courant tropical maritime atlantique alimente des dépressions et des anticyclones mobiles qui peuvent atteindre le Sud de Madagascar en saison fraîche (Battistini, 1996).

Lorsque l'air tropical maritime indien et l'air équatorial entre en contact, ils forment une zone de convergence intertropicale, créant ainsi un temps instable et pluvieux. C'est le long de cette zone de convergence que prennent naissance les cyclones qui dévastent régulièrement Madagascar.

La répartition de la pluviométrie est essentiellement influencée par sa dissymétrie orographique. Le versant oriental de l'île reçoit partout plus de 1600 mm de précipitations annuelles; ce niveau peut localement dépasser les 4 mètres, voire dans les cas extrêmes atteindre jusqu'à 8 m. Le record de précipitations journalières est de plus de 500 mm. Le Nord-ouest, exposé à la mousson, reçoit aussi plus de 1600 mm par année. La moyenne annuelle des précipitations des Hautes Terres et de l'Ouest est comprise entre 800 et 1600 mm. La pluviosité diminue progressivement vers le Sud-ouest pour atteindre son minimum au Cap Ste Marie avec moins de 380 mm (Chaperon *et al.*, 1993).

2. Biodiversité et biotypologie des eaux continentales malgaches⁴

Le programme *Biodiversité et biotypologie des eaux continentales malgaches* a débuté en 1991 sous l'égide de l'ORSTOM (Institut de Recherche scientifique pour le développement en coopération, France, actuel IRD) et du CNRE (Centre National de Recherche de l'Environnement, Madagascar). Pour mener à bien ce programme, l'ORSTOM et le CNRE ont créé une structure commune le *Laboratoire de Recherche sur les Systèmes Aquatiques et leur Environnement (LRSAE)*.

Les objectifs principaux de ce programme sont:

- L'établissement d'un inventaire biologique. Comme les connaissances de la faune dulçaquicole étaient, au moment du lancement de ce programme, encore très lacunaires, la première étape consista donc en un travail impressionnant de systématique et de description. La présente étude en constitue l'une des facettes.
- La cartographie des localités de capture de chaque espèce à l'aide d'une base de données géoréférencées.
- L'étude de l'endémisme insulaire et local.
- L'étude biotypologique aboutissant à la mise en évidence des principales régions et associations faunistiques.

Le choix de Madagascar pour ce programme s'explique et se justifie pour plusieurs raisons:

- Madagascar possède une grande variété d'habitats aquatiques due à son relief et aux conditions météorologiques.
- La faune et la flore malgaches présentent une importante richesse spécifique; elles possèdent un taux d'endémicité très élevé.
- Les écosystèmes sont menacés d'une rapide disparition liée à la déforestation intensive de l'île.
- La plupart des groupes n'ont pas fait l'objet d'étude systématique importante. Les rares espèces connues ne sont décrites que sur la base d'un nombre réduit d'individus provenant de la station-type.

2.1 Méthodes d'échantillonnage

La majorité des insectes dits aquatiques ne sont en fait inféodés aux milieux aquatiques que pour une partie de leur cycle de développement: en général, le stade larvaire est aquatique, alors que le stade imaginal est aérien.

Les Ephéméroptères et Trichoptères adultes ont été principalement capturés à l'aide de pièges lumineux. Le piège est constitué d'une lumière blanche émise par un Lumogaz et d'une lumière UV émise par un tube néon. Le dispositif est installé sur un bac contenant de l'eau savonneuse. Les imagos sont attirés par la lumière et tombent dans le bac, où ils sont ensuite récoltés. Ce type de piège est particulièrement efficace dans les pays chauds, où l'essentiel des vols ont lieu à l'aurore et au crépuscule. Les insectes qui ont une activité diurne ne sont pas attrapés par ce type de piège. Pour avoir un échantillonnage aussi exhaustif que possible, il est nécessaire de compléter le piège lumineux par une chasse à vue à l'aide d'un filet durant la journée.

⁴ D'après Gibon, 2001 et Elouard & Gibon 2002

L'ensemble des biotopes qui composent le lit d'une rivière ont été prospectés afin d'obtenir un échantillonnage aussi exhaustif que possible de la macrofaune aquatique. Les macroinvertébrés sont récoltés dans les rochers, pierres, sables, feuilles à l'aide d'un filet troubleau. Les herbiers sont échantillonnés à l'aide d'une passoire. Nous n'avons fait que des prélèvements qualitatifs; nous ne possédons pas de données quantitatives ou semi-quantitatives.

Deux périodes présentent les conditions les plus favorables pour l'échantillonnage tant des larves que des adultes: avant la saison des pluies (octobre à novembre) et après la saison des pluies (fin mars à mi-mai). Si la récolte des différents stades des espèces bivoltines ou plurivoltines ne pose pas de problèmes majeurs, il n'en est pas de même pour les taxa univoltins qui présentent généralement des émergences massives et synchronisées (*Cheirogenesia* (Palingeniidae), *Probosciodoplocia* (Polymitarciidae), voire certains genres de Baetidae tel qu'*Edmulmeatus*).

2.2 Stations prospectées

Cinquante-sept bassins et groupes de bassins, sur les 107 que compte Madagascar, ont été échantillonnés. Ils représentent néanmoins l'essentiel des biotopes et des milieux lotiques de Madagascar. Près de 900 prélèvements dans 595 stations ont été effectués (Fig. 6). Deux constatations peuvent être faites en relation avec la distribution des stations. La répartition des stations semble se concentrer le long de certains axes ou autour de certains points. La raison en est simple: le réseau routier à Madagascar est tellement délabré que seules certaines grandes voies sont praticables, limitant drastiquement le nombre des rivières accessibles. La distribution n'est pas homogène sur l'ensemble de l'île: d'une part la partie orientale a été nettement plus échantillonnée que la partie occidentale; d'autre part, la partie située au Sud de la capitale a été mieux prospectée que la partie située au Nord, exception faite de la région de la Montagne d'Ambre et de Marojejy. La dissymétrie Est-Ouest s'explique par la plus grande hétérogénéité des milieux à l'Est qu'à l'Ouest. L'interruption aussi brutale qu'inopinée du programme *Biodiversité et biotypologie des eaux continentales malgaches* a eu pour conséquence que la partie nord de l'île n'a pu être que très partiellement échantillonnée; en particulier des zones comme la presqu'île de Masoala, les massifs du Sambirano et du Tsaratanana n'ont pratiquement pas été prospectées, en dépit de leur grande richesse potentielle.

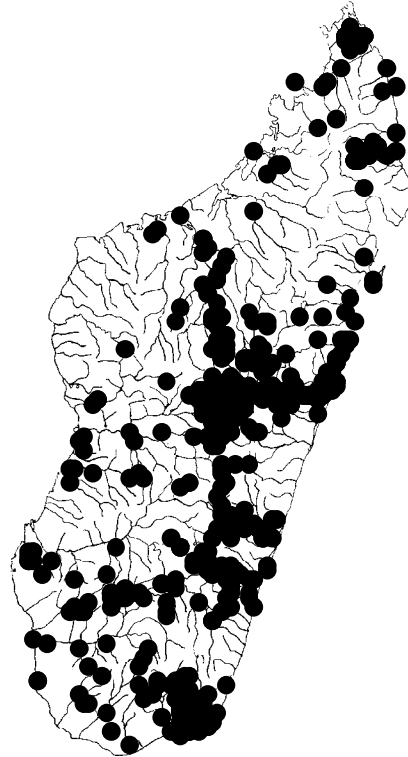


Figure 6: Stations échantillonnées par le programme "Biodiversité et biotypologie des eaux continentales malgaches"

2.3 Groupes étudiés

Pour des raisons évidentes de temps, d'effectif et surtout de niveau de connaissance systématique trop lacunaire, le programme *Biodiversité et biotypologie des eaux continentales malgaches* ne pouvait tenir compte de l'ensemble de la macrofaune. Si tous les macroinvertébrés ont été récoltés, ce sont principalement les groupes suivants qui ont été étudiés: Trichoptères, Ephéméroptères, Plécoptères, Mégaloptères, Diptères (Simuliidae, Blephariceridae et Ceratopogonidae) ainsi que les macrocrustacés (Ecrevisses, Crabes et Crevettes). Plus de 1000 espèces nouvelles ont été recensées au cours de ce programme, mais seulement environ 200 d'entre elles ont été décrites à ce jour.

3 Les Ephéméroptères

Les Ephéméroptères sont considérés comme l'ordre d'insectes ailés le plus archaïque. Ils forment avec les Odonates (libellules) le groupe des Paléoptères. Ce groupe se distingue de tous les autres insectes ailés par leur incapacité à replier leurs ailes sur leur abdomen au repos. Des études récentes ont montré que ce groupe est probablement paraphylétique; les Ephéméroptères seraient en fait le groupe frère de tous les autres insectes ailés (Beutel & Gorb, 2001). Leur origine date de la fin de l'ère primaire; ils sont probablement apparus au cours du Carbonifère (-345 à -280 M.A.) (Demoulin, 1956; 1981). Ils ont atteint leur maximum de diversité durant l'ère secondaire (Jurassique et Crétacé). Toutes ces espèces appartiendraient à des familles éteintes (Hubbard, 1987).

L'ordre des Ephéméroptères est, et a probablement toujours été, un groupe de taille modeste (Demoulin, 1981). Il comprend actuellement environ 2500 espèces réparties en plus de 400 genres (Brittain & Sartori, sous-presse). Ces nombres doivent être pris avec circonspection, car comme nous le verrons par la suite, la systématique des éphémères est en pleine évolution et la connaissance de nombreuses faunes encore très lacunaire. Ainsi entre 1976 et 1990, le nombre de genres valide a passé de 231 à 371 (Hubbard & Peters, 1976; Hubbard, 1990), pour atteindre actuellement plus de 420.

3.1 Morphologie

Les éphémères sont des insectes à métamorphoses dites incomplètes; leur développement comporte quatre stades distincts: l'œuf, la larve (également appelé nymphe dans les pays anglo-saxons), la subimago et l'imago. Le stade subimaginal est un stade ailé qui n'existe que chez les éphémères.

3.1.1 L'œuf

Les œufs d'éphémères ont une forme ronde ou ovale; leur taille est très réduite (en moyenne 0.2 mm x 0.1 mm, mais certaines espèces peuvent avoir des œufs qui excèdent 0.4 mm, voire 2 mm chez *Dolania*). Ils possèdent un certain nombre de caractéristiques qui peuvent avoir une valeur taxonomique importante; il s'agit de la capsule polaire, de la structure de la surface chorionique, des structures accessoires d'attachement et du micropyle (Koss, 1970; 1973) (Fig. 7). Des clés d'identification ont été construites uniquement sur les caractères des œufs; ces caractères peuvent s'avérer extrêmement utiles en particulier pour des femelles adultes qui ne possèdent pas de caractères distinctifs, ainsi que pour faire l'association entre les larves et adultes de certaines espèces. Exception faite du genre *Guloptiloides*, les œufs de Baetidae sont recouverts d'une gangue de mucus qui masquent leurs caractères morphologiques (Gattolliat & Sartori, 2000b). Ils ne présentent donc pas d'intérêt pour l'étude taxonomique de cette famille.

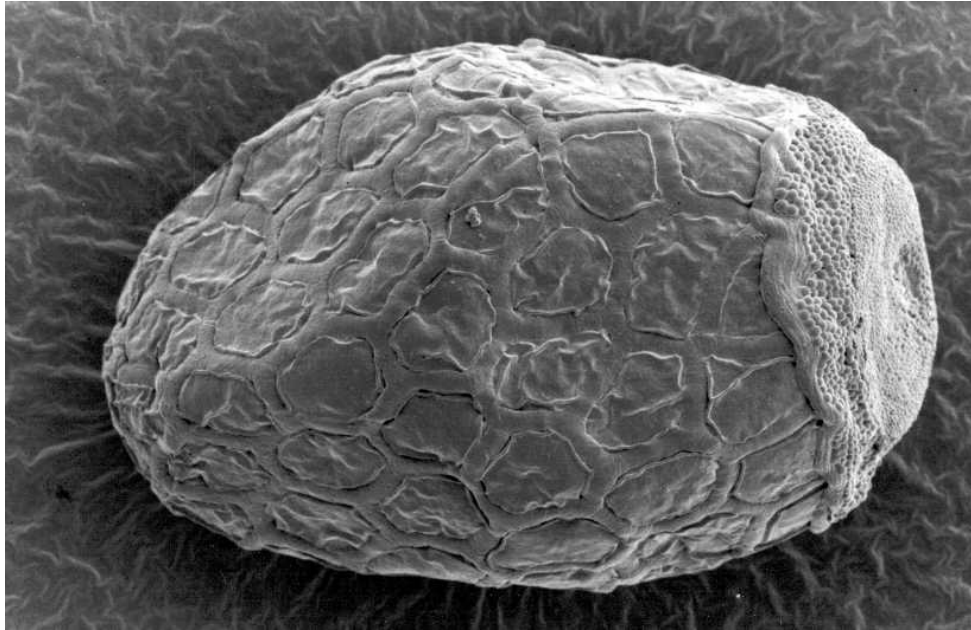


Figure 7: Œuf de Tricorythidae.

3.1.2 La larve

Les larves d'éphémères sont formées de trois parties distinctes: la tête, le thorax et l'abdomen avec leurs appendices respectifs (Fig. 8). La forme générale de la larve peut être cylindrique ou aplatie.

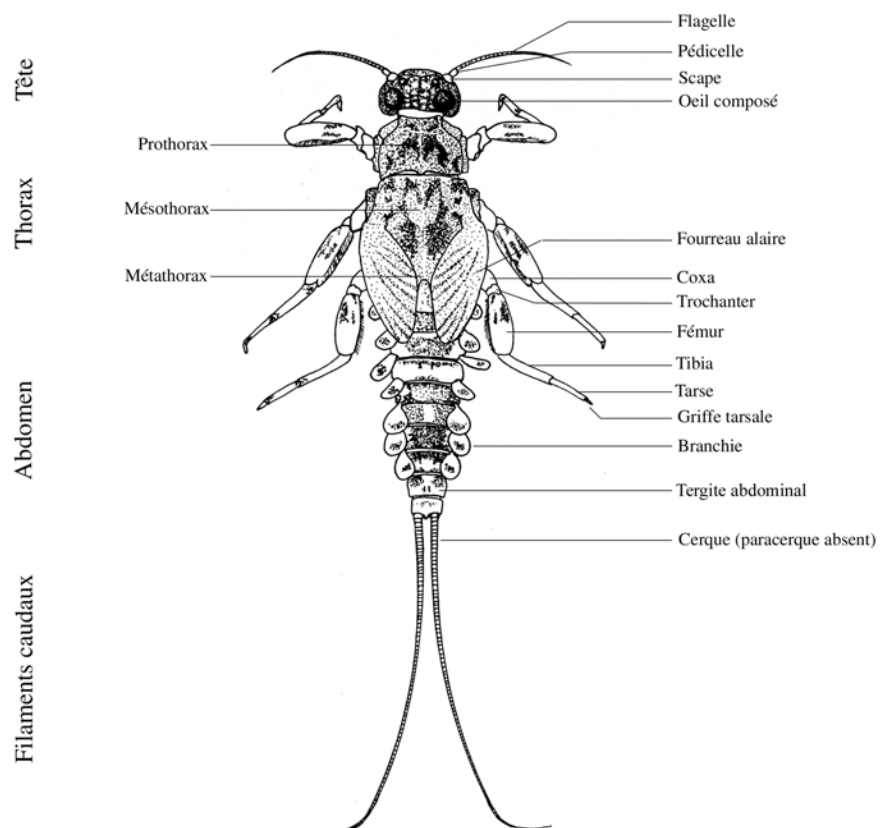


Figure 8: Habitus d'une larve d'Ephéméroptère en face dorsale (*Afroptiloides delphinae*, Gattolliat 2000)

La tête: Elle possède deux grands yeux composés en position dorsale ou latérale. La taille des yeux permet en général de distinguer le sexe des larves: les mâles ont des yeux nettement plus grands que ceux des femelles. Entre les yeux se trouvent les trois ocelles: un central et deux latéraux. Les antennes sont de longueur très variable d'une famille à l'autre. Elles sont formées par le scape, le pédicelle et le flagelle. Les pièces buccales sont constituées de 7 pièces principales (Fig. 9). Le labre, ou lèvre supérieure, occupe une position frontale, sa forme est grossièrement rectangulaire avec la marge distale qui présente une émargination plus ou moins marquée. Sous le labre se trouvent les mandibules. Elles sont asymétriques, portant les incisives sur la partie apicale externe et la mola sur la partie apicale interne. Les maxilles sont également paires et symétriques. Elles sont constituées par une couronne qui supporte des structures de formes variables (peignes, brosses ou dents), plusieurs rangées de soies et d'un palpe de deux ou trois segments plus ou moins régressé. L'hypopharynx est situé au milieu de la bouche; il est formé par un lobe médian appelé lingua et de deux lobes latéraux appelés superlingua. Il s'agit de la pièce buccale la moins sclérifiée. Le labium ou lèvre inférieure, est constitué d'un mentum qui portent les glosses et les paraglosses. Ces quatre pièces peuvent être plus ou moins fusionnées ou réduites. Deux palpes labiaux viennent se fixer à la base du mentum.

Le thorax: Le thorax se divise en trois parties distinctes: le pro- , le méso- et le métathorax. Le prothorax ne porte qu'une paire de pattes, alors que le méso- et le métathorax ont chacun une paire de pattes et une paire de fourreaux alaires. Chez certaines espèces, la seconde paire d'ailes peut être vestigiale ou complètement régressée. Les pattes sont formées de cinq articles: la coxa, le trochanter, le fémur, le tibia et le tarse. Les tarsi sont totalement fusionnés et munis d'une seule griffe.

L'abdomen: L'abdomen est formé de dix segments. Chaque segment est composé d'une plaque dorsale appelée tergite et d'une plaque ventrale appelée sternite. Le dixième sternite est réduit à deux petites plaques rectangulaires appelées paraproctes. Le dixième tergite porte deux longs cerques et un paracerque qui peut être secondairement réduit à un seul segment. Originellement, les trachéobranches sont présentes sur les segments 1 à 7; mais dans de nombreuses lignées, on peut observer une réduction de leur nombre. Leur position est généralement latérale; chez certains taxa, elles sont rabattues sur les tergites ou prennent une position ventrale. La forme des trachéobranches est extrêmement variable: une ou deux lamelles superposées, plus ou moins découpées, ramifiées, frangées. Le type le plus archaïque correspond probablement à une lamelle simple indivise. La forme des trachéobranches a un rôle taxonomique très important.

Même si la forme générale des larves varie de manière importante d'une famille à l'autre, il existe quelques caractères bien visibles qui permettent de reconnaître de manière certaine un éphémère: la présence de trois filaments caudaux (le paracerque peut parfois être réduit à un segment), de trachéobranches sur l'abdomen, de griffes tarsales simples et un mésothorax nettement plus développé que le métathorax (Demoulin, 1981).

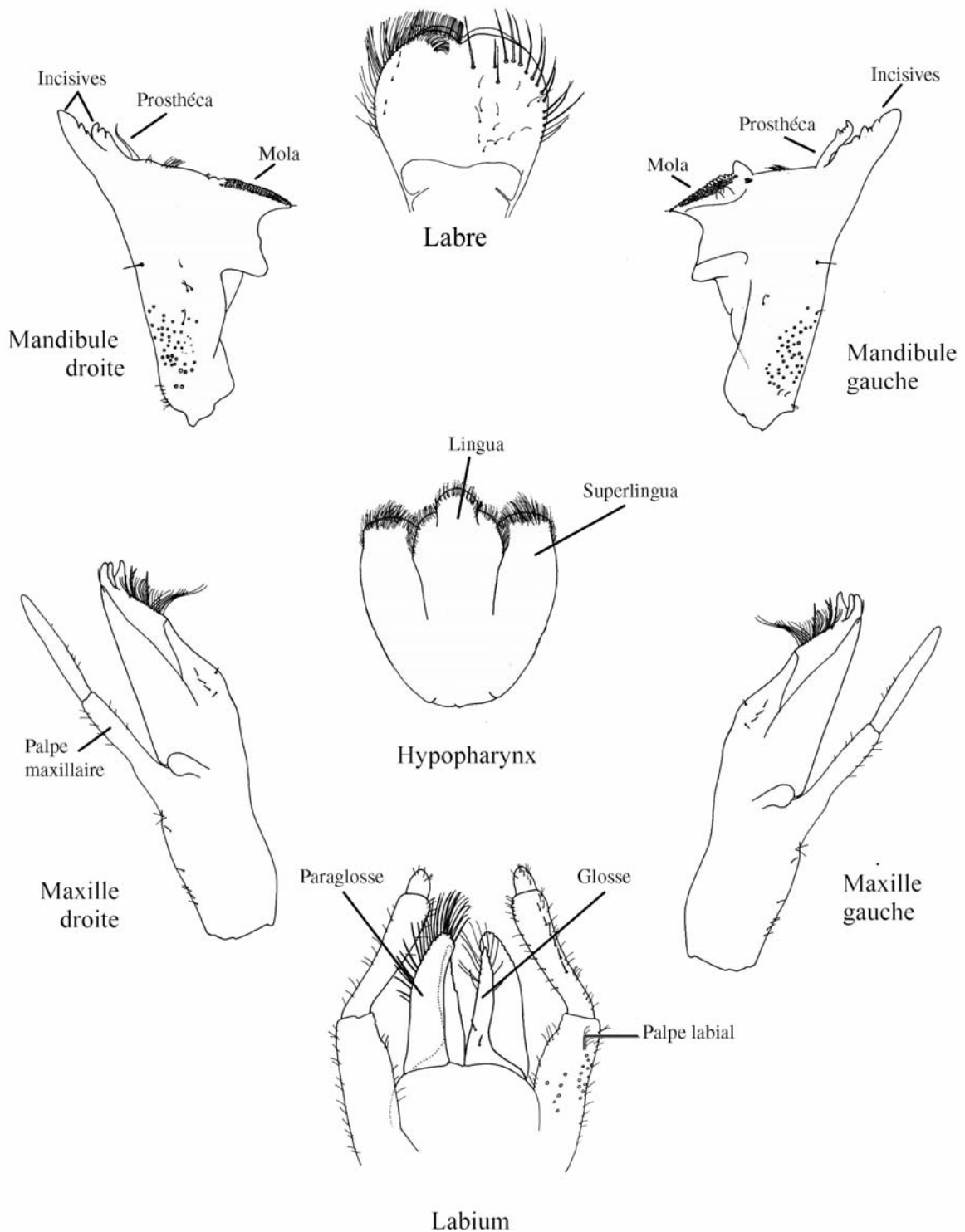


Figure 9: Pièces buccales des Ephéméroptères (*Afroptiloides spinosum*, Gattolliat 2000)

3.1.3 Les adultes: la subimago et l'imago

Les adultes sont de forme allongée. Au repos, ils se reconnaissent facilement à leurs ailes transparentes maintenues verticalement et à leur deux ou trois longs filaments caudaux.

Comme pour la larve, le corps de l'adulte est divisé en trois parties: la tête, le thorax et l'abdomen.

La tête: Elle est petite et rectangulaire (Fig. 10). Elle porte deux yeux composés de chaque côté de la tête. Chez la plupart des espèces, les yeux des mâles sont nettement plus grands et plus colorés que chez les femelles, c'est en particulier le cas chez les Baetidae, les Leptophlebiidae et les Ephemerellidae. Les pièces buccales sont vestigiales et non fonctionnelles.

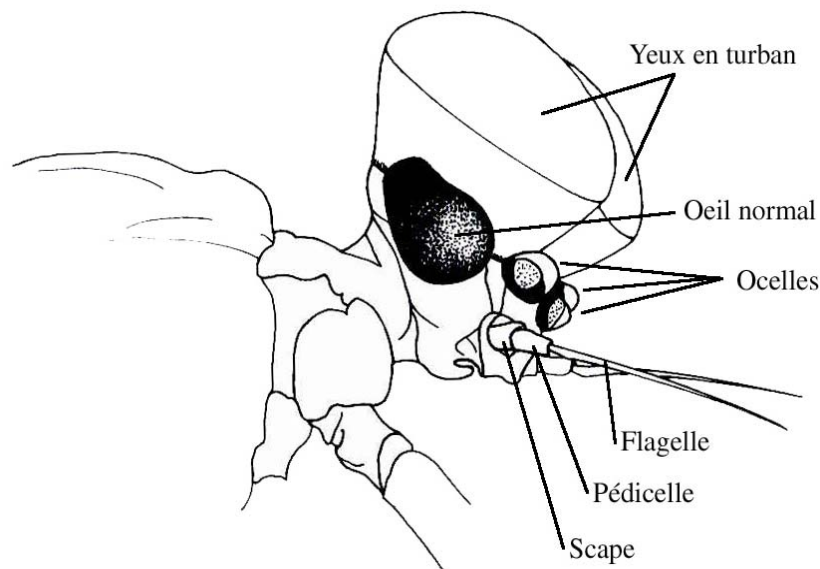


Figure 10: Tête d'Ephéméroptère mâle adulte en vue latérale (*Rheoptilum arni*, Gattolliat, 2001)

Le thorax: Comme chez les larves, le thorax se divise en trois parties; le mésothorax est nettement plus développé que le pro- ou le métathorax. Les trois paires de pattes sont formées par une hanche qui vient se rattacher à la région pleuro-sternale, un trochanter court, un fémur et un tibia longs et un tarse formé de 4 ou 5 articles. Le dernier segment des tarsi, également appelé transtarse, portent deux griffes. De nombreuses lignées présentent une fusion et une réduction des tarsi; les tibias et tarsi peuvent également se fusionner. Chez les mâles, les pattes prothoraciques sont généralement de très grande taille.

Les ailes sont de taille très inégale (Fig. 11): la seconde paire est réduite (voire absente) et ne dépasse pas, chez les espèces actuelles, la moitié de la première paire. La nervation alaire des éphémères est complète: les nervures longitudinales sont alternativement concaves et convexes (positives et négatives). Elle est donc pliée en éventail à l'intérieur du fourreau alaire. Les nervures transverses sont plus ou moins abondantes suivant la lignée évolutive. Elles peuvent s'anastomoser pour donner des petites intercalaires marginales.

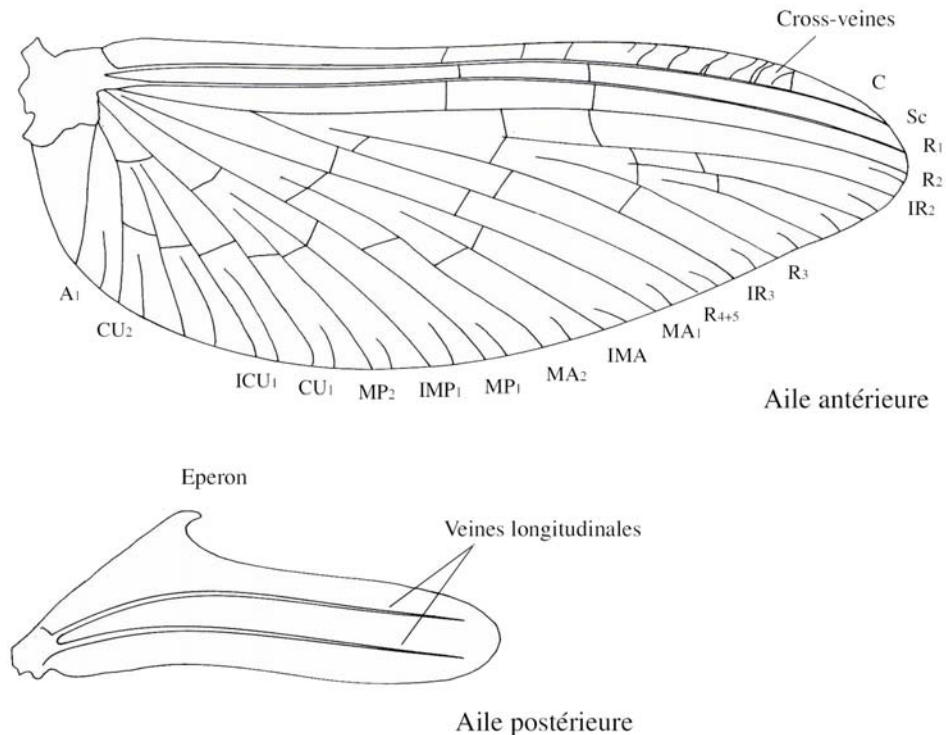


Figure 11: Aile antérieure et postérieure d'Ephéméroptère adulte (*Rheoptilum arni*, Gattolliat, 2001)

L'abdomen: Il est constitué de dix segments. Les neuf premiers sont très semblables entre eux; ils sont formés d'un tergite et d'un sternite. Le dixième sternite est réduit à une plaque subanale chez la femelle ou subgénitale chez le mâle. Chez le mâle, la partie distale du neuvième segment porte deux forceps appelés gonopodes; ils sont composés de trois à quatre segments plus ou moins fusionnés. Sous la plaque subgénitale se trouvent les lobes péniers qui sont plus ou moins visibles et qui peuvent être membraneux (comme chez les Baetidae) ou sclérifiés. Les oviductes aboutissent en un pore génital situé entre les sternite 7 et 8. Le pore génital peut être recouvert par la plaque subgénitale.

L'abdomen se termine par deux ou trois filaments caudaux. Les cerques latéraux sont toujours présents. Le paracerque peut être présent, réduit ou absent. La longueur du paracerque peut être égale voire supérieure à celle des cerques. Le paracerque peut disparaître au cours du passage du stade larvaire au stade adulte; l'inverse ne peut par contre pas se produire. Ces variations sont parfois liées aux sexes; elles ont toujours une valeur taxonomique.

La subimago est un stade qui n'est présent que chez les Ephéméroptères. Elle présente toutes les caractéristiques de l'imago, mais de manière moins développée. Elle se différencie principalement par sa coloration nettement plus terne, due à la semi-transparence de la cuticule. Cette apparence assombrie est en particulier visible sur les ailes qui paraissent opaques, par opposition aux ailes des imagos qui sont généralement hyalines. La marge postérieure des ailes des subimagos est frangée, ces soies ne sont plus présentes chez les imagos sauf chez les Caenidae et les Tricorythidae. Les pattes ne sont pas encore totalement développées chez la subimago, en particulier les protibias et protarses des mâles. Les yeux composés des mâles sont également de plus petite taille chez la subimago que chez l'imago (Edmunds & McCafferty, 1988).

Sauf exception, les subimagos sont encore sexuellement immatures. Les génitalia ne sont pas encore totalement développés: les forceps des mâles sont courts et trapus, la plaque subgénitale des femelles est absente ou seulement partiellement développée.

3.2 Biologie

Une femelle pond en moyenne entre 700 et 2000 œufs. Certaines femelles peuvent avoir plus de 6000 œufs (*Ephemera sp.*) voire plus de 12 000 (*Palingenia sp.*) alors que certaines espèces d'Heptageniidae ne pondent guère plus d'une centaine d'œufs. Comparativement à celles des autres insectes et exception faite des insectes sociaux, la fécondité des femelles d'éphémères est très élevée.

L'éclosion des œufs donne naissance à des larvules ne dépassant pas un millimètre de long; elles ne possèdent pas encore de branchies. Les œufs de certaines espèces de *Cloeon* éclosent dès qu'ils rentrent en contact avec l'eau. Chez d'autres d'espèces, l'éclosion n'aura lieu qu'après une diapause hivernale. La taille des larves va augmenter lors de chaque mue; leur croissance n'est donc pas continue. Les éphémères sont les insectes qui possèdent le plus grand nombre de stades larvaires. Le nombre de mues nymphales est compris entre 10 et 50 (Brittain, 1982; Ruffieux *et al.*, 1997). Ce nombre n'est pas constant au sein d'une même espèce, même lorsque les conditions environnementales sont identiques (Brittain, 1976). La seule méthode pour déterminer de manière fiable le stade de développement d'une larve consiste à monter entre lame et lamelle une coupe fine de l'organe de Palmen (Ruffieux *et al.*, 1996). L'utilisation de la taille ou des caractères morphologiques ne peut se faire que lorsque les conditions environnementales sont suffisamment homogènes; il est alors possible de regrouper les larves en catégorie qui comptent plusieurs stades larvaires distincts (Brittain, 1982). Les larves au dernier stade se reconnaissent à leurs fourreaux alaires noirs, qui contiennent des ailes entièrement formées, pliées en éventail très serré. La coloration du corps est également nettement plus contrastée.

Les larves d'éphémères sont présentes dans presque tous les types de milieux dulçaquicoles. Ils forment une part importante du benthos des eaux courantes, des étangs et mares ainsi que des berges des lacs. C'est toutefois dans les eaux courantes où se trouve la plus grande diversité. Les larves présentent de très nombreuses adaptations morphologiques notamment pour s'adapter aux courants rapides (Gattolliat, 2000; 2001b).

Les larves d'éphémères peuvent être classées suivant leur morphologie. Cinq types différents peuvent être mis en évidence: nageur, agrippeur, rampant, grimpeur et fouisseur (Studemann *et al.*, 1992).

- **Larves nageuses:** elles se trouvent principalement dans la végétation aquatique et sur le fond, dans les eaux stagnantes ou à faible courant. Le corps est allongé, fusiforme. Elles se déplacent rapidement par des mouvements d'ondulation de l'abdomen. Il s'agit notamment de la plupart des genres de Baetidae (*Afroptilum*, *Xyrodromeus*, *Cloeon* ...).

- **Larves agrippeuses:** elles colonisent les zones des rivières où le courant est important. Comme les larves nageuses, les larves agrippeuses sont capables de nager assez rapidement, elles préfèrent toutefois rester en contact avec le substrat auquel elles s'accrochent fermement. De nombreuses espèces présentent un aplatissement dorso-ventral caractéristique (Heptageniidae notamment), alors que d'autres ont développé un hydrodynamisme très poussé (*Afroptiloides* ou *Rheoptilum* chez les Baetidae).

- **Larves grimpeuses:** ce sont de mauvaises nageuses qui vivent principalement dans la végétation des eaux calmes. Les Ephemerellidae sont les représentants type de cette catégorie.

- **Larves rampantes:** Ce sont également de mauvaises nageuses, mais contrairement aux larves grimpeuses, elles restent principalement posées sur le substrat. Leur corps est soit allongé avec des longues branchies souples (Leptophlebiidae) ou trapu et de petite dimension avec la deuxième paire de branchies transformées en bouclier pour protéger les autres branchies (Caenidae).

- **Larves fouisseuses:** Ces larves creusent le lit meuble de la rivière. Elles possèdent des pattes puissantes et souvent des mandibules avec de forts prolongements (tusks). Il s'agit en particulier du genre malgache *Cheirogenesis* (Palingeniidae) et des Ephemeridae.

Les larves d'éphémères présentent également un grand nombre d'adaptations suivant le mode de nutrition. La plupart des espèces sont, au moins durant les premiers stades, des collecteurs peu spécialisés. Elles se nourrissent de particules organiques, de bactéries et de champignons qu'elles récoltent dans les interstices du substrat. Leurs pièces buccales présentent peu d'adaptation: la nourriture est amenée dans la bouche à l'aide des palpes maxillaires et labiaux, elle est ensuite compactée par la partie mola des mandibules, puis dirigée vers l'œsophage par l'hypopharynx. Beaucoup d'espèces de Baetidae appartiennent à cette catégorie.

Les larves dites brouteuses récoltent les algues qui recouvrent le substrat. Les nombreuses espèces malgaches de Baetidae (*Xyrodromeus*, *Rheoptilum*, *Cloeodes* p.p. et *Dabulamanzia* p.p.) ont des pièces buccales transformées pour racler les diatomées sur les pierres; elles représentent un cas particulier du type brouteur.

De manière passive ou active, des larves filtrent l'eau pour en extraire des particules nutritives. Les pattes et les branchies peuvent participer au filtrage soit en créant un courant soit en filtrant l'eau. Ces larves possèdent généralement des organes densément ciliés (comme les pattes des genres afro-malgaches *Pseudopannota* ou *Elassoneuria*)

Un nombre restreint d'espèces ont un régime alimentaire nettement plus spécialisé: il s'agit notamment des larves carnivores et herbivores. Les carnivores se nourrissent principalement d'autres invertébrés aquatiques, en particulier des larves de Diptères ou d'éphémères. Ce type d'alimentation est peu courant chez les éphémères; seul quelques genres d'Heptageniidae, de Prosopistomatidae et de Baetidae présentent un tel régime. Les pièces buccales et parfois les pattes se sont adaptées pour saisir, voire déchiqueter les proies.

Quelques larves d'éphémères se nourrissent de macrophytes, notamment le genre malgache *Edmulmeatus* (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997b). Les pièces buccales, en particulier les mandibules, sont très puissantes afin de pouvoir broyer les végétaux.

La larve émerge, passant ainsi du milieu liquide au milieu aérien. Chez certaines espèces, l'émergence est synchronisée; un très grand nombre d'individus émerge simultanément. L'un des exemples les plus frappant est le genre *Hexagenia* dans les grands lacs nord-américains et le cours du Mississippi au cours des années cinquante; les imagos attirés par la lumière des phares venaient s'agglutiner devant les voitures empêchant toute circulation (Fremling, 1973; Edmunds *et al.*, 1976). Cette stratégie a deux avantages principaux. D'une part, le grand nombre favorise la probabilité d'une rencontre entre le mâle et la femelle. D'autre part, la pression de prédation est proportionnellement nettement plus faible. D'autres espèces ont adopté une stratégie différente, les émergences ont lieu tout au long de la saison favorable. C'est le cas en particulier chez le genre *Cloeon*. Ces espèces sont moins tributaires de conditions environnementales ponctuellement défavorables.

L'émergence proprement dite a généralement lieu à la surface de l'eau: la larve nage jusqu'à la surface avec les fourreaux alaires hors de l'eau, puis s'extraît rapidement de l'enveloppe larvaire par une fente située au niveau du thorax. L'émergence peut également se dérouler

sous l'eau, la subimago nage alors jusqu'à la surface. Comme les ailes sont couvertes de fines soies hydrofuges, elles restent donc fonctionnelles même après un contact prolongé avec l'eau. Certaines larves sortent de l'eau, montent sur un support et muent. Les subimagos émergent souvent en très grand nombre, sans qu'on ne connaisse vraiment le processus déclencheur. Le stade subimago dure de quelques minutes chez les Caenidae à plus de deux jours chez certaines espèces de *Cloeon* et d'Heptageniidae. Les subimagos volent en général relativement mal, ils restent posés dans la végétation proche de l'eau. L'intérêt de passer par ce stade intermédiaire ailé est encore mal connu. Plusieurs hypothèses ont été avancées. L'une des controverses est de savoir si la subimago a un rôle fonctionnel ou s'il ne s'agit que d'une plésiomorphie qui ne doit son maintien qu'à sa brièveté, le soustrayant ainsi à la pression de sélection. La différence de taille de certains appendices entre le stade larvaire et imaginal pourrait aussi expliquer la nécessité de passer par un stade intermédiaire (Schaefer, 1975). Les imagos sont également nettement plus adaptées au vol que les subimagos: les ailes recouvertes de soies des subimagos sont nettement moins performantes que les ailes glabres des imagos. De plus il a été observé chez certaines espèces une perte de poids de 20 à 25% entre le stade subimago et imago (1.5% dû à la perte de la cuticule, le restant sous forme d'eau) (Edmunds & McCafferty, 1988).

La mue imaginale a généralement lieu à proximité immédiate du lieu d'émergence souvent dans la végétation avoisinante. Les subimagos, tout comme les imagos, ne se nourrissent pas. Leurs pièces buccales et leur tube digestif sont complètement régressés. Les adultes vivent sur les réserves emmagasinées durant les stades larvaires. Les adultes ne remplissent qu'une fonction essentielle: la reproduction.

Chez de nombreuses espèces, les mâles se groupent en essaim. Ils attendent les femelles en effectuant des vols verticaux cadencés (la phase ascensionnelle est active, puis ils se laissent redescendre passivement). Quelques espèces ont des vols d'attente horizontaux. Ces essaims se forment généralement à proximité immédiate des lieux d'émergence, au-dessus de la végétation ou d'un pont; quelques rares espèces s'éloignent à plus de 200 m de l'eau. Ces vols ont principalement lieu durant le jour en milieu tempéré et au crépuscule dans les régions tropicales. Il s'agit toutefois d'une tendance; citons comme contre-exemple les Caenidae qui volent essentiellement à l'aube et d'autres genres comme *Dabulamanzia* qui sont actifs le matin (Gattolliat *et al.*, 1999).

Après leur mue imaginale, les femelles se dirigent vers l'essaim. Les mâles vont les saisir au moyen de leur forceps et de leurs pattes antérieures. L'accouplement a lieu en l'air. Les mâles meurent généralement après l'accouplement ou retournent dans l'essaim. Les femelles dont les larves vivent en eaux courantes peuvent effectuer un vol de compensation. Elles remontent alors la rivière avant de pondre, ce vol correspond plus ou moins à la distance de dérive de la larve. Les espèces lenticules pondent leurs œufs à proximité du lieu de l'accouplement. Dans les deux cas, la capacité de dispersion et de coloniser de nouveaux milieux est faible. La plupart des espèces déposent simplement leurs œufs à la surface de l'eau. Certaines espèces se posent sur une pierre, plongent leur abdomen sous l'eau et déposent leurs œufs. Plusieurs espèces de *Baetis* s'immergent complètement sous l'eau pour coller leurs œufs sous une pierre. Les œufs peuvent être pondus en une seule masse, comme c'est le cas chez *Siphonurus* ou *Ephemerella*, mais la majorité des espèces pondent en plusieurs fois.

Comme les Ephéméroptères ne sont pas de bons voiliers et ont un stade adulte bref, leur pouvoir de dispersion est donc faible. De plus, leur origine étant très ancienne et leurs larves strictement inféodées aux eaux douces, les Ephéméroptères constituent donc d'excellents candidats pour des analyses biogéographiques.

3.3 La famille des Baetidae

3.3.1 Diagnose des Baetidae

Avec 93 genres, la famille des Baetidae est l'une des plus grandes familles d'Ephéméroptères. Elle colonise presque tous les types de milieux: des mares et canaux aux cours d'eaux les plus rapides. De plus, elle est quasiment cosmopolite; elle manque juste en Nouvelle Zélande, en Antarctique et dans quelques petites îles d'origine volcanique.

Un certain nombre de caractères permettent de décrire les Baetidae. La larve possède un corps plutôt cylindrique, de taille petite à moyenne (généralement entre 3 et 14 mm pour les larves au dernier stade); la tête est orientée verticalement; les antennes sont longues, en général au moins deux fois la largeur de la tête; les yeux sont placés dorso-latéralement; les angles postéro-latéraux des segments abdominaux sont droits et acuminés; les cerques ne sont bordés de soies que sur la marge interne. Les adultes ont une ou deux paires d'ailes; les ailes antérieures ont des veines intercalaires (simples ou par paires) entre les veines principales; les veines IMA, MA2, IMP et MP2 sont libres; les veines transversales sont peu abondantes; les ailes postérieures sont de taille réduite voire absentes. Les mâles possèdent des yeux composés formés de deux parties très nettement individualisées; ils sont appelés yeux en turban.

La combinaison de tous ces caractères permet généralement de distinguer les Baetidae des autres familles proches. Malheureusement, aucun de ces caractères ne permet, à lui seul, de déterminer un Baetidae. Sur l'ensemble de la famille, il existe au moins un genre pour lequel chaque critère n'est pas valable. Même les yeux en turban, qui ont été longtemps considérés comme l'autapomorphie des Baetidae, ne sont pas présents chez tous les genres. Le genre *Aturbina*, récemment décrit d'Amérique du Sud, présente des yeux composés sans turban (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996a). Il s'agit toutefois probablement d'une réversion (Wang & McCafferty, 1996). Il semblerait que la position des ocelles latéraux par rapport à la suture épicroaniale soit un caractère constant parmi les Baetidae: les ocelles sont toujours situés au-dessus de cette suture chez les Baetidae, alors que chez les autres lignées d'éphémères la suture passe au milieu, voire au-dessus des ocelles (Wang & McCafferty, 1996). Il faut admettre toutefois que ce caractère est difficile à observer car la suture épicroaniale est souvent très peu visible. Le second caractère propre au Baetidae, mis en avant par Wang et McCafferty (1996), est la forme particulière de l'apex des fémurs des larves. Il est formé de deux lobes: un en position ventrale et l'autre en position dorsale. Le lobe dorsal est généralement nettement plus développé et a une orientation ventrale très marquée; il tend à recouvrir le lobe ventral donnant à l'apex du fémur une forme convexe. Chez les larves n'appartenant pas à la lignée des Baetidae, le lobe dorsal n'est généralement pas développé ou ne présente pas une orientation ventrale.

3.3.2 Systématique des Baetidae

La systématique des Ephéméroptères reste encore un sujet de controverse important au niveau familial et suprafamilial. La famille des Baetidae semble toutefois relativement épargnée par les révisions successives. Elle a été reconnue pour la première fois par Eaton (1883-1888), mais c'est Leach, en 1815, qui a le premier regroupé un certain nombre de taxa autour du genre *Baetis* (Edmunds, 1962). Le niveau hiérarchique occupé par les Baetidae a varié depuis la tribu jusqu'à la famille, mais ses limites n'ont pas subi de changement notable depuis Eaton.

La famille des Baetidae occupe une position relativement basale dans la phylogénie des Ephéméroptères. Les Siphonuridae et les Siphlaenigmatidae sont généralement considérés comme les groupes frères des Baetidae. La famille des Siphlaenigmatidae a été érigée pour un genre monospécifique de Nouvelle-Zélande (Penniket, 1962). En se basant sur l'extrême ressemblance des larves, certains auteurs ont considéré que les Siphlaenigmatidae constituaient en fait une sous-famille des Baetidae (Riek, 1973; McCafferty & Edmunds, 1979; Landa & Soldán, 1985). L'observation du stade imaginal et de la morphologie interne indique toutefois qu'il s'agit bien de deux familles proches mais clairement distinctes (Staniczek, 1997).

Pour éviter les confusions résultant des nombreux changements de niveaux systématiques des différents taxa (il suffit pour s'en convaincre de considérer la sous-famille des Baetinae et de comparer entre les différentes systématiques les taxa qu'elle regroupe), Kluge propose une nouvelle terminologie indépendante des rangs taxonomiques (Kluge, 1997). Le terme de Tetramerotarsata regroupe les familles des Baetidae (s.s.) et des Siphlaenigmatidae (sensu Penniket 1962); il est considéré comme une superfamille et serait le groupe frère des Siphonuroidea (Kluge *et al.*, 1995). La famille des Baetidae (rebaptisée Lebervenata) est elle-même divisée en trois niveaux. Ces niveaux systématiques et les taxa qu'ils regroupent seront discutés ultérieurement.

La systématique des Baetidae aux niveaux générique et supra-générique a été longtemps basée sur des caractères des adultes (Waltz & McCafferty, 1985; 1987d; Gillies, 1990a; Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998a) et sur la faune paléarctique (Gillies, 1990a). Comme Edmunds et Allen (1966) le soulignent, l'étude à la fois des stades larvaire et imaginal est nécessaire pour établir une systématique fiable et reconstruire une phylogénie probable. Le stade larvaire fournit un plus grand nombre de caractères, que ce soit au niveau des pièces buccales, des pattes ou des tergites et sternites. Ceci s'explique par la forte pression de sélection qui s'exerce sur toute la durée de la vie larvaire, ainsi que par les nombreux milieux et régimes alimentaires auxquels les larves ont dû s'adapter. Ces caractères sont par contre sujet à un degré élevé de convergence: il n'est pas étonnant que dans des lignées distinctes, certains taxa s'adaptent de la même manière aux mêmes pressions (courant rapide, régime alimentaire carnivore ou racleur de diatomées...). Les adultes possèdent un nombre de caractères nettement plus restreint. Ceci est principalement dû à la brièveté du stage imaginal, et par conséquent à une pression de sélection relativement faible. Ces caractères peuvent par contre avoir une grande importance phylogénétique. Il s'agit notamment du nombre d'intercalaires de l'aile antérieure, la forme de l'aile postérieure et des génitalia mâles.

3.3.3 Systématique des Baetidae africains

De nombreuses espèces asiatiques, africaines ou sud-américaines ont été placées dans le genre paléarctique le plus proche. Ainsi, jusqu'au début des années 1970, les quelques 65 espèces de Baetidae décrites d'Afrique continentale et de Madagascar n'appartenaient alors qu'à sept genres différents. Il s'agissait de genres dont l'espèce type est paléarctique (*Acentrella*, *Baetis*, *Centroptilum* et *Cloeon*), d'un genre "cosmopolite" (*Pseudocloeon*), d'un genre considéré actuellement comme un synonyme de *Cloeon* (*Austrocloeon*) et d'un seul genre endémique de l'Afrique sub-saharienne (*Centroptiloides*). On compte actuellement pour la même zone 40 genres, dont 37 sont endémiques de la région.

Dans son inventaire des éphémères d'Afrique du Sud, Crass (1947b) répertorie 25 espèces de Baetidae, dont 15 espèces nouvelles. Il ne reconnaît par contre que les sept genres susmentionnés. Ces 25 espèces se répartissent selon la systématique actuellement en vigueur en 11 genres différents. Il est intéressant de signaler que seules deux espèces appartenant au genre *Cloeon* n'ont pas changé de genre. Crass (1947b) indique bien que certaines de ces

attributions génériques sont sujettes à caution, mais il se refuse à créer des genres nouveaux en particulier lorsque seule la larve est connue. Demoulin (1970) est le premier à faire un travail de synthèse sur les connaissances de la faune des Ephemeroptères africains. Il érige notamment le genre *Afrobaetodes* pour une larve décrite originellement par Kimmins (1955). Si Demoulin fut le précurseur de la systématique moderne des Baetidae africains, c'est surtout à Waltz et McCafferty (Waltz & McCafferty, 1987b; 1994) et à Gillies (Gillies, 1985; 1990a; 1991a; Gillies & Elouard, 1990; Wuillot & Gillies, 1993a) que l'on doit une clarification de cette systématique. Waltz et McCafferty (1987b) ont mis en évidence l'importance du stade larvaire pour l'attribution générique; ils ont en particulier osé créer de nouveaux genres pour des espèces qui n'étaient connues qu'au stade larvaire (*Pseudopannota*, *Ophelmatostoma* et *Acanthiops*). Gillies (1990a) a repris les espèces attribuées au genre *Centroptilum*, les a inclus dans le genre nouveau *Afroptilum*. Il l'a divisé en deux sous-genres et 4 groupes d'espèces. Lugo-Ortiz et McCafferty (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996b; c; e; 1998b) ont mis en évidence que le concept d'*Afroptilum* selon Gillies (1990a) était polyphylétique et l'ont en conséquence divisé en plusieurs genres qui correspondent en grande partie aux groupes d'espèces de Gillies. L'évolution du nombre d'espèces et de genres de Baetidae en Afrique est synthétisée dans la figure 12.

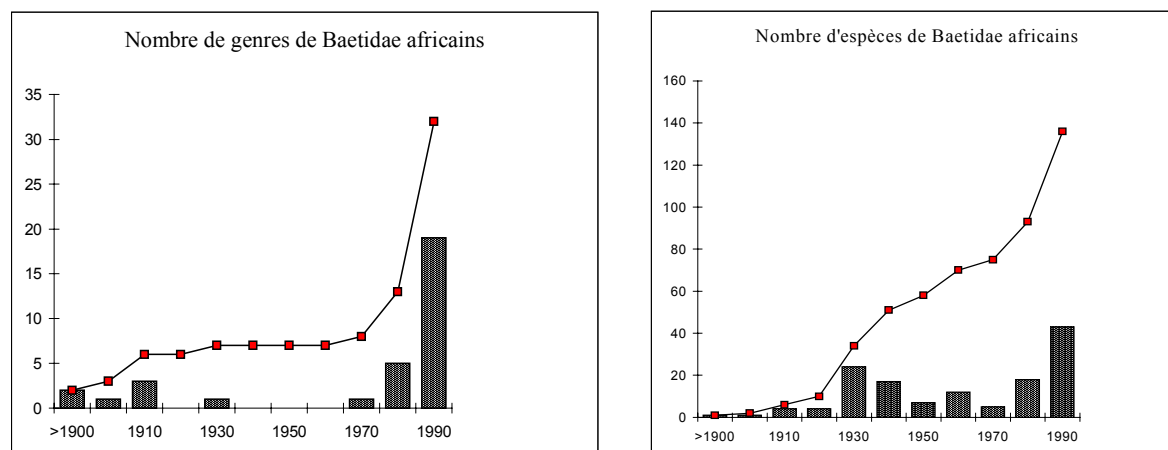


Figure 12: nombre de genres et d'espèces africains de Baetidae. Colonnes grises : nb de taxa nouveaux ; carrés rouges : nombre cumulé de taxa

3.4 Les Baetidae malgaches

L'histoire des éphémères de Madagascar commence de manière insolite en 1833, par la description d'un nouveau genre de... crustacés. Parmi une collection de Coléoptères malgaches envoyée au Muséum d'histoire naturelle de Paris, le professeur Latreille découvre plusieurs individus d'une espèce anodine ressemblant superficiellement à un gyрин (Latreille, 1833). Latreille semble bien emprunté pour trouver une "coupe" (selon son expression) qui pourrait contenir cette espèce. En se basant sur l'absence de prothorax entre la tête et le bouclier, il rejette une possible appartenance à l'ordre des Coléoptères. Malgré la présence de trois paires de pattes, il considère que c'est avec les Crustacés et en particulier avec les Limules que cette espèce peut être comparée. Il décrit donc une nouvelle espèce et un nouveau genre, *Prosopistoma variegatum*, pour ces curieux individus. Il suggère que ce genre constitue, à lui seul, une famille à part entière. Il met en évidence d'importantes similitudes entre une autre espèce européenne de "Crustacés": le Binocle à queue en plumet. Il faut attendre 1872 pour que E. & N. Joly constate que *Prosopistoma* n'est pas un crustacé mais

bien un insecte et l'attribuent avec à propos à l'ordre des Ephéméroptères (Joly & Joly, 1872; Hubbard, 1979).

Ce n'est qu'en 1909 que la famille des Baetidae est signalée pour la première fois de Madagascar (Ulmer, 1909). Des larves ainsi que des subimagos mâles et femelles de *Cloeon* ont été capturées dans la région du Lac Alaotra. Comme les imagos ne sont pas connues, Ulmer juge plus raisonnable de ne pas nommer cette espèce.

Les auteurs qui vont se pencher à leur tour sur la faune de Madagascar ne seront pas si prudents: 4 espèces de *Cloeon* seront décrites entre 1926 et 1966 mais une seule est valide (Gattolliat & Rabeantoandro, 2002). En travaillant sur les collections du Muséum d'histoire naturelle de Paris, Navás va découvrir quatre Baetidae, il en fera autant d'espèces nouvelles! *Cloeon durani* est la première espèce décrite (et la seule valide), sa description est basée sur une imago femelle capturée en 1921 par R. Decary dans la région d'Antananarivo (Navás, 1926). Bien que cette description soit très succincte et l'illustration très sommaire, le dessin de la partie apicale de l'aile permet d'identifier de manière relativement sûre une des espèces abondantes dans les rizières et marais qui entourent Antananarivo (Gattolliat & Rabeantoandro, 2002). En 1930, une seconde espèce, *Cloeon cambouei*, est décrite sur la base d'une imago femelle capturée en 1894 par P. Camboué en un lieu non mentionné (Navás, 1930). La description et la figure sont cette fois trop sommaires pour pouvoir l'identifier. Lugo-Ortiz et McCafferty (1998e) la considèrent avec raison comme un nomen dubium. Navás (1936) décrit encore deux nouvelles espèces de Baetidae sur la base de deux imagos capturés en 1935 par Olsoufieff: *Cloeon irretitum* et *Baetis aenus*. Si les descriptions et les illustrations des espèces précédentes peuvent être considérées comme minimalistes, celles de *Cloeon irretitum* sont subinexistantes. Seule le contour et la partie costale de l'aile sont illustrés, les nombreuses intercalaires de la partie ptérostigmatique indiquent toutefois clairement qu'il ne s'agit pas là d'un *Cloeon* sans que son appartenance générique puisse être précisée. *Baetis aenus* a été décrite avec la même parcimonie. L'attribution de cet individu au genre *Baetis* indique clairement qu'il doit posséder des ailes antérieures avec des intercalaires doubles. Navás signale également que le corps est ferrugineux et que les ailes antérieures et postérieures sont teintées. La seule illustration de cet individu (fig. 40 in Navás, 1936) montre clairement que l'aile postérieure possède deux veines longitudinales et aucun crochet le long de la marge costale. Ces quelques indications permettent d'identifier sans équivoque une des espèces les plus insolites du genre *Labiobaetis*: *L. fabulosus*. *Labiobaetis fabulosus* devrait donc être considéré comme un synonyme de *Baetis aenus*.

Le troisième éphéméroptériste à s'être intéressé à Madagascar fut le Belge G. Demoulin. Il consacra trois articles à des éphémères "nouveaux" de Madagascar (Demoulin, 1966; 1968; 1973). Dans son premier article, il décrit deux espèces de Baetidae: *Cloeon waterloti* et *Centroptilum electropterum* (Demoulin, 1966). La description de *Cloeon waterloti* est basée sur une seule imago mâle récoltée par Waterlot en 1924 aux alentours d'Antananarivo. Comme Demoulin l'avait pressenti, il s'agit en fait du mâle de *Cloeon durani* (Gattolliat & Rabeantoandro, 2002). *Centroptilum electropterum* est une espèce de grande taille, connue par une seule imago mâle capturée en 1931 par Seyrig à Rogez (Côte est). Les péripéties nomenclaturales de cette espèce seront traitées ci-dessous. En 1968, Demoulin reçoit dix larves d'éphémères récoltées par Gosse dans la rivière Mananatanana (route Vangaindrano-Ranomana, province de Fianarantsoa). Trois larves immatures sont décrites dans le genre *Baetis*. La forme réduite du paraglosse, la forme du palpe labial, les fortes soies à l'apex de la lingua indique clairement qu'il s'agit une fois encore de *Labiobaetis fabulosus*. Dans son dernier article sur la faune malgache, Demoulin (1973) décrit un nouveau genre

(*Nesoptiloides*) et deux nouvelles espèces (*Nesoptiloides intermedia* et *Pseudocloeon vinckei*), ces nouveaux taxa ne sont connus qu'au stade larvaire. Demoulin indique que les larves de *Nesoptiloides* possèdent des caractères qui rappellent à la fois celles de *Centroptilum* et de *Centroptiloides*. Or, les adultes de *Centroptilum electropterum* possédaient eux aussi des caractères intermédiaires entre ces deux genres. Demoulin considère comme une éventualité que *Centroptilum electropterum* appartienne en fait au genre *Nesoptiloides*. Des élevages faits par J.-M. Elouard et M. Sartori ont permis de démontrer qu'il s'agissait bien là d'une seule et même espèce. Selon le principe de la priorité, *Nesoptiloides intermedia* doit être considéré comme un synonyme de *Centroptilum electropterum*. Mais comme le genre *Nesoptiloides* s'avère être un bon genre soutenu par de nombreuses apomorphies, *Centroptilum electropterum* devient *Nesoptiloides electoptera* (Gatolliat & Sartori, 1999b).

Ce n'est toutefois qu'à partir de 1997 que la connaissance de la faune baetidienne de Madagascar va dépasser le stade des balbutiements. En trois ans, soit entre 1997 et 1999, Lugo-Ortiz et McCafferty vont publier neuf articles de systématique sur les Baetidae malgaches (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997g; c; e; b; 1998e; f; a; 1999; Lugo-Ortiz *et al.*, 1999a). Ces descriptions sont basées sur le matériel récolté dans les années 1970 par G.F. Edmunds, C. Edmunds et F. Emmanuel. C'est également à cette période que nous avons commencé notre travail de systématique et phylogénie, consacrant 15 articles à la systématique de cette famille (Gatolliat & Sartori, 1998; 1999a; b; 2000a; b; Gatolliat *et al.*, 1999; Gatolliat, 2000; 2001a; b; c; in press a; b; c; submitted; Gatolliat & Rabeantoandro, 2002). L'intérêt de notre étude réside principalement dans la richesse des collections à disposition. Contrairement à tous les travaux précédents qui se basaient sur quelques individus récoltés par une personne externe, notre étude se base sur l'immense collection récoltée par l'équipe du LRSAE. Les prélèvements proviennent de toutes les principales régions de Madagascar. Nos descriptions peuvent ainsi tenir compte des variations intraspécifiques entre les différentes populations. De plus, de nombreux élevages ont été effectués sur le terrain, permettant d'associer les larves aux adultes.

Au cours de ces six dernières années, ce ne sont donc pas moins de 50 espèces et 19 genres qui enrichissent la faune malgache (Fig. 13).

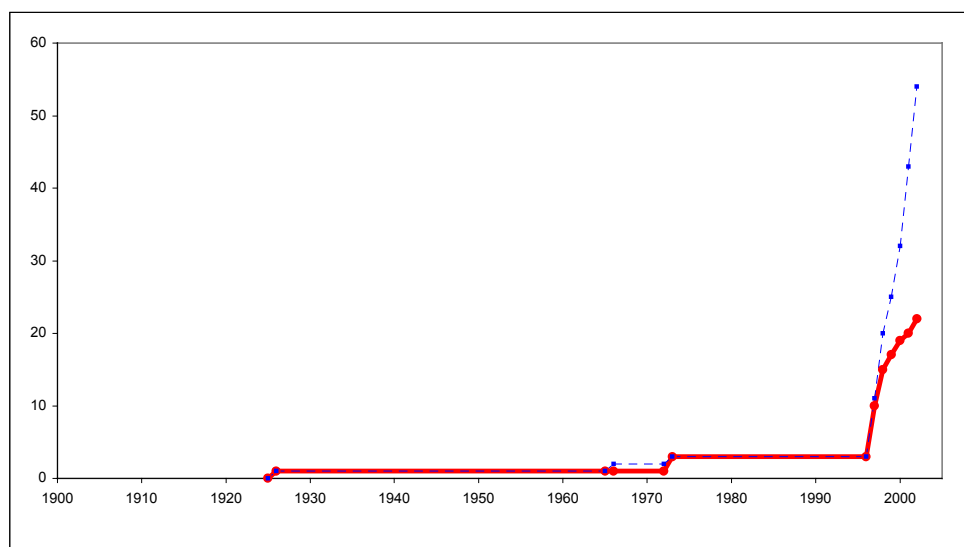


Figure 13: Evolution du nombre total d'espèces et de genres de Baetidae malgaches. En rouge: nombre de genres; en bleu: nombre d'espèces.

B. Systématique des Baetidae malgaches

Introduction

Ce chapitre sur la systématique des Baetidae malgaches est la partie centrale de ce travail: il constitue l'ossature sur laquelle viennent s'appuyer la partie cladistique et biogéographique de cette étude.

Une trentaine d'articles traitent de la systématique des Baetidae malgaches. Il s'agit principalement de descriptions de nouvelles espèces et de nouveaux genres.

Plutôt que de reprendre de manière exhaustive les quelques quinze articles que nous avons publiés, nous avons choisi de présenter pour chacun des 22 genres malgaches une sorte de fiche signalétique condensée (liste des genres malgaches en annexe 1). Pour chaque genre, nous avons indiqué l'espèce type, ainsi que la liste des espèces incluses dans le genre et leur distribution. Pour des raisons de place, cette liste a été toutefois restreinte aux espèces afro-malgaches voire malgaches dans le cas des genres à large distribution (*Cloeon*, *Cloeodes* et *Labiobaetis*).

Nous avons choisi de donner deux types de description générique. La première a pour but de permettre une identification rapide du genre, tant au stade larvaire qu'adulte, en se basant sur un nombre réduit des caractères-clés. D'autre part, nous avons pris l'ensemble des caractères discriminants chez les Baetidae afin de fournir une description plus exhaustive. Cette fiche condensée devrait donc permettre d'identifier ou de confirmer une identification générique. Le niveau spécifique n'est pas abordé, seuls les principaux caractères permettant de séparer les espèces sont mentionnés.

Comme nous l'avons déjà indiqué, de nombreux genres ont une écologie étonnante: ils présentent des adaptations très particulières à des niches écologiques inhabituelles pour la famille. C'est le cas notamment des genres carnivores et des brouteurs de macrophytes. Leur écologie ainsi que leur distribution font l'objet d'un commentaire. Pour chaque genre, nous avons essayé de cerner les problèmes d'identification tant spécifique que générique, mais aussi les controverses sur le statut ou la validité d'un genre.

L'annexe 3 rassemble les cartes de distribution de chaque espèce et genre présents à Madagascar.

Les références principales dont sont extraites les informations contenues dans la fiche sont citées. Il s'agit généralement des articles contenant les descriptions originales des genres et des espèces.

Pour chaque genre, nous avons essayé de réunir sur une ou deux planches des figures illustrant les principaux caractères. Sauf indications contraires, toutes les figures sont extraites de nos publications.

Les 22 fiches signalétiques sont suivies de deux clés originales permettant une identification rapide des larves et des adultes (seulement des imagos mâles pour certains genres) de tous les Baetidae malgaches. Ces clés s'appuient sur des caractères propres aux espèces malgaches, qui n'ont pas forcément une valeur générique.

***Afrobaetodes* Demoulin, 1970**

Espèce type

Afrobaetodes berneri Demoulin, 1970 (Afrique du Sud, Malawi, Tanzanie)

Espèces incluses

Afrobaetodes berneri Demoulin, 1970 (Afrique du Sud, Malawi, Tanzanie)

Afrobaetodes delicatissimus (Barnard, 1932) (Afrique du Sud)

Afrobaetodes intermedius Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998 (Afrique du Sud)

Afrobaetodes lenae Gattolliat & Sartori, 1999 (Madagascar)

Afrobaetodes pugio Gillies, 1991 (Tanzanie)

Afrobaetodes pusillus (Navás, 1930) (Zaïre)

Identification rapide

Larve:

Larve de petite taille, aplatie dorso-ventralement, paracerque réduit à un ou deux segments (Pl. B, Fig. 1); six paires de branchies (segments 1 à 6) en position ventrale; branchies supplémentaires à la base de la première paire de pattes (Pl. A, Fig. 7); palpe maxillaire bifide.

Adulte:

Aile antérieure avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales; aile postérieure (Pl. B, Figs 3, 5 et 6) présente, réduite ou absente; gonopodes (Pl. B, Figs 2 et 4a) formés de 3 segments, le deuxième segment avec une protubérance bien marquée arrondie ou pointue (Pl. B, Fig. 4b).

Caractères génériques

Larve:

Tête: Labre (Pl. A, Fig. 1) arrondi et large avec une émargination medio-apicale peu marquée, face dorsale avec une paire de soies submédianes et une rangée de soies subparallèle à la marge distale; mandibule droite (Pl. A, Fig. 3a) avec deux jeux d'incisives, prosthéca (Pl. A, Fig. 3b) mince et bifide, soies entre la prosthéca et la mola présentes; mandibule gauche (Pl. A, Fig. 4) avec un seul jeu d'incisives, prosthéca solide avec 4 denticules et une structure en forme de peigne, soies entre la prosthéca et la mola présentes; maxilles (Pl. A, Fig. 5) élargies à la base de la galéa-lacinia, palpe de deux segments, second segment bifide, nettement plus court que la galéa-lacinia; labium (Pl. A, Fig. 6) avec les glosses subégales aux paraglosses, paraglosses arrondies apicalement avec plusieurs rangées de soies, palpe labial formé de trois segments, deuxième segment sans projection disto-latérale, troisième segment en forme d'obus, plus long que large.

Thorax: pattes (Pl. A, Fig. 10) allongées avec les tarses tournés d'un quart de tour; nombreuses fines soies sur la marge dorsale des fémurs, absents sur les tibias et tarses; griffes tarsales (Pl. A, Fig. 11) avec deux rangées de dents subégales en longueur, l'une des deux rangées peut être réduite à une ou deux dents, deux soies subapicales présentes; branchies additionnelles à la base de la première paire de pattes (Pl. A, Fig. 7).

Abdomen: branchies (Pl. A, Fig. 9) présentes sur les segments 1 à 6 en position ventrale, asymétriques, sans trachéation ou avec trachéation réduite, marge molle; marge postérieure des tergites et sternites lisses; cerques longs et paracerque réduit à un ou deux segments.

Adulte:

Aile antérieure avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales, aile postérieure (Pl. B, Figs 3, 5 et 6) présente (avec un éperon bien développé sur la marge costale, deux nervures longitudinales), réduite ou absente; gonopodes (Pl. B, Figs 2 et 4a) formés de 3

segments, le deuxième segment avec une protubérance bien marquée arrondie ou pointue (Pl. B, Fig. 4b). Abdomen sans coloration particulière.

Variations spécifiques

Larve:

Une seule espèce est présente à Madagascar; elle est très semblable aux espèces africaines, elle en diffère néanmoins par l'absence de trachéation des branchies, la forme des coxas et la présence de petits tubercules au milieu de la marge postérieure des tergites.

Adulte:

Les adultes d'*Afrobaetodes lenae* ne sont pas connus. Les espèces africaines se différencient notamment par la forme de la protubérance à la base du deuxième segment des gonopodes (Pl. B, Fig. 4b).

Distribution et écologie

Le genre *Afrobaetodes* n'a été capturé que dans une seule station du bassin du Mandrare (Domaine du Sud). Il est très abondant dans cette station. Or le bassin du Mandrare et les bassins voisins notamment celui du Manampanihy font partie des régions les mieux prospectées de Madagascar; il est donc peu probable qu'*Afrobaetodes* soit présent dans une autre localité échantillonnée sans que nous ne l'ayons trouvé.

La majorité des espèces africaines d'*Afrobaetodes* présentent également une distribution très localisée, qui peut être en partie due à la connaissance encore très lacunaire des faunes du Sud-est africain. Seul *A. bernerii* montre une distribution étendue mais très fragmentée.

Comme *Afrobaetodes* n'a été capturé que dans une station, il est relativement mal aisé de tirer des généralités. Toutefois, cette station présente des conditions environnementales peu fréquentes: le lit de la rivière est formé de grosses pierres rondes, la vitesse du courant est moyenne (0.7m/s) et l'eau relativement chaude (25°C). *Afrobaetodes lenae* possède toutes les caractéristiques des espèces vivant dans des courants rapides: réduction du paracerce, longues pattes avec des tarses tournés d'un quart de tour, corps aplati dorso-ventralement. Il est donc probable que, à l'instar d'*Afrobaetodes pugio*, elle vit sur la partie supérieure des pierres avec un film d'eau d'un à deux centimètres.

Bien que de nombreuses larves prêtes à émerger aient été capturées, aucun adulte n'a été pris lors des pièges lumineux. Il est donc probable que les adultes volent essentiellement durant la journée. Gillies indique également qu'aucun adulte n'a été attiré par les pièges lumineux; il en déduit que les deux sexes ont une activité diurne. Il signale également que des femelles ont été vues en train de pondre durant l'après-midi et de nombreux individus ont été pris dans les toiles d'araignées, par contre aucun vol de mâles n'a été observé.

L'écologie des espèces africaines et malgaches présente donc d'importantes similitudes aussi bien au stade larvaire qu'adulte.

Problèmes

Comme il n'existe qu'une seule espèce d'*Afrobaetodes*, son identification au stade larvaire ne pose pas de problème. Deux imagos mâles de Baetidae atypiques ont été capturés dans le bassin du Manampanihy ainsi que dans un bassin côtier proche de Fort-Dauphin. Ils présentent certaines caractéristiques importantes du genre *Afrobaetodes* et en particulier de *A. pugio* tel que une aile postérieure étroite avec deux nervures longitudinales et un éperon bien développé sur la marge costale ainsi que le deuxième segment des gonopodes avec une protubérance bien marquée. Comme aucune larve de Baetidae n'a été capturée dans ces stations, il est prématuré d'attribuer de manière définitive ces individus au genre *Afrobaetodes* et à plus forte raison à *A. lenae*.

Principales références

Gattolliat, J.-L., and M. Sartori. 1999. A new species of *Afrobaetodes* (Insecta : Ephemeroptera) and first report of this genus from Madagascar. *Annls Limnol.*, Toulouse 35:179-184.

Gillies, M. T. 1991. New records and a new species of *Afrobaetodes* Demoulin (Baetidae: Ephemeroptera) from Tanzania. *Rev. Hydrobiol. trop.* 24:105-110.

Lugo-Ortiz, C. R., and W. P. McCafferty. 1996. The *Bugilliesia* complex of African Baetidae (Ephemeroptera). *Trans. Am. Entomol. Soc.* 122:175-197.

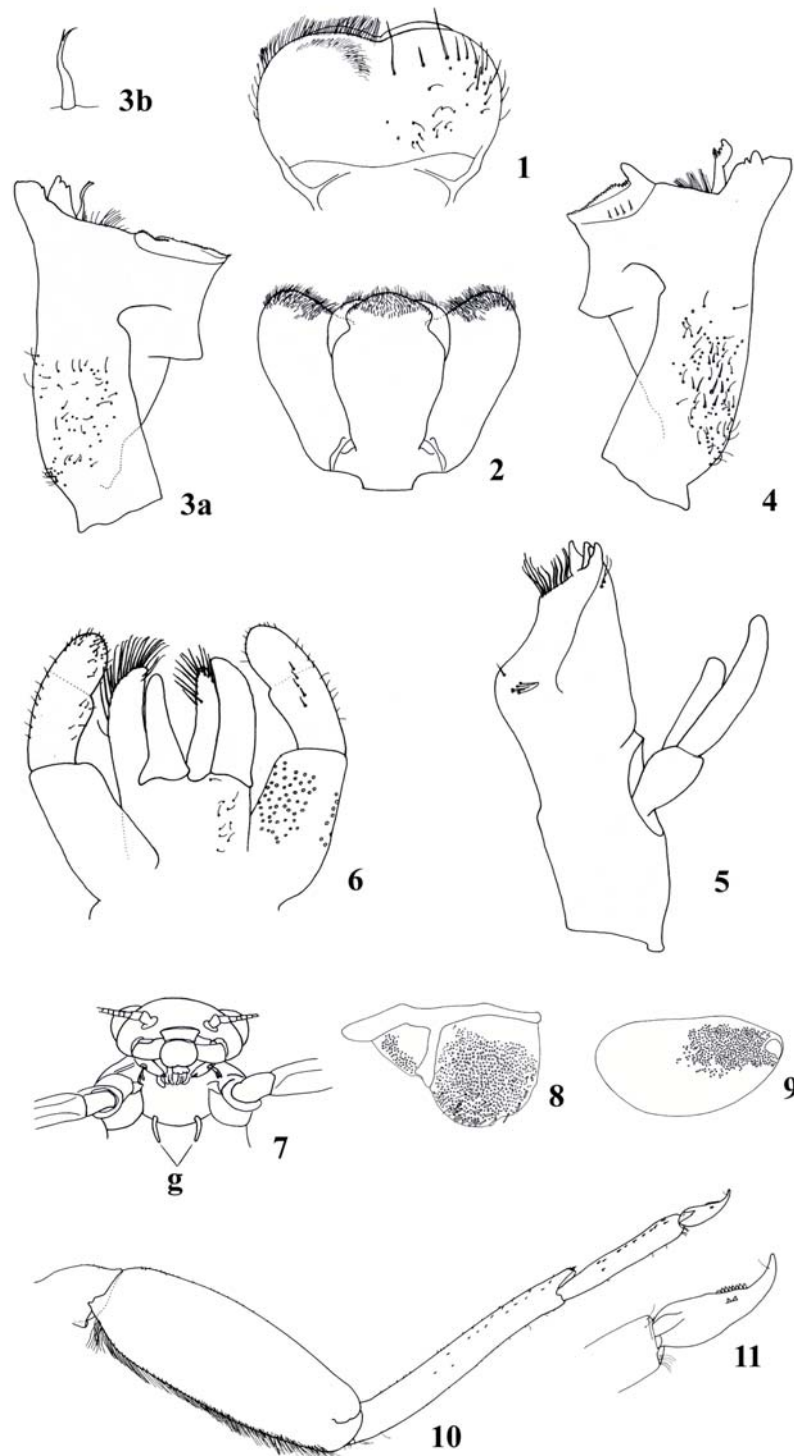


Planche A *Afrobaetodes lenae*: Structures larvaires : 1 labre, 2 hypopharynx, 3a mandibule droite, 3b prosthéca droite, 4 mandibule gauche, 5 maxille gauche, 6 labium, 7 tête et prothorax (vue ventrale, g: branchies annexes), 8 paraprocte, 9 4ième branchie, 10 patte antérieure, 11 griffe tarsale.

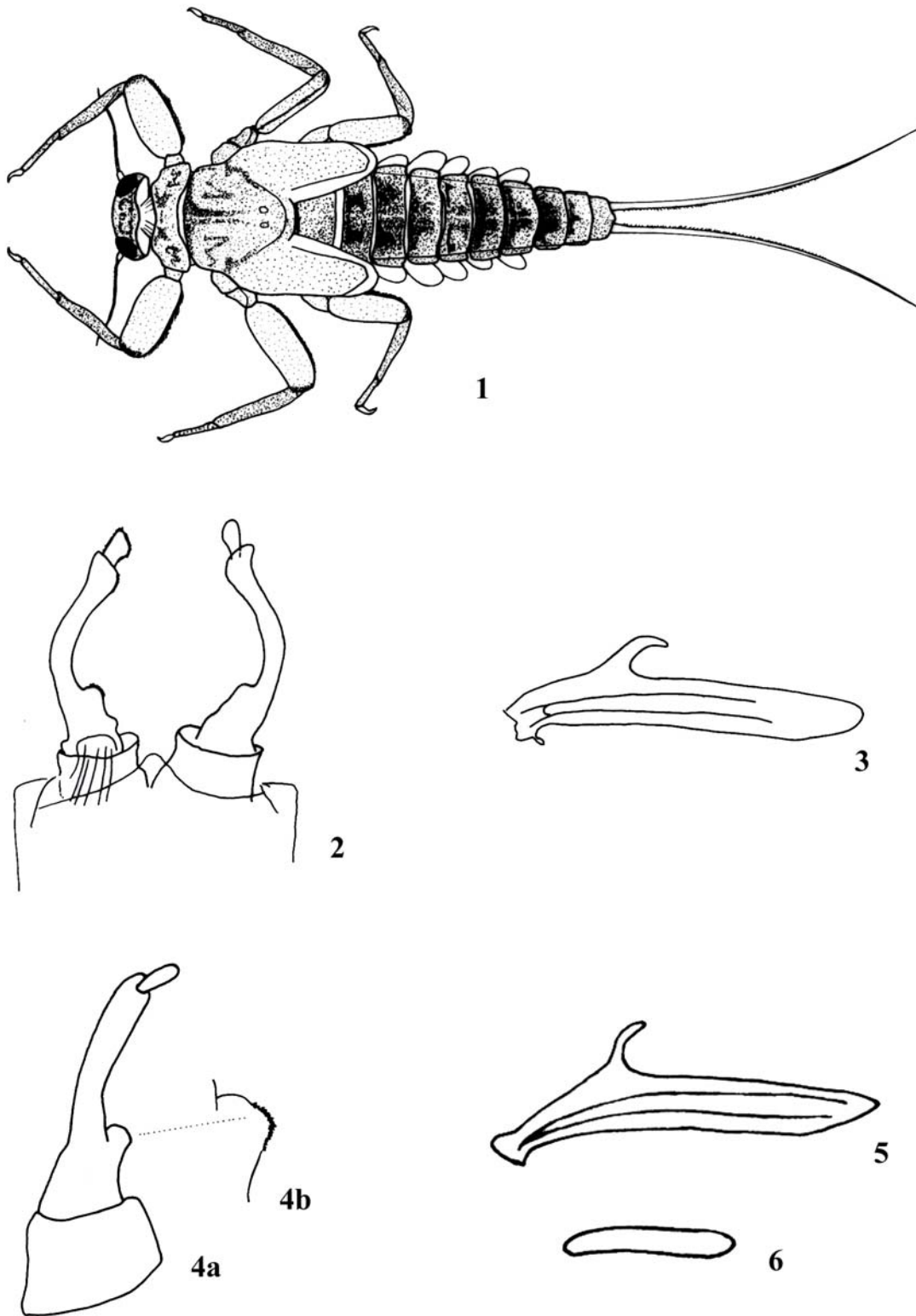


Planche B *Afrobaetodes* spp: Structure larvaires et adultes: *A. lenae* Fig. 1; *A. sp* Figs 2 et 3; *A. pugio* Figs 4 à 6. 1 in toto (vue dorsale), 2 génitalia, 3 aile postérieure, 4a génitalia (mâle), 4b détail des génitalia (mâle), 5 aile postérieure (mâle), 6 aile postérieure (femelle). (Figs 4 à 6 in Gillies, 1991).

***Afroptiloides* Gillies, 1990**

Espèce type

Afroptiloides varium (Crass, 1947) (Afrique du Sud)

Espèces incluses

Afroptiloides delphinae Gattolliat, 2000 (Madagascar)
Afroptiloides elgonensis (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998) (Kenya)
Afroptiloides griffithsi (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998) (Kenya)
Afroptiloides namorona Gattolliat, 2000 (Madagascar)
Afroptiloides spinosum Gattolliat, 2000 (Madagascar)
Afroptiloides tsitsa (Barber-James & McCafferty, 1998) (Afrique du Sud)
Afroptiloides variegatum Gillies, 1991 (Tanzanie)
Afroptiloides varium (Crass, 1947) (Afrique du Sud)
Afroptiloides zomba (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998) (Malawi)

Identification rapide

Larve:

Larve de petite taille; paracerque réduit à un ou deux segments; sept paires de branchies en position latérale; marge dorsale des fémurs, tibias et tarsi avec de longues soies (Pl. C, Fig. 8), très longue soie à l'apex de la marge ventrale du protarse (uniquement chez les espèces malgaches) (Pl. C, Fig. 9); tubercules plus ou moins développés au milieu de la marge postérieure des tergites (Pl. C, Figs 12 et 13).

Adulte:

Aile antérieure avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales; aile postérieure avec deux éperons sur la marge costale et deux veines longitudinales; gonopodes formés de 3 segments sans protubérance particulière.

Caractères génériques

Larve:

Tête: labre (Pl. C, Fig. 1) arrondi et étroit avec une émargination medio-apicale peu marquée, face dorsale avec une paire de soies submédianes et une rangée de soies subparallèle à la marge distale; mandibule droite (Pl. C, Fig. 3) avec deux jeux d'incisives, prosthéca mince, soies entre la prosthéca et la mola présentes; mandibule gauche (Pl. C, Fig. 4) avec un seul jeu d'incisives, prosthéca solide avec 4 denticules et une structure en forme de peigne, soies entre la prosthéca et la mola présentes; maxilles (Pl. C, Fig. 5) plus ou moins élancées, palpe de deux segments, subégal à la galéa-lacinia en longueur; labium (Pl. C, Fig. 6) avec glosses et paraglosses élancées, les glosses légèrement plus courtes que les paraglosses, paraglosses arrondies apicalement, palpe labial formé de trois segments, deuxième segment sans projection disto-latérale, troisième segment ovoïde, plus long que large.

Thorax: pattes (Pl. C, Fig. 8) allongées avec les tarsi tournés d'un quart de tour; nombreuses fines soies sur la marge dorsale des fémurs, tibias et tarsi; marge ventrale des tarsi avec une rangée de soies se terminant par une soie hyper-développée (chez les espèces malgaches); griffes tarsales (Pl. C, Fig. 9) avec deux rangées de dents subégales en longueur, l'une des deux rangées peut être réduite à deux ou trois dents, deux soies subapicales présentes.

Abdomen: branchies (Pl. C, Fig. 7) présentes sur les segments 1 à 7 en position latérale, asymétriques, sans trachéation ou avec trachéation réduite, marge molle; marge postérieure des tergites et sternites lisses; cerques longs et paracerque réduit à un ou deux segments.

Adulte:

Aile antérieure avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales; aile postérieure avec deux éperons sur la marge costale et deux nervures longitudinales; gonopodes formés de 3 segments sans protubérance particulière.

Variations spécifiques

Larve:

Les trois espèces malgaches d'*Afroptiloides* se différencient aisément par le développement de la carène abdominale, la trachéation des branchies et la forme élancée ou non des pièces buccales.

Adulte:

Les adultes d'*Afroptiloides* de Madagascar ne sont pas connus. Les espèces africaines semblent ne présenter que peu de caractères distinctifs.

Distribution et écologie

Le genre *Afroptiloides* n'a été trouvé que dans 4 bassins de la Côte est: Namorona, Rianila, Mangoro et Betaolana. *Afroptiloides delphinae* possède la distribution la plus large. Elle a été capturée dans ces 4 bassins, entre 300 et plus de 1000 mètres d'altitude, principalement dans des zones de forêt dégradée. *Afroptiloides spinosum* est sympatrique avec *A. delphinae*, mais est confinée à la région de Moramanga. *Afroptiloides namorona* n'a été capturé que dans un petit affluent de la Namorona.

Les trois espèces vivent dans le même type de milieu: elles ont toujours été capturées dans des petits affluents (moins de 3 m de large), avec un courant très rapide et une profondeur faible (5 à 20 cm). Elles vivent principalement sur les dalles rocheuses ainsi que sur le dessus des pierres. Elles présentent les mêmes adaptations morphologiques qu'*Afrobaetodes* pour les courants rapides. Les pièces buccales ne semblent pas être adaptées à un régime alimentaire particulier.

L'écologie des adultes d'*Afroptiloides* reste encore totalement inconnue.

Problèmes

Les espèces d'*Afroptiloides* ne posent, au stade larvaire, aucun problème d'identification tant générique que spécifique. Par contre, le statut du genre *Afroptiloides* est un sujet de controverse depuis plusieurs années. Plusieurs tentatives ont été menées pour le considérer comme un synonyme du genre atypique et monospécifique *Acanthiops* Waltz et McCafferty.

Principales références

- Barber-James, H. M., and W. P. McCafferty. 1997. Review and a new species of the African genus *Acanthiops* (Ephemeroptera : Insecta). *Annls Limnol.* 33:85-92.
- Gattolliat, J.-L. 2000. Three new species of *Afroptiloides* (Insecta : Ephemeroptera) and first report of this genus from Madagascar. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 73:305-315.
- Gillies, M. T. 1990. A revision of the African species of *Centroptilum* Eaton (Baetidae, Ephemeroptera). *Aquatic Insects* 12:97-128.
- Gillies, M. T. 1991. A new species of *Afroptilum* (*Afroptiloides*) from East Africa (Ephem., Baetidae). *Entom. mon. Mag.* 127:109-115.
- Gillies, M. T. 1999. Reinstatement of the genus *Afroptiloides* (Baetidae; Ephemeroptera). *Aquatic Insects* 21:197-203.
- Lugo-Ortiz, C. R., W. P. McCafferty, H. M. Barber-James, and F. C. De Moor. 2001. A non-paraphyletic classification of the Afrotropical genus *Acanthiops* Waltz & McCafferty (Ephemeroptera: Baetidae). *African Entomology* 9:1-15.

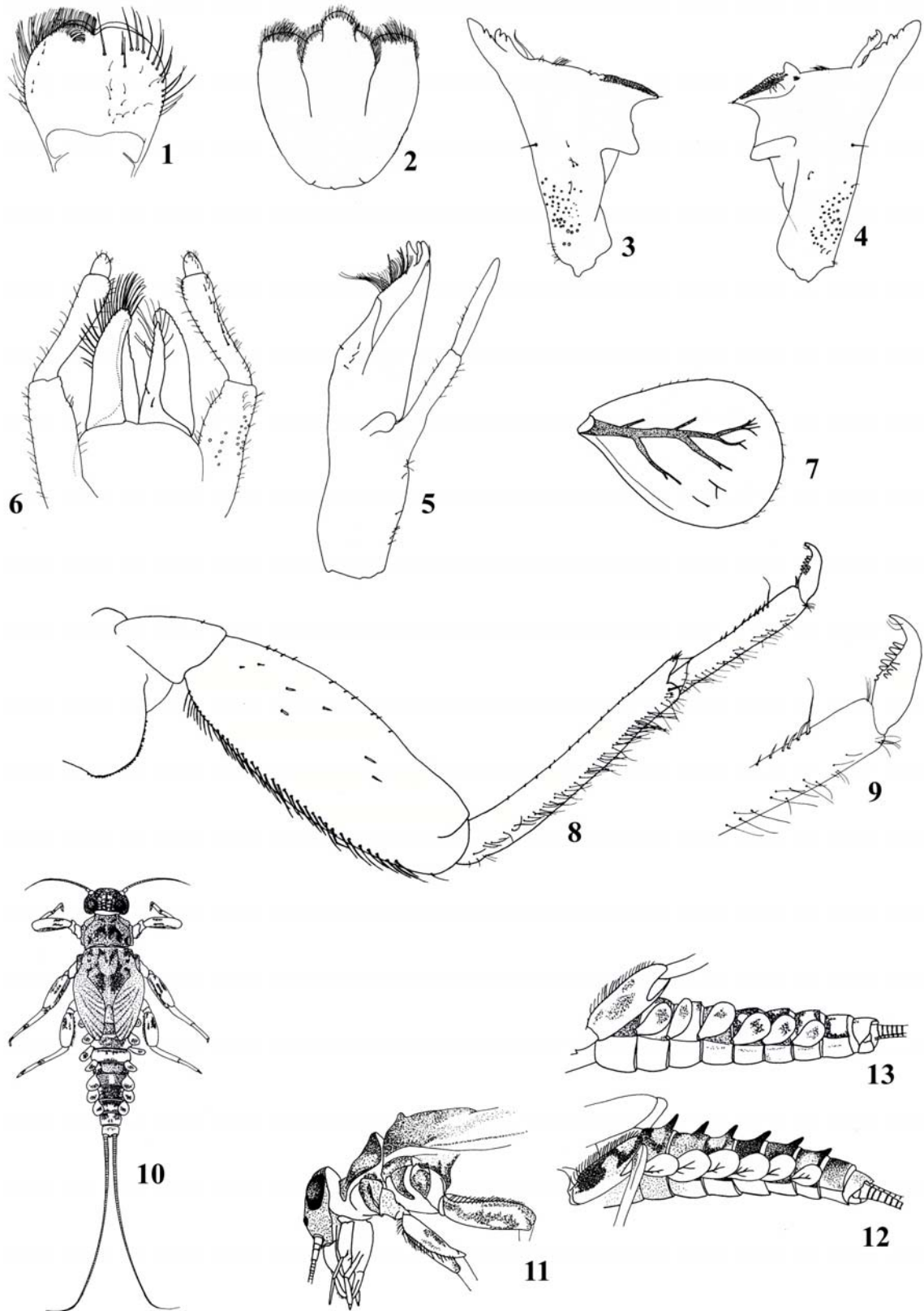


Planche C *Afroptiloides* spp: Structures larvaires: *A. spinosum* Figs 1 à 9, 11 et 12; *A. delphinae* Fig. 10 et 13. 1 labre, 2 hypopharynx, 3 mandibule droite, 4 mandibule gauche, 5 maxille gauche, 6 labium, 7 4ième branchie, 8 patte antérieure, 9 griffe tarsale, 10 in toto (vue dorsale), 11 tête et thorax (vue latérale), 12 abdomen (vue latérale), 13 abdomen (vue latérale).

***Afroptilum* Gillies, 1990**

Espèce type

Afroptilum sudafricanum (Lestage, 1924) (Afrique du Sud, Ethiopie, Kenya, Ouganda, Tanzanie, Zaïre)

Espèces incluses

Afroptilum biarcuatum (Kopelke, 1980) (Zaïre)
Afroptilum bicornis (Ulmer, 1909) (Comores)
Afroptilum boettgeri (Kopelke, 1980) (Zaïre)
Afroptilum confusum Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998 (Madagascar)
Afroptilum dicentrum (Demoulin, 1956) (Zaïre)
Afroptilum gilberti Gattolliat & Sartori, 1999 (Madagascar)
Afroptilum lepidum Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998 (Madagascar)
Afroptilum mathildae Gattolliat & Sartori, 1999 (Madagascar)
Afroptilum parvum (Crass, 1947) (Afrique du Sud)
Afroptilum sudafricanum (Lestage, 1924) (Afrique du Sud, Ethiopie, Kenya, Ouganda, Tanzanie, Zaïre)

Identification rapide

Larve:

Larve de taille petite à moyenne; labre arrondi (Pl. D, Fig. 1), pièces buccales sans adaptation particulière; pattes (Pl. D, Fig. 7) sans rangée de soies particulières; griffes tarsales (Pl. D, Fig. 8) avec deux rangées de dents; cerques moyennement longs, paracerque plus court que les cerques.

Adulte:

Aile antérieure (Pl. D, Fig. 11) avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales; aile postérieure (Pl. D, Fig. 12) avec deux éperons sur la marge costale et deux veines longitudinales; gonopodes (Pl. D, Fig. 13) formés de 3 segments sans protubérance particulière, troisième segment allongé avec la marge externe légèrement concave.

Caractères génériques

Larve:

Tête: labre (Pl. D, Fig. 1) arrondi aussi large que long, avec une émargination medio-apicale, face dorsale avec une paire de soies submédianes et une rangée de soies subparallèle à la marge distale; hypopharynx (Pl. D, Fig. 2) avec une touffe de solides soies à l'apex de la lingua; mandibule droite (Pl. D, Fig. 4) avec deux jeux d'incisives, prosthéca mince, soies entre la prosthéca et la mola présentes; mandibule gauche (Pl. D, Fig. 3) avec un seul jeu d'incisives, prosthéca solide avec 4 denticules et une structure en forme de peigne, soies entre la prosthéca et la mola absentes; maxilles (Pl. D, Fig. 5) plus ou moins élancées, palpe de deux segments, subégal ou légèrement plus long que la galéa-lacinia; labium (Pl. D, Fig. 6) avec les glosses légèrement plus courtes que les paraglosses, paraglosses arrondies ou aplaties apicalement avec plusieurs rangées de soies, palpe labial formé de trois segments, deuxième segment sans projection disto-latérale, troisième segment conique, plus long que large.

Thorax: marge dorsale des fémurs avec des soies assez robustes, marge dorsale des tibias et tarses sans rangée de soies, marge ventrale des fémurs et tibias avec quelques petites soies (Pl. D, Fig. 7); griffes tarsales (Pl. D, Fig. 8) avec deux rangées de dents, deux soies subapicales présentes.

Abdomen: branchies présentes sur les segments 1 à 7 en position latérale, asymétriques, avec trachéation assez développée, marge crénelée; marge postérieure des tergites (Pl. D, Fig. 9) avec des épines émoussées; marge postérieure des sternites lisse; cerques moyennement longs, paracerque plus court que les cerques.

Adulte:

Aile antérieure (Pl. D, Fig. 11) avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales; aile postérieure (Pl. D, Fig. 12) avec deux éperons sur la marge costale et deux veines longitudinales; gonopodes (Pl. D, Fig. 13) formés de 3 segments sans protubérance particulière, troisième segment allongé.

Variations spécifiques

Larve:

Les larves d'*Afroptilum* n'ont pas encore fait l'objet d'une étude approfondie à Madagascar. Il apparaît cependant que la taille, la coloration de l'abdomen et la sétation de la marge dorsale des fémurs permettent de distinguer des différentes espèces.

Adulte:

La distinction des différentes espèces au stade imaginal est mal aisée. La coloration des yeux est un des rares caractères qui permet de séparer certaines espèces ou groupes d'espèces. La forme des génitalia est assez constante, seul le premier segment présente de faibles variations. De plus, la distinction entre les adultes d'*Afroptilum* et ceux d'autres genres afro-tropicaux (notamment *Xyrodromeus* et *Afroptiloides*) est quasiment impossible.

Distribution et écologie

Le genre *Afroptilum* est le genre le plus abondant de Madagascar. Il est présent dans presque toutes les stations prospectées. Comme le genre n'a pas encore été travaillé au niveau spécifique, il est impossible de connaître le type de répartition des différentes espèces, notamment s'il existe des espèces largement répandues et quelques espèces localisées.

Les larves d'*Afroptilum* ne présentent aucune adaptation particulière. Il s'agit du genre ubiquiste par excellence. Il a été capturé dans tous les types de rivières et dans tous les types de milieux. Les larves sont détritivores.

Les adultes sont attirés, parfois par centaines, par les pièges lumineux du soir. Il est moins fréquent de les capturer lors des pièges lumineux du matin.

Problèmes

Le genre *Afroptilum* doit être considéré comme n'ayant pas encore été étudié en profondeur à Madagascar. Parmi les quatre espèces décrites de Madagascar, deux l'ont été au stade adulte uniquement; or il est indispensable de connaître les larves pour être sûr de l'attribution générique. Les larves d'*Afroptilum confusum* sont très faciles à reconnaître grâce à ses pattes extrêmement courtes, la présence d'écaille sur le scape et le pédicelle et la forme du palpe labial. Ces caractères montrent de manière claire que cette espèce occupe une position très marginale au sein du genre. Il est même très probable qu'elle n'appartienne pas à *Afroptilum*.

Afroptilum lepidum serait donc la seule espèce d'*Afroptilum* dont l'appartenance générique est certaine. L'attribution définitive de tous les individus à cette espèce est prématurée. En effet, sur la base des quelques dizaines de montages effectués, il semble raisonnable d'estimer qu'*Afroptilum* compte entre cinq et dix espèces à Madagascar.

Principales références

- Gattolliat, J.-L., M. Sartori, and J.-M. Elouard. 1999. Aquatic Biodiversity from Madagascar 12: three new species of Baetidae (Ephemeroptera) from the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela. Fieldiana 94:115-124.
- Gillies, M. T. 1990. A revision of the African species of *Centroptilum* Eaton (Baetidae, Ephemeroptera). Aquatic Insects 12:97-128.
- Lugo-Ortiz, C. R., and W. P. McCafferty. 1998. The *Centroptiloides* Complex of Afrotropical small minnow mayflies (Ephemeroptera: Baetidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 91:1-26.

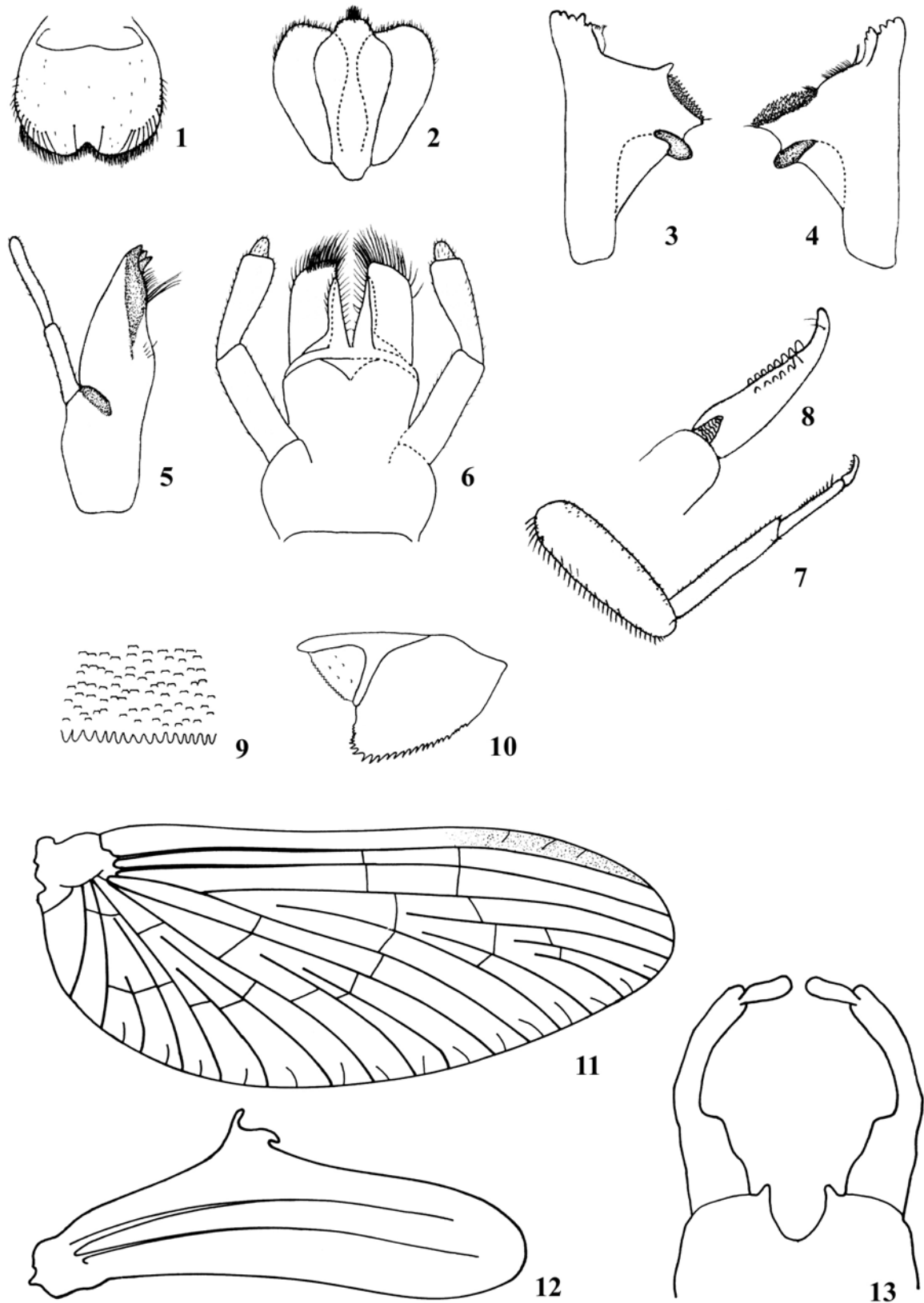


Planche D *Afroptilum* spp: Structures larvaires et adultes: *A. lepidum* Figs 1 à 10; *A. gilberti* Figs 11 à 13. 1 labre, 2 hypopharynx, 3 mandibule gauche, 4 mandibule droite, 5 maxille gauche, 6 labium, 7 patte antérieure, 8 griffe tarsale, 9 marge postérieur du 4^{ième} tergite, 10 paraprocte, 11 aile antérieure, 12 aile postérieure, 13 génitalia mâle. (Figs 1 à 10 in Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998).

***Cheleocloeon* Wuillot et Gillies, 1993**

Espèce type

Cheleocloeon yolandae Wuillot, 1993 (Guinée, Mali)

Espèces incluses

Cheleocloeon carinatum Wuillot, 1993 (Guinée)

Cheleocloeon dimorphicum (Soldán et Thomas, 1985) (Algérie)

Cheleocloeon excisum (Barnard, 1932) (Afrique du Sud, Lesotho)

Cheleocloeon falcatum (Crass, 1947) (Afrique du Sud)

Cheleocloeon mirandei Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997 (Madagascar)

Cheleocloeon madagascariense Gattolliat, soumis (Madagascar)

Cheleocloeon yolandae Wuillot, 1993 (Guinée, Mali)

Identification rapide

Larve:

Larve de forme allongée, pattes (Pl. E, Fig. 7) longues et très fines, griffes tarsales (Pl. E, Fig. 8) très allongées avec originellement deux rangées de dents pouvant être très régressées voire absentes; deuxième segment du palpe labial (Pl. E, Fig. 6) avec une projection triangulaire fortement développée; paracerque subégale aux cerques.

Adulte:

Aile antérieure avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales; aile postérieure présente ou absente; gonopodes formés de 3 segments, le deuxième segment nettement élargi à la base.

Caractères génériques

Larve:

Tête: labre (Pl. E, Fig. 1) arrondi et étroit avec une émargination medio-apicale bien marquée, face dorsale avec une paire de soies submédianes et une rangée de soies, généralement réduites à deux ou trois soies, subparallèle à la marge distale; mandibule droite (Pl. E, Fig. 3) avec un jeu d'incisives, soies entre la prosthéca et la mola présentes; mandibule gauche (Pl. E, Fig. 4) avec un seul jeu d'incisives, prosthéca solide avec 4 denticules et une structure en forme de peigne, soies entre la prosthéca et la mola présentes; maxilles (Pl. E, Fig. 5) avec palpe de deux segments, nettement plus long que la galéa-lacinia; labium (Pl. E, Fig. 6) avec les glosses subégales ou légèrement plus courtes que les paraglosses, glosses trapues, paraglosses de forme variable, palpe labial formé de trois segments, deuxième segment avec une forte projection disto-latérale de forme triangulaire, troisième segment en forme d'obus, plus long que large.

Thorax: pattes (Pl. E, Fig. 7) longues et fines; arc de soies dans la partie proximale des tibias absent, marge dorsale des fémurs avec quelques rares soies courtes et trapues; marge dorsale des tibias et tarses sans rangée de soies; griffes tarsales (Pl. E, Fig. 8) longues et fines, avec deux rangées de dents pouvant être fortement régressées voire absentes, deux soies subapicales absentes.

Abdomen: branchies (Pl. E, Fig. 10) présentes sur les segments 1 à 7 en position latérale, asymétriques, avec trachéation plus ou moins développée, marge faiblement crénelée apicalement, première paire de branchies nettement plus étroites et allongées; marge postérieure des tergites et sternites avec des épines bien développées (Pl. E, Fig. 9); cerques assez courts et paracerque subégal aux cerques.

Adulte:

Aile antérieure avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales; aile postérieure avec un éperon bien développé sur la marge costale et deux veines longitudinales, l'aile peut

être absente chez certaines espèces chez la femelle ou les deux sexes; gonopodes formés de 3 segments, le deuxième segment avec une protubérance bien marquée, généralement arrondie, troisième segment de forme ovoïde allongée.

Variations spécifiques

Larve:

Les deux espèces malgaches se reconnaissent facilement par la présence ou l'absence des ailes postérieures, la sétation du labre, la forme des paraglosses, le degré de développement des dents des griffes tarsales, la forme de la projection du deuxième segment du palpe maxillaire.

Adulte:

Seule la subimago de *Cheleocloeon madagascariense* est connue. Les différentes espèces africaines se reconnaissent notamment par la forme de la protubérance du deuxième segment des gonopodes. Il peut donc être envisagé que ce caractère permette également de distinguer les espèces malgaches.

Distribution et écologie

Le genre *Cheleocloeon* présente une répartition extrêmement large. Il a été trouvé dans toutes les différentes éco-régions de Madagascar. Il peut être localement abondant. Sa distribution peut paraître très fragmentée; il s'agit probablement d'un biais dû aux milieux prospectés ainsi qu'à la méthode d'échantillonnage utilisée.

Les espèces du genre *Cheleocloeon* ont été capturées dans des rivières d'apparence très différente: depuis la rivière à courant rapide sur une dalle rocheuse à la grande rivière potamique. Toutefois, elles colonisent toujours le même type de microhabitat: elles ont été capturées dans les zones les plus lenticules des rivières. Contrairement au genre *Cloeon*, elles n'ont jamais été prises dans les eaux strictement stagnantes (mares, rizières).

Aucune information n'est disponible sur l'écologie des imagos des espèces malgaches; aucun adulte n'a été pris ni lors des pièges lumineux ni lors de coups de filet durant la journée.

Problèmes

Les espèces malgaches de *Cheleocloeon* sont caractéristiques et aisément identifiables. La distinction entre les genres *Cheleocloeon* et *Delouardus* semblent par contre nettement plus problématique; ce point sera abordé sous le genre *Delouardus*.

Principales références

- Gattolliat, J.-L. submitted. The genera *Cheleocloeon* Wuillot & Gillies, *Delouardus* Lugo-Ortiz & McCafferty and *Demoulinia* Gillies (Baetidae: Ephemeroptera) in Madagascar. Zootaxa.
- Lugo-Ortiz, C. R., and W. P. McCafferty. 1997a. Contribution to the systematics of the genus *Cheleocloeon* (Ephemeroptera). Entomol. News 108:283-289.
- Lugo-Ortiz, C. R., and W. P. McCafferty. 1997b. New species and first reports of the genera *Cheleocloeon*, *Dabulamanzia* and *Mutelocloeon* (Insecta : Ephemeroptera) from Madagascar. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 133:47-53.
- Wuillot, J., and M. T. Gillies. 1993. *Cheleocloeon*, a new genus of Baetidae (Ephemeroptera) from West Africa. Rev. Hydrobiol. Trop. 26:213-217.

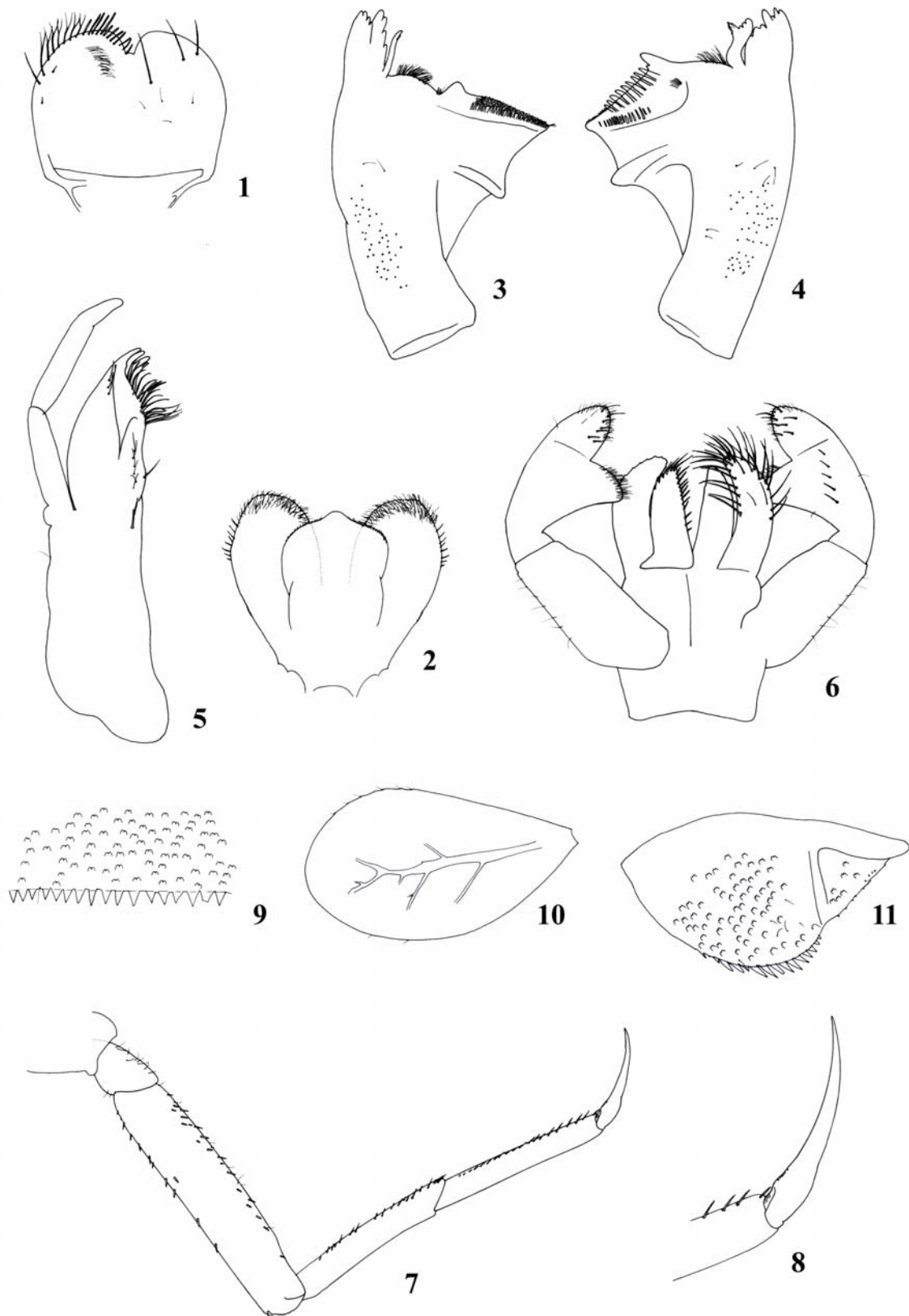


Planche E *Cheleocloeon madagascariense* : Structures larvaires: 1 labre, 2 hypopharynx, 3 mandibule droite, 4 mandibule gauche, 5 maxille droite, 6 labium, 7 patte antérieure, 8 griffe tarsale, 9 marge postérieure du 4^{ième} tergite, 10 4^{ième} branchie, 11 paraprocte.

***Cloeodes* Traver, 1938**

Espèce type

Cloeodes maculipes Traver, 1938 (Puerto Rico)

Espèces incluses⁵

Cloeodes bicoloratus Gattolliat, 2001 (Madagascar)

Cloeodes freitagae Gattolliat, 2001 (Madagascar)

Cloeodes inzigae (Crass, 1947) (Afrique du Sud)

Cloeodes portabilis Lugo-Ortiz & McCafferty, 1999 (Madagascar)

Cloeodes pseudogladius Gattolliat, 2001 (Madagascar)

Identification rapide

Larve:

Larve de petite taille, de forme trapue (Pl. F, Fig. 13), pattes (Pl. F, Fig. 10) courtes et trapues avec un grand arc de très longues soies sur les tibias (pour les espèces malgaches également sur les tarsi et fémurs), griffes tarsales courtes et trapues sans dents; paracercue subégale aux cercues; ligne des soies symétrique, à mi-longueur, sur les sternites 2 à 6.

Adulte:

Les adultes sont difficiles à identifier; l'aile antérieure peut avoir une ou deux intercalaires, l'aile postérieure peut être présente ou absente. Waltz et McCafferty (1987a) considèrent que la protubérance sur le métanotum est une autoapomorphie du genre *Cloeodes* (Pl. F, Fig. 14).

Caractères génériques

Larve:

Tête: labre (Pl. F, Figs 1 et 2) de forme très variable avec une émargination medio-apicale plus ou moins marquée, face dorsale avec une paire de soies submédianes et une rangée de soies subparallèle à la marge distale; mandibule droite (Pl. F, Figs 4a et 6) avec deux jeux d'incisives, prosthéca (Pl. F, Fig. 4b) relativement robuste, soies entre la prosthéca et la mola présentes (chez les espèces malgaches seulement); mandibule gauche (Pl. F, Figs 5 et 7) avec un seul jeu d'incisives, prosthéca solide avec 4 denticules et une structure en forme de peigne, soies entre la prosthéca et la mola présentes (chez les espèces malgaches seulement); maxilles (Pl. F, Fig. 8) trapues, palpe de deux segments, subégale ou légèrement plus courte que la galéolacina; labium (Pl. F, Fig. 9) avec les glosses égales aux paraglosses, paraglosses arrondies apicalement avec plusieurs rangées de soies, palpe labial formé de trois segments, deuxième segment sans projection disto-latérale, troisième segment aussi large que le second souvent aplati apicalement.

Thorax: pattes (Pl. F, Fig. 10) courtes et trapues; grand arc de soies très fines et longues à l'apex des fémurs, ainsi que dans la partie proximale des tibias et tarsi, marge dorsale des fémurs avec quelques rares soies courtes et trapues; marge dorsale des tibias et tarsi presque sans soies; griffes tarsales courtes et édentées, deux soies subapicales absentes.

Abdomen: branchies (Pl. F, Fig. 12) présentes sur les segments 1 à 7 en position latérale, asymétriques, avec trachéation bien développée, marge crénelée apicalement; cercues assez courts et paracercue subégale aux cercues.

Adulte:

Aile antérieure avec une intercalaire entre les nervures longitudinales, marge costale crénelée; aile postérieure absente chez les espèces malgaches; protubérance sur le métanotum (Pl. F, Fig. 14); gonopodes formés de trois segments.

⁵ Le genre *Cloeodes* a une répartition pantropicale (Amérique du Sud et Centrale, Afrique, Asie du Sud-Est et Australie). Seules les espèces afrotropicales sont incluses dans cette liste.

Variations spécifiques

Larve:

A l'exception de *Cloeodes pseudogladus*, les espèces malgaches de *Cloeodes* sont relativement semblables. La forme du labre, notamment le rapport largeur/longueur, la forme du troisième segment du palpe labial, la coloration de l'abdomen ainsi que la taille sont les principaux caractères qui permettent d'identifier les différentes espèces. *Cloeodes pseudogladus* présente d'importantes modifications des pièces buccales (labre large sans émargination, fusion des incisives en une seule dent en forme de sabre, renforcée latéralement) qui seront discutées sous la rubrique écologie.

Adulte:

Les adultes des *Cloeodes* de Madagascar ne sont pas suffisamment bien connus pour pouvoir mettre en évidence des différences spécifiques. Il faut toutefois noter que les ailes antérieures des imagos malgaches n'ont qu'une seule intercalaire alors que celles de l'espèce africaine *Cloeodes inzigae* en possède deux.

Distribution et écologie

Le type de distribution est très différent suivant les espèces de *Cloeodes*. *Cloeodes portabilis* est de loin l'espèce qui présente la plus large distribution. Elle a été trouvée dans toutes les principales régions de Madagascar. Elle n'est par contre jamais abondante. *Cloeodes pseudogladus* a une distribution très fragmentée: il a été trouvé dans quatre stations appartenant à quatre bassins différents; il peut être localement abondant. *Cloeodes bicoloratus* n'a été capturé que dans une station de la réserve naturelle de la Montagne d'Ambre où il est extrêmement abondant. *Cloeodes freitagae* est à la fois rare et localisé, il n'a été trouvé que dans 2 stations situées dans la réserve de la Montagne d'Ambre.

Chaque espèce de *Cloeodes* semble occuper une niche écologique différente. Elles ont toutefois toujours été trouvées dans des eaux fraîches et bien oxygénées. *C. bicoloratus* vit sur du bois mort dans des piscines naturelles profondes dans un courant relativement faible. A l'inverse, *C. pseudogladus* a été trouvé dans des rivières au courant moyen à rapide avec un substrat formé de gravier et de pierres. Toutes les espèces ont des branchies mobiles.

Cloeodes pseudogladus possède des pièces buccales adaptées pour racler les diatomées situées sur le dessus des pierres. Ce sont en particulier les mandibules qui se sont transformées en un véritable sabre renforcé latéralement. Chez les individus qui viennent de muer, l'incisive est très longue et pointue. A force d'être frottée sur un milieu abrasif, la longueur de l'incisive se réduit progressivement. Au moment de la mue, l'incisive peut être complètement usée. Ce type d'adaptation est unique au sein du genre *Cloeodes*, mais il apparaît de manière indépendante dans plusieurs lignées de Baetidae.

Problèmes

Les quatre espèces malgaches de *Cloeodes* forment une lignée distincte: elles se différencient des autres espèces du genre par la présence de soies entre la prosthéca et la mola ainsi que par la forme du troisième segment du palpe labial. La présence de ces soies est considérée comme un caractère plésiomorphique. L'attribution générique de ces espèces ne doit toutefois pas être remise en cause, car elles possèdent toutes les importantes autapomorphies du genre *Cloeodes*. Il est probable qu'elles occupent une position basale au sein du genre.

Principales références

Gattolliat, J.-L. 2001. The genus *Cloeodes* (Ephemeroptera : Baetidae) in Madagascar. Revue Suisse de Zool. 108:387-402.

Lugo-Ortiz, C. R., W. P. McCafferty, and J.-L. Gattolliat. 1999. The small minnow mayfly genus *Cloeodes* (Ephemeroptera: Baetidae) in Madagascar. Proc. Entomol. Soc. Wash. 101:208-211.

Waltz, R. D., and W. P. McCafferty. 1987a. Generic revision of *Cloeodes* and description of two new genera (Ephemeroptera: Baetidae). Proc. Entomol. Soc. Wash. 89:177-184.

Waltz, R. D., and W. P. McCafferty. 1987b. Revision of the genus *Cloeodes* Traver (Ephemeroptera: Baetidae). Annals of the Entomological Society of America 80:191-207.

Waltz, R. D., and W. P. McCafferty. 1994. *Cloeodes* (Ephemeroptera: Baetidae) in Africa. Aquatic Insects 16:165-169.

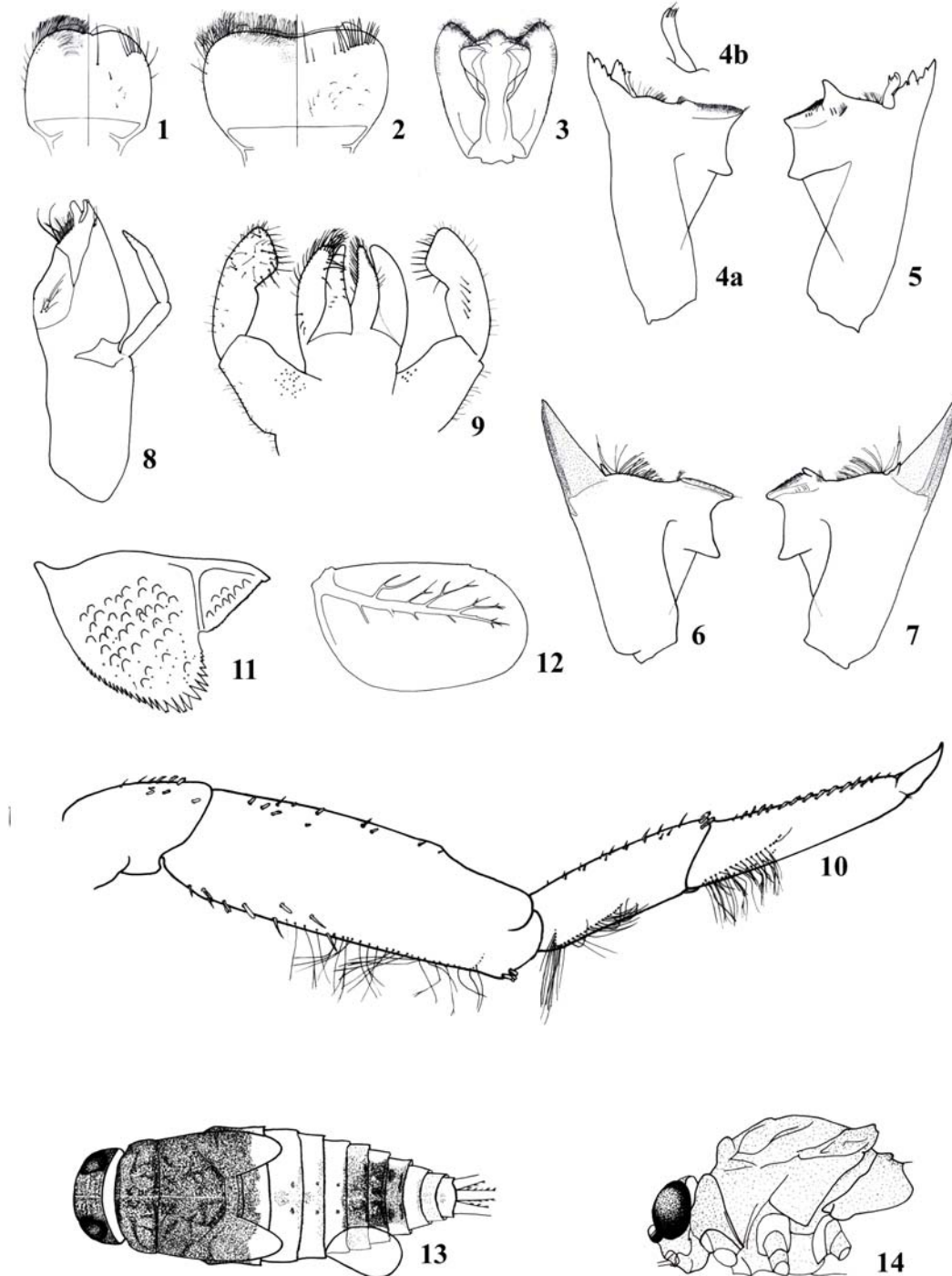


Planche F *Cloeodes* spp: Structures larvaires et adulte: *C. bicoloratus* Figs 1, 3 à 5, 8 à 13; *C. pseudogladus* Figs 2, 6 et 7; *C. freitagae* Fig. 14. 1 labre, 2 labre, 3 hypopharynx, 4a mandibule droite, 4b prosthéca droite, 5 mandibule gauche, 6 mandibule droite, 7 mandibule gauche, 8 maxille gauche, 9 labium, 10 patte antérieure, 11 paraprocte, 12 4^{ième} branchie, 13 in toto (vue dorsale), 14 tête et thorax de l'imago femelle (vue latérale).

***Cloeon* Leach, 1815**

Espèce type

Cloeon dipterum (L., 1761) (Eurasie)

Espèces incluses⁶

Cloeon durani Navás, 1926 (Madagascar)

Cloeon emmanueli Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998 (Madagascar)

Cloeon smaeleni Lestage, 1924 (Afrique continentale, Madagascar, péninsule arabique)

Identification rapide

Larve:

Larve de taille moyenne, pattes (Pl. G, Fig. 7) longues et très fines, griffes (Pl. G, Fig. 8) très allongées avec originellement deux rangées de dents pouvant être très régressées; au moins les 5 premières paires de branchies doubles; troisième segment du palpe labial large, apicalement tronqué (Pl. G, Fig. 6); cerques courts, paracerque subégal aux cerques.

Adulte:

Aile antérieure (Pl. G, Fig. 10) avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales, chez la femelle, la partie costale est colorée; aile postérieure absente; gonopodes (Pl. G, Fig. 11) formés de 3 segments, le troisième segment réduit, plaque sclérifiée entre les gonopodes.

Caractères génériques

Larve:

Tête: labre (Pl. G, Fig. 1) arrondi avec les marges latérales relatives droites, émargination médio-apical bien marquée, face dorsale avec de nombreuses soies non arrangées; mandibule droite (Pl. G, Fig. 3) avec deux jeux d'incisives, soies entre la prosthéca et la mola présentes; mandibule gauche (Pl. G, Fig. 4) avec deux jeux d'incisives partiellement fusionnés, prosthéca solide avec 4 denticules et une structure en forme de peigne, soies entre la prosthéca et la mola présentes; maxilles (Pl. G, Fig. 5) avec palpe de deux ou trois segments, nettement plus long que la galéa-lacinia; labium (Pl. G, Fig. 6) avec les glosses égales aux paraglosses, glosses en forme de demi-lune, paraglosses en forme de croissant, glosses et paraglosses couvertes de très nombreuses soies, palpe labial formé de trois segments, deuxième segment sans projection disto-latéral, troisième segment de largeur variable mais toujours au moins aussi large que le second, apicalement tronqué (marge distale concave).

Thorax: pattes (Pl. G, Fig. 7) longues et fines; arc de soies dans la partie proximale des tibias présent, marge dorsale des fémurs avec plusieurs rangées de courtes soies; marge dorsale des tibias et tarses sans rangée de soies; griffes tarsales (Pl. G, Fig. 8) longues et fines, avec deux rangées de dents augmentant de taille vers l'apex, les dents peuvent être fortement régressées chez certaines espèces, soies subapicales absentes.

Abdomen: branchies présentes sur les segments 1 à 7 en position latérale, réniforme, avec une trachéation bien développée, les branchies 1 à 5 ou 1 à 6 sont doubles; marge postérieure des tergites (Pl. G, Fig. 9) avec des épines très développées; cerques assez courts et paracerque égal aux cerques.

Adulte:

Aile antérieure (Pl. G, Fig. 10) avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales; aile postérieure absente; gonopodes (Pl. G, Fig. 11) formés de 3 segments, le deuxième segment relativement étroit sans protubérance, troisième segment peu développé, en forme de virgule, plaque sclérifiée entre les gonopodes.

⁶ Le genre *Cloeon* est cosmopolite. Seules les espèces malgaches sont incluses dans cette liste. La faune africaine compte au moins 21 espèces.

Variations spécifiques

Larve:

Les différentes espèces se reconnaissent facilement grâce aux différences de coloration de l'abdomen. Le degré de développement des dents, la largeur du troisième segment du palpe labial, les épines de la marge latérale des derniers segments abdominaux sont également d'excellents caractères pour séparer les différentes espèces.

Adulte:

Cloeon est le seul genre de Baetidae dont les femelles sont aisément identifiables au niveau spécifique grâce aux colorations de la région costale de l'aile et aux colorations et taches des tergites et sternites. Les mâles sont nettement plus difficiles à reconnaître car il ne présente pas les mêmes colorations que les femelles ou alors de manière estompée. La forme des gonopodes est très constante au sein du genre.

Distribution et écologie

Le genre *Cloeon* est présent sur l'ensemble de l'Ile: il a été récolté dans toutes les éco-régions, à toutes les altitudes et dans tous les environnements. Il peut pulluler localement. *Cloeon smaeleni* est la seule espèce d'éphémère qui ne soit pas endémique. Il s'agit d'une des espèces de *Cloeon* les plus communes et abondantes de l'Afrique sub-saharienne. Des femelles adultes ont également été signalées du Sud Yémen. Quatre espèces africaines de *Cloeon*, parmi elles *C. smaeleni*, sont ovovivipares. Cette particularité implique un stade imaginal nettement plus long. Ceci pourrait expliquer la très large répartition de cette espèce.

Cloeon est le seul genre malgache de Baetidae à vivre en eaux stagnantes. Il est notamment extrêmement abondant dans les étangs, bas marais et canaux. Certaines espèces colonisent également les parties les plus lenticules des rivières; il ne s'agit toutefois pas de leur habitat principal. Les activités humaines, notamment la riziculture, créent des milieux très favorables pour son développement. Ceci explique les pullulations de *Cloeon* qu'on peut observer notamment aux alentours d'Antananarivo.

Problèmes

Les trois espèces malgaches de *Cloeon* sont actuellement connues de manière satisfaisante à tous les stades. Le statut des autres espèces décrites dans le genre *Cloeon* a été précisé par Gattolliat & Rabeantoandro (2002): *Cloeon waterloti* Demoulin, 1966 est un synonyme de *Cloeon durani*, *Cloeon cambouei* Navàs, 1930 est considéré comme nomen dubium, *Cloeon irretitum* Navàs, 1936 n'appartient pas au genre *Cloeon*; son appartenance générique ne peut être établie avec certitude.

Principales références

- Gattolliat, J.-L. and Rabeantoandro, S.Z.. 2002. The genus *Cloeon* (Insecta : Ephemeroptera) in Madagascar. Mitt. schweiz. ent. Ges. 74: 195-209
- Gillies, M. T. 1980. An introduction to the study of *Cloeon* Leach (Baetidae, Ephemeroptera) in West Africa. Bulletin I.F.A.N. 42A:135-156.
- Gillies, M. T. 1985. A preliminary account of the East African species of *Cloeon* Leach and *Rhithrocloeon* gen. n. (Ephemeroptera). Aquatic Insects 7:1-17.
- Gillies, M. T. 1988. Descriptions of the nymphs of some Afrotropical Baetidae (Ephemeroptera). I. *Cloeon* Leach and *Rhithrocloeon* Gillies. Aquatic Insects 11:49-59.
- Lugo-Ortiz, C. R., and W. P. McCafferty. 1998. New species of *Cloeon* and *Demoulinia* (Ephemeroptera: Baetidae) from Madagascar. Entomological News 109:357-362.

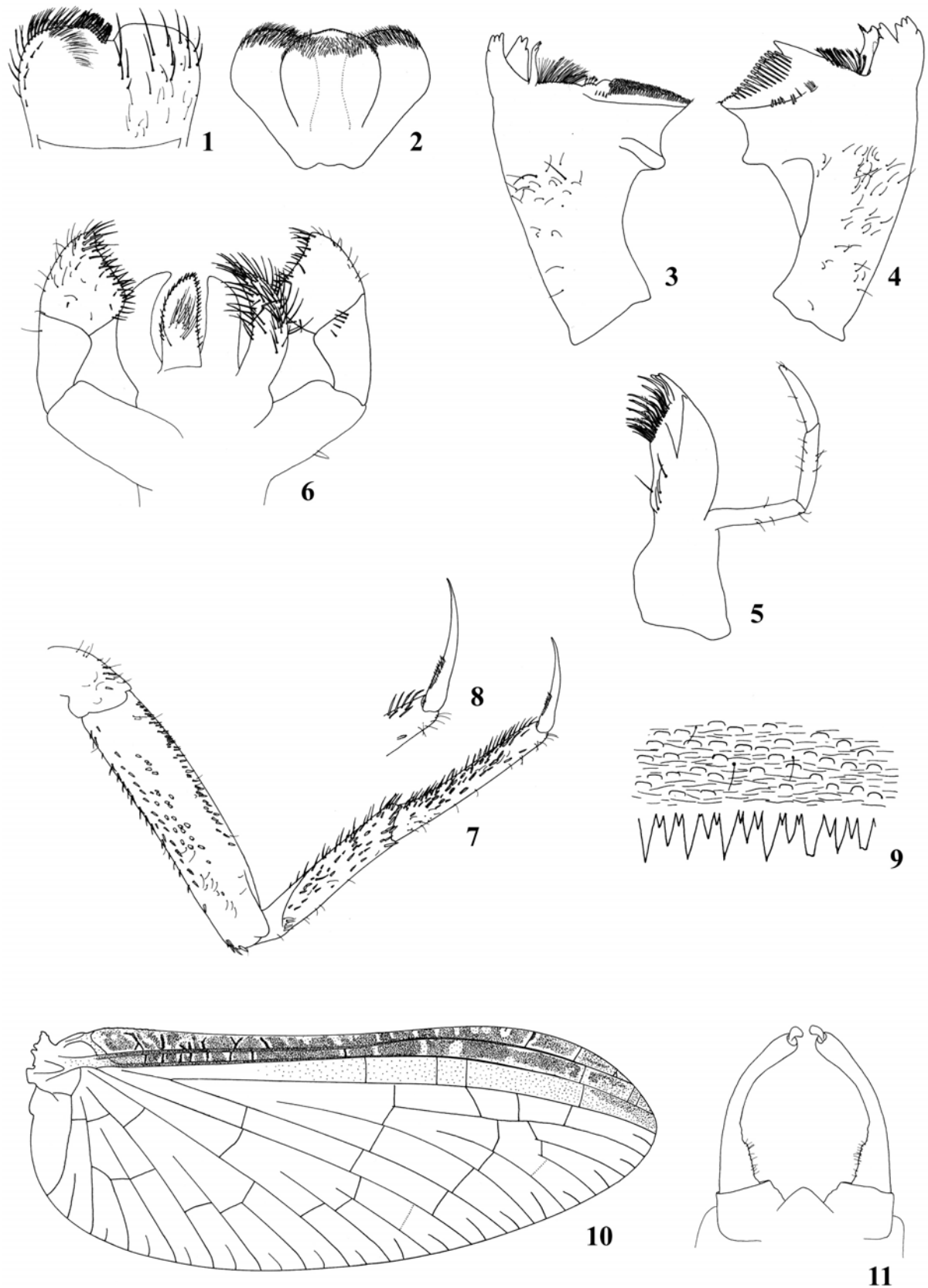


Planche G *Cloeon smaeleni*: Structures larvaires et adultes: 1 labre, 2 hypopharynx, 3 mandibule droite, 4 mandibule gauche, 5 maxille gauche, 6 labium, 7 patte antérieure, 8 griffe tarsale, 9 marge postérieure du 4^{ième} tergite, 10 aile antérieure, 11 génitalia mâle.

***Dabulamanzia* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996**

Espèce type

Dabulamanzia indusii (Crass, 1947) (Afrique du Sud)

Espèces incluses

Dabulamanzia babaora (Wuillot, 1993) (Guinée et Mali)
Dabulamanzia concolorata Gattolliat, 2000 (Madagascar)
Dabulamanzia duci Gattolliat & Elouard, 1999 (Madagascar)
Dabulamanzia fica Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996 (Afrique du Sud)
Dabulamanzia gigantea Gattolliat, 2000 (Madagascar)
Dabulamanzia gladius Gattolliat, 2000 (Madagascar)
Dabulamanzia helenae Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997 (Afrique du Sud)
Dabulamanzia improvida Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997 (Madagascar)
Dabulamanzia indusii (Crass, 1947) (Afrique du Sud)
Dabulamanzia media (Crass, 1947) (Afrique du Sud)
Dabulamanzia tarsale (Gillies, 1990) (Tanzanie)

Identification rapide

Larve:

Larve de forme trapue, pattes (Pl. H, Fig. 10) courtes et trapues; tibias avec un petit arc proximal de courtes soies (Pl. H, Fig. 11), griffes tarsales (Pl. H, Fig. 12) avec une rangée de dents; cerques courts, paracerque subégale aux cerques.

Adulte:

Aile antérieure avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales; aile postérieure (Pl. G, Fig. 14) avec trois nervures longitudinales et un éperon sur la marge costale; gonopodes (Pl. G, Fig. 15) formés de 3 segments, le deuxième segment avec une protubérance bien marquée, généralement arrondie.

Caractères génériques

Larve:

Tête: labre (Pl. H, Figs 1 et 2) de forme variable avec une émargination medio-apicale plus ou moins marquée, face dorsale avec une paire de soies submédianes et une rangée de soies subparallèle à la marge distale; mandibule droite (Pl. H, Figs 4a et 6) avec deux jeux d'incisives, prosthéca (Pl. H, Fig. 4b) plus ou moins fine, soies entre la prosthéca et la mola présentes; mandibule gauche (Pl. H, Figs 5 et 7) avec un seul jeu d'incisives, prosthéca solide avec 4 denticules et une structure en forme de peigne, soies entre la prosthéca et la mola présentes; maxilles (Pl. H, Fig. 8) trapues, palpe formé de deux segments, subégale ou légèrement plus long que la galéa-lacinia; labium (Pl. H, Fig. 9) avec les glosses égales aux paraglosses, paraglosses arrondies apicalement avec une seule rangée de soies, palpe labial formé de trois segments, deuxième segment sans projection disto-latérale, troisième segment globuleux parfois aplati apicalement.

Thorax: pattes (Pl. H, Fig. 10) courtes et trapues; petit arc de courtes soies dans la partie proximale des tibias (Pl. H, Fig. 11), marge dorsale des fémurs avec quelques rares soies courtes et trapues; marge dorsale des tibias et tarses sans rangée de soies; griffes tarsales (Pl. H, Fig. 12) courtes et trapues, avec une rangée de dents, les plus apicales pouvant être plus grandes, deux soies subapicales absentes.

Abdomen: branchies (Pl. H, Fig. 13) présentes sur les segments 1 à 7 en position latérale, asymétriques, avec trachéation plus ou moins développée, marge crénelée apicalement; marge postérieure des tergites et sternites avec des épines bien développées; cerques assez courts et paracerque subégale aux cerques.

Adulte:

Aile antérieure avec un ou deux intercalaires entre les nervures longitudinales, marge costale crénelée; aile postérieure (Pl. H, Fig. 14) avec trois nervures longitudinales et un éperon sur la marge costale; gonopodes (Pl. H, Fig. 15) formés de 3 segments, le deuxième segment avec une protubérance bien marquée, généralement arrondie, troisième segment de forme ovoïde allongée.

Variations spécifiques

Larve:

A l'exception de *Dabulamanzia duci* et *D. improvida*, les espèces malgaches sont facilement identifiables. La largeur du labre, la forme du troisième segment du palpe labial, la coloration de l'abdomen permettent de reconnaître les différentes espèces. *Dabulamanzia gladius* et *D. gigantea* possèdent des pièces buccales nettement transformées pour racler leur nourriture sur les pierres.

Adulte:

L'imago mâle n'est connue que pour *Dabulamanzia duci*. Elle diffère des espèces africaines notamment par la forme de la protubérance du deuxième segment des gonopodes. Il peut donc être envisagé que les espèces malgaches présentent également des différences dans la forme de cette protubérance.

Distribution et écologie

Le genre *Dabulamanzia* est présent sur la presque totalité de l'Ile, exception faite des grands bassins de l'Ouest. *Dabulamanzia duci* est l'espèce la plus commune, elle peut être localement très abondante. *Dabulamanzia concolorata* semble avoir par contre une aire de répartition très restreinte; elle n'a été trouvée que dans quelques stations de la réserve naturelle de la Montagne d'Ambre, où elle est sympatrique avec *D. duci*. Tout comme l'espèce racleuse de *Cloeodes*, *Dabulamanzia gladius* présente une répartition large mais très fragmentée. *Dabulamanzia gigantea* n'est connue que du massif de l'Andringitra. Vu la difficulté d'accès de cette région, peu de prélèvements y ont été faits et il est donc impossible de connaître son abondance.

Les espèces du genre *Dabulamanzia* ne semblent pas montrer d'exigences particulières. Elles ont été capturées dans tous les types de milieux. Il est toutefois probable, au vu de leur morphologie qu'elles préfèrent les eaux plutôt calmes.

Deux espèces de *Dabulamanzia*, *D. gladius* et *D. gigantea*, se nourrissent de diatomées raclées à la surface des pierres. Leurs pièces buccales présentent les mêmes adaptations que celles de *Cloeodes pseudogladius*.

Bien que le genre *Dabulamanzia* soit très commun et abondant à Madagascar, il a été relativement rarement attrapé durant les pièges lumineux du soir. Il fait par contre partie des rares Baetidae qui soient régulièrement capturés durant les pièges lumineux du matin. Les mâles attendent les femelles durant la matinée en volant à l'horizontal quelques centimètres au-dessus de pierres plates qui bordent la rivière. Ce comportement est tout à fait inhabituel chez les Baetidae.

Problèmes

Dabulamanzia improvida et *D. duci* sont extrêmement proches; elles ne diffèrent que par la forme du troisième segment du palpe labial et par l'apex du palpe maxillaire arrondi ou pointu. Nous n'avons pas capturé d'individus correspondant à la description originale de *Dabulamanzia improvida*, bien que nous ayons échantillonné dans ou à proximité des stations typiques. Comme les dessins et la description ne sont basés que sur un seul individu, il est possible que ce dernier présente des aberrations ou que l'espèce *D. improvida* doit être restreinte seulement à une partie du matériel considéré comme typique. De plus, une troisième

espèce appartenant au genre *Nesydemius* semble également extrêmement proche de ces deux espèces; ce cas est discuté sous le genre *Nesydemius*.

Un certain nombre d'individus de grande taille proche de *Dabulamanzia duci* ont été capturés dans le bassin du Rianila. Ils diffèrent de *D. duci* par la forme des gonopodes en particulier du troisième segment. Comme aucune larve de grande taille n'a été trouvée dans cette région, il ne nous pas possible de savoir s'il s'agit d'une bonne espèce ou simplement de variations intraspécifiques.

Principales références

- Gattolliat, J.-L., and M. Sartori. 2000. Contribution to the systematics of the genus *Dabulamanzia* (Ephemeroptera : Baetidae) in Madagascar. *Revue Suisse de Zool.* 107:561-577.
- Gattolliat, J.-L., M. Sartori, and J.-M. Elouard. 1999. Aquatic Biodiversity from Madagascar 12: three new species of Baetidae (Ephemeroptera) from the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela. *Fieldiana* 94:115-124.
- Gillies, M. T. 1990. A revision of the African species of *Centroptilum* Eaton (Baetidae, Ephemeroptera). *Aquatic Insects* 12:97-128.
- Lugo-Ortiz, C. R., and W. P. McCafferty. 1996. The composition of *Dabulamanzia*, a new genus of Afrotropical Baetidae (Ephemeroptera), with descriptions of two new species. *Bull. Soc. Hist. Nat. , Toulouse* 132:7-13.
- Lugo-Ortiz, C. R., and W. P. McCafferty. 1997. New species and first reports of the genera *Cheleocloeon*, *Dabulamanzia* and *Mutelocloeon* (Insecta : Ephemeroptera) from Madagascar. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 133:47-53.
- Wuillot, J., and M. T. Gillies. 1993. New species of *Afroptilum* (Baetidae, Ephemeroptera) from West Africa. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 26:269-277.

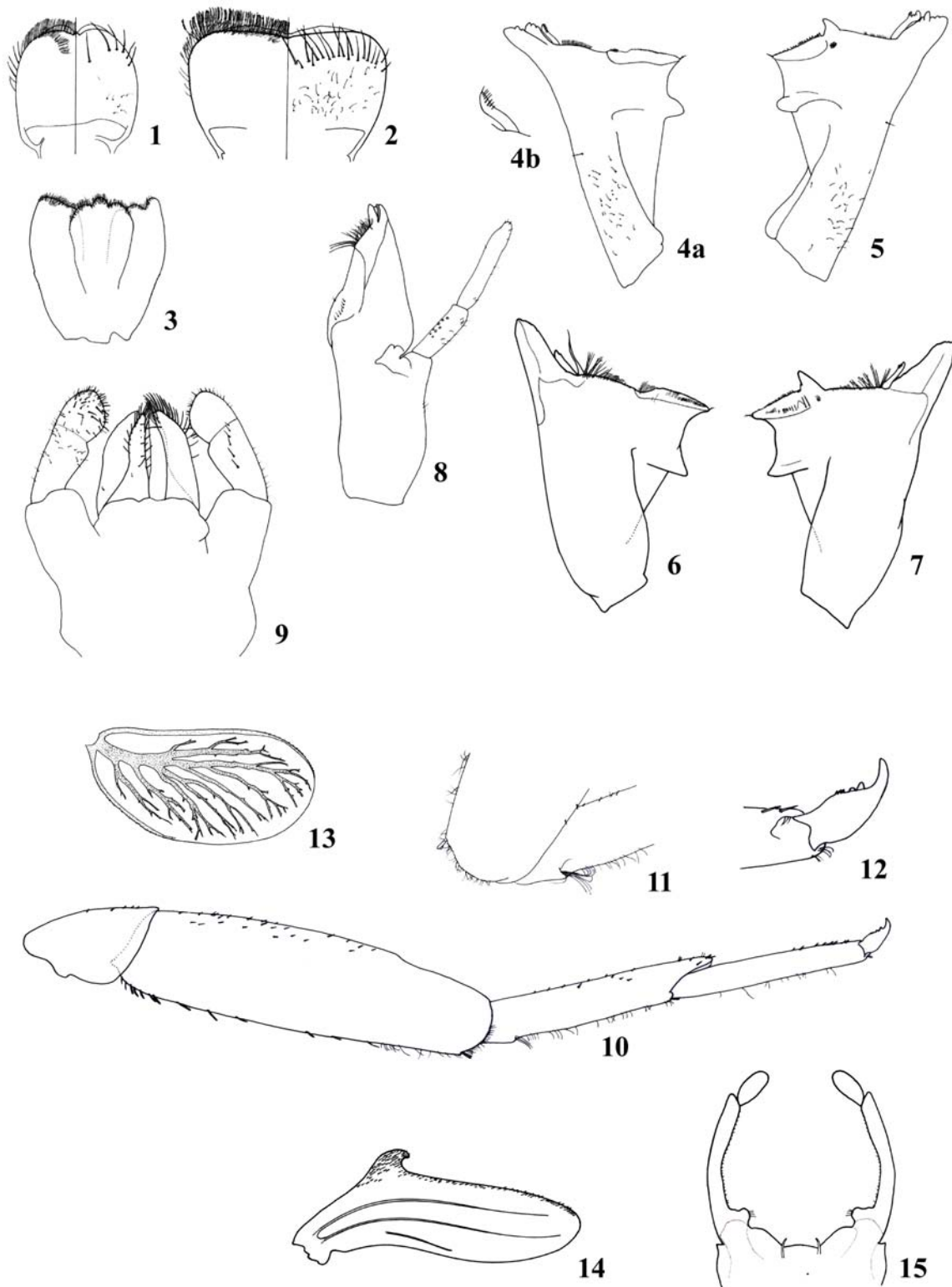


Planche H *Dabulamanzia* spp: Structures larvaires et adultes: *D. concolorata* Figs 1, 3 à 5, 8 à 13; *D. gladius* Figs 2, 6 et 7; *D. duci* Figs 14 et 15. 1 labre, 2 labre, 3 hypopharynx, 4a mandibule droite, 4b prosthéca droite, 5 mandibule gauche, 6 mandibule droite, 7 mandibule droite, 8 maxille gauche, 9 labium, 10 patte antérieure, 11 arc proximal de soies du protibia, 12 griffe tarsale, 13 4^{ème} branchie, 14 aile postérieure, 15 génitalia mâle.

***Delouardus* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1999**

Espèce type

Delouardus djabala Lugo-Ortiz & McCafferty, 1999 (Madagascar)

Espèces incluses

Delouardus djabala Lugo-Ortiz & McCafferty, 1999 (Madagascar)

Delouardus vetustus Gattolliat, soumis (Madagascar)

Identification rapide

Larve:

Larve de forme allongée; pattes (Pl. I, Figs 7 et 9) de forme variable, griffes tarsales (Pl. I, Fig. 8) moyennement allongées avec originellement deux rangées de nombreuses petites dents; deuxième segment du palpe labial avec une projection triangulaire fortement développée, apicalement arrondie (Pl. I, Fig. 6); paracerque subégal ou plus court que les cerques.

Adulte:

Inconnu

Caractères génériques

Larve:

Tête: labre (Pl. I, Fig. 1) arrondi et étroit avec une émargination medio-apicale bien marquée, face dorsale avec une paire de soies submédianes et une rangée de soies, réduites à deux soies, subparallèle à la marge distale; mandibule droite (Pl. I, Fig. 3) avec deux jeux d'incisives, soies entre la prosthéca et la mola présentes; mandibule gauche (Pl. I, Fig. 4) avec un seul jeu d'incisives, prosthéca solide avec 4 denticules et une structure en forme de peigne, soies entre la prosthéca et la mola bien développées ou réduites; maxilles (Pl. I, Fig. 5) avec un palpe de deux segments, nettement plus long que la galéa-lacinia; labium (Pl. I, Fig. 6) avec les glosses plus courtes que les paraglosses, glosses trapues, paraglosses de forme variable avec plusieurs rangées de soies le long de la marge, palpe labial formé de trois segments, deuxième segment avec une forte projection disto-latérale de forme triangulaire, apicalement arrondie, troisième segment en forme d'obus, plus long que large.

Thorax: pattes longues et fines (Pl. I, Fig. 7) ou courtes et trapues (Pl. I, Fig. 9); arc de soies dans la partie proximale des tibias absent, marge dorsale des fémurs avec quelques rares soies; marge dorsale des tibias et tarses sans rangée de soies; griffes tarsales (Pl. I, Fig. 8) moyennement allongées, avec deux rangées de nombreuses petites dents, soies subapicales absentes.

Abdomen: branchies (Pl. I, Fig. 10) présentes sur les segments 1 à 7 en position latérale, asymétriques, avec trachéation plus ou moins développée, marge faiblement crénelée apicalement, première paire de branchies nettement plus étroites et allongées; marge postérieure des tergites et sternites avec des épines bien développées; cerques assez courts et paracerque subégal ou plus court que les cerques.

Adulte:

Aucune espèce de *Delouardus* n'est connue au stade adulte.

Variations spécifiques

Larve:

Les deux espèces malgaches présentent d'importantes différences morphologiques, en particulier dans la forme des pattes et des paraglosses.

Adulte:

Les adultes ne sont pas connus. L'observation de larves permet d'indiquer que les deux espèces peuvent être différenciées au moins par la présence ou l'absence d'ailes postérieures.

Distribution et écologie

Le genre *Delouardus* présente une répartition englobant la Côte est, les Hauts-Plateaux et le Domaine du Nord. *Delouardus* colonise les parties les plus lenticules des rivières. Or ces milieux ayant été largement sous-échantillonnés, il est probable que la répartition est sous-estimée.

Le genre *Delouardus* présente la même écologie que *Cheleocloeon*. Ces deux genres n'ont jamais été capturés dans la même station. Malgré de nombreux pièges lumineux, notamment dans les stations typiques, aucun adulte n'a été capturé. Nous n'avons aucune information quant à leur biologie.

Problèmes

Dans la description originale du genre *Delouardus*, la forme du deuxième et troisième segments du palpe labial ainsi que la longueur des griffes tarsales sont utilisées pour différencier les genres *Cheleocloeon* et *Delouardus*. Ces différences peuvent paraître bien tenues et difficiles à cerner, et ceci d'autant plus que des cas intermédiaires sont présents aussi bien pour la forme du palpe labial que pour le degré de développement des griffes. De plus, les deux espèces de *Delouardus* présentent d'importantes différences notamment dans la forme générale des pattes et du labium. Selon Lugo-Ortiz et McCafferty, *Delouardus* serait le groupe frère de *Cheleocloeon* et occuperait une position plus plésiomorphe au sein de cette lignée. En poussant le raisonnement plus en avant, il apparaît que *Delouardus* regroupe toutes les espèces primitives de la lignée *Cheleocloeon*. Le seul caractère qui pourrait constituer une autapomorphie propre à *Delouardus* serait la forme du troisième segment du palpe labial. Dans l'état actuel de nos connaissances, il n'est pas possible d'établir la polarité de ce caractère. Une analyse cladistique menée sur les espèces des genres *Cheleocloeon*, *Delouardus*, *Cloeon* et *Demoulinia* n'a pas permis de démontrer que *Delouardus* est bien un synonyme de *Cheleocloeon*, ni d'amener des arguments déterminants pour valider le genre.

Principales références

Gattolliat, J.-L. submitted. The genera *Cheleocloeon* Wuillot & Gillies, *Delouardus* Lugo-Ortiz & McCafferty and *Demoulinia* Gillies (Baetidae: Ephemeroptera) in Madagascar. Zootaxa.
Lugo-Ortiz, C. R., and W. P. McCafferty. 1999. *Delouardus*, a new *Centroptiloides* complex genus from Madagascar and its relationship with *Cheleocloeon* Wuillot & Gillies (Ephemeroptera: Baetidae). Afr. Entomol. 7:63-66.

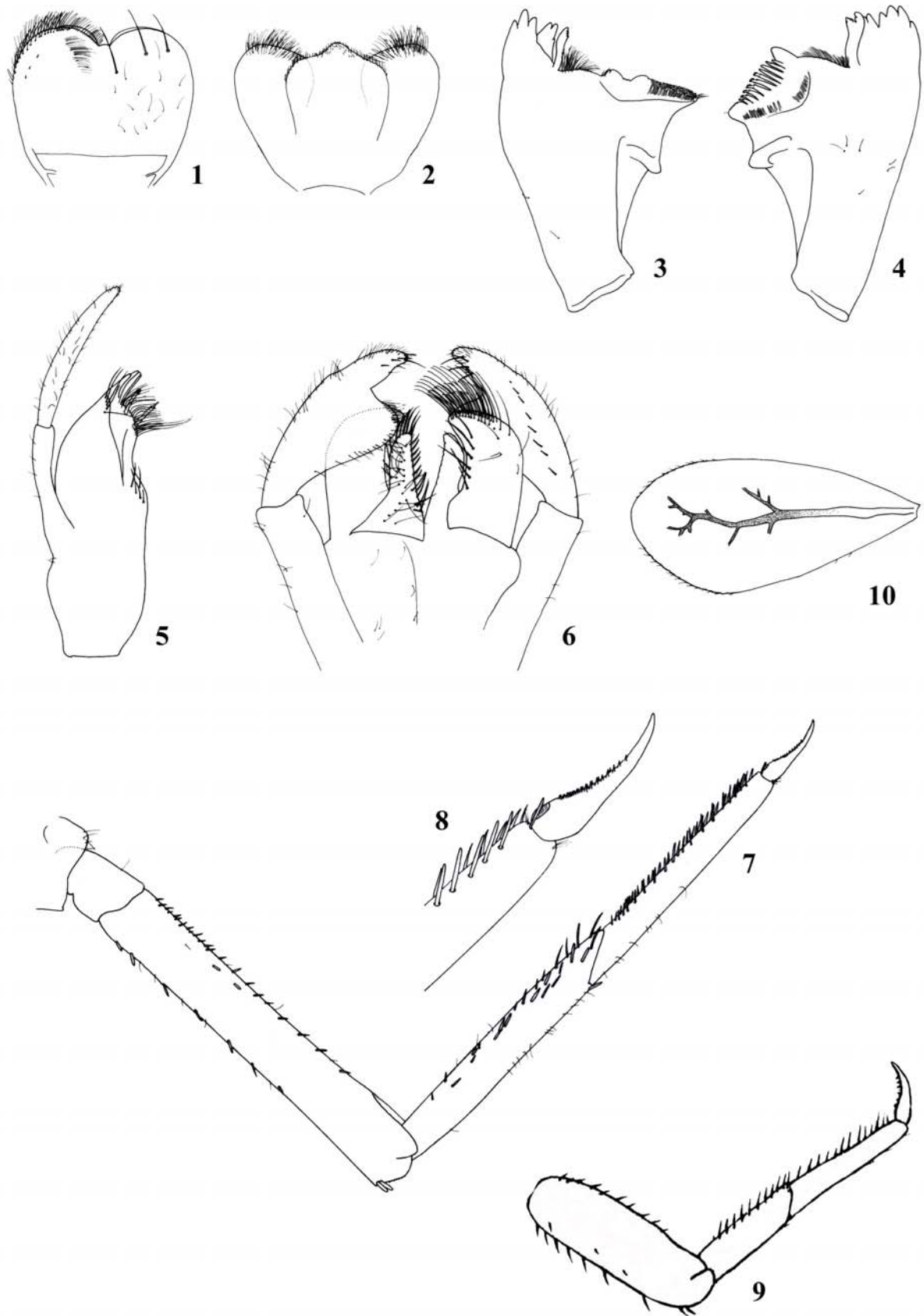


Planche I *Delouardus* spp: Structures larvaires: *D. vetustus* Figs 1 à 8, 10; *D. djabala* Fig. 9. 1 labre, 2 hypopharynx, 3 mandibule droite, 4 mandibule gauche, 5 maxille droite, 6 labium, 7 patte antérieure, 8 griffe tarsale, 9 patte antérieure, 10 4^{ème} branchie. (Fig. 9 in Lugo-Ortiz & McCafferty, 1999).

***Demoulinia* Gillies, 1990**

Espèce type

Demoulinia crassi (Demoulin, 1970) (Afrique du Sud)

Espèces incluses

Demoulinia crassi (Demoulin, 1970) (Afrique du Sud)

Demoulinia insularis Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998 (Madagascar)

Demoulinia assimilis Gattolliat, soumis (Madagascar)

Identification rapide

Larve:

Pattes (Pl. J, Fig. 7) longues et très fines, griffes (Pl. J, Fig. 8) très allongées sans dents; pièces buccales hypognathes; deuxième segment du palpe labial avec une projection quadrangulaire fortement développée (Pl. J, Fig. 6a); cerques courts, paracerque subégal aux cerques.

Adulte:

Aile antérieure avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales; aile postérieure absente; gonopodes formés de 3 segments, le troisième segment en forme de crochet.

Caractères génériques

Larve:

Tête: labre (Pl. J, Fig. 1) avec les marges latérales rectilignes, émargination medio-apicale bien marquée, face dorsale avec une paire de soies submédianes et une rangée de soies, subparallèle à la marge distale; mandibule droite (Pl. J, Fig. 3) avec deux jeux d'incisives complètement séparés, prosthéca droite fine et courte, soies entre la prosthéca et la mola présentes; mandibule gauche (Pl. J, Fig. 4) avec deux jeux d'incisives, prosthéca relativement étroite venant s'insérer sous le jeu interne d'incisives, soies entre la prosthéca et la mola présentes; maxilles (Pl. J, Fig. 5) avec palpe de deux ou trois segments, nettement plus long que la galéa-lacinia, dents apicales longues et fines, longue rangée de soies partant latéralement depuis le sommet de la couronne; labium (Pl. J, Figs 6 a et b) avec les glosses légèrement plus courtes que les paraglosses, glosses trapues en forme de demi-lune, paraglosses en forme de faucille, glosses et paraglosses couvertes de soies sur les deux faces, palpe labial formé de trois segments, deuxième segment avec une forte projection disto-latérale de forme quadrangulaire et se terminant par une petite pointe recourbée, troisième segment fin et très allongé, se terminant par une touffe de fortes soies.

Thorax: pattes (Pl. J, Fig. 7) longues et fines; petit arc de soies dans la partie proximale des tibias présent, marge dorsale des fémurs avec des minuscules soies; marge dorsale des tibias et tarses sans rangée de soies; griffes tarsales (Pl. J, Fig. 8) longues et fines, avec des dents fortement régressées ou absentes, deux soies subapicales absentes.

Abdomen: branchies (Pl. J, Fig. 10) présentes sur les segments 1 à 7 en position latérale, en forme de palette avec une trachéation peu développée, marge lisse; marge postérieure des tergites et sternites avec des épines bien développées (Pl. J, Fig. 9); cerques courts et paracerque subégal aux cerques.

Adulte:

Aile antérieure avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales; aile postérieure absente; gonopodes formés de 3 segments, le deuxième segment sans protubérance, troisième segment de dimension réduite en forme de crochet.

Variations spécifiques

Larve:

Les larves des différentes espèces de *Demoulinia* sont très semblables. Elles se différencient néanmoins par la présence ou l'absence de denticulation sur les griffes tarsales, la sétation du labre, la marge distale de la superlingua droite ou trilobée et le nombre de segments du palpe labial.

Adulte:

Seul l'adulte de l'espèce type est connue. Il est probable que la forme particulière du troisième segment des gonopodes soit un caractère générique.

Distribution et écologie

Le genre *Demoulinia* n'a été trouvé que dans un nombre restreint de stations de la Côte est et des Hauts-Plateaux. Comme pour d'autres genres inféodés aux parties les plus lenticules des rivières, la répartition de *Demoulinia* est sans doute fortement sous-estimée.

L'écologie des larves de *Demoulinia* est encore mal connue. Elles ont été capturées dans des rivières de taille moyenne, de profondeur moyenne à faible. Les larves présentent toutes les caractéristiques des espèces vivant dans des eaux à courant faible. Les stations où *Demoulinia* a été capturé ne semblent pourtant pas présenter particulièrement ce type de milieu. Crass (1947) indique que les larves de *Demoulinia crassi* ont été trouvées dans les vasques les plus profondes de la rivière Little Moi (Afrique du Sud). Crass ne donne par contre aucune indication sur l'écologie des adultes, ni sur la manière dont ils ont été capturés.

Problèmes

Malgré le grand nombre de prélèvements qui ont été effectués, *Demoulinia insularis* n'a jamais été capturé. Ceci peut s'expliquer de plusieurs manières. D'une part, le genre *Demoulinia* n'a été trouvé que dans un nombre réduit de stations, soit parce qu'il s'agit d'un genre rare, soit parce qu'il échappait à nos méthodes de prospections. D'autre part, la description de *Demoulinia insularis* est basée sur un seul individu, ce qui exclut la possibilité de connaître la variabilité intraspecificque et la mise à l'écart de caractères aberrants.

Principales références

- Crass, R. S. 1947. The may-flies (Ephemeroptera) of Natal and Eastern Cape. Ann. Natal Museum Annals of the Natal Museum 9:37-110.
- Gattolliat, J.-L. submitted. The genera *Cheleocloeon* Wuillot & Gillies, *Delouardus* Lugo-Ortiz & McCafferty and *Demoulinia* Gillies (Baetidae: Ephemeroptera) in Madagascar. Zootaxa.
- Lugo-Ortiz, C. R., and W. P. McCafferty. 1998. New species of *Cloeon* and *Demoulinia* (Ephemeroptera: Baetidae) from Madagascar. Entomological News 109:357-362.

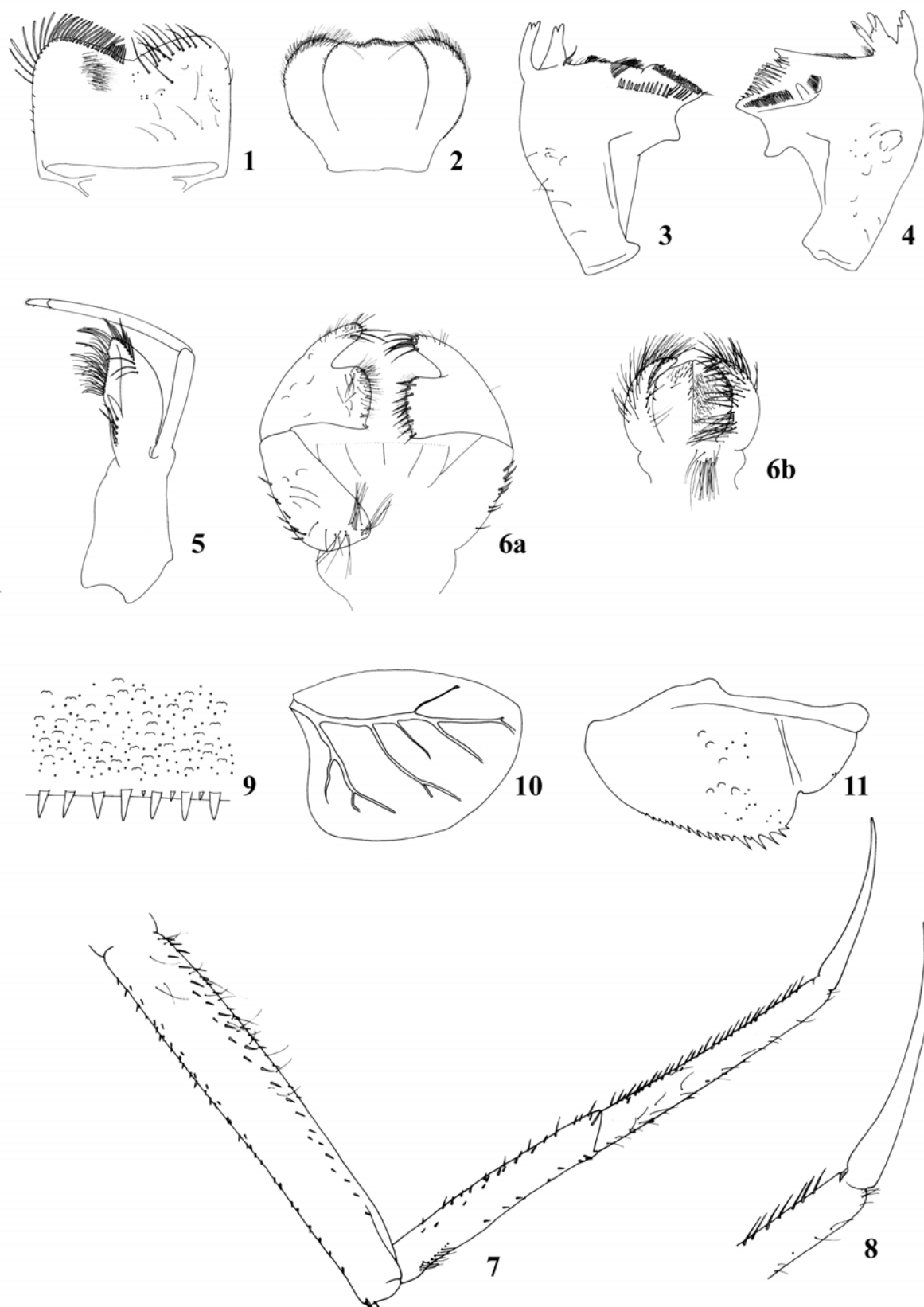


Planche J *Demoulinia assimilis*: Structures larvaires: 1 labre, 2 hypopharynx, 3 mandibule droite, 4 mandibule gauche, 5 maxille gauche, 6a labium, 6b glosses et paraglosses, 7 patte antérieure, 8 griffe tarsale, 9 marge postérieure du 4^{ème} tergite, 10 4^{ème} branchie, 11 paraprocte.

Dicentrophtilum* Wuillot & Gillies, 1994*Espèce type***Dicentrophtilum decipiens* (Gillies, 1990) (Tanzanie)**Espèces incluses***Dicentrophtilum merina* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998 (Madagascar)*Dicentrophtilum papillosum* Wuillot & Gillies, 1994 (Guinée, Liberia, Mozambique, Afrique du Sud, Zaïre)*Dicentrophtilum spinulosum* (Demoulin, 1970) (Afrique du Sud)**Identification rapide⁷***Larve:*

Larve de taille moyenne; labre (Pl. K, Fig. 1) arrondi large; branchies annexes à la base de la première paire de pattes (Pl. K, Fig. 6); griffe tarsale (Pl. K, Fig. 7) avec deux rangées de dents; cerques moyennement longs, paracerque nettement plus court que les cerques.

Adulte:

Aile antérieure (Pl. K, Fig. 10) avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales; aile postérieure (Pl. K, Figs 11 a et b) avec deux petits éperons largement séparés sur la marge costale et trois veines longitudinales et plusieurs veinules longitudinales; gonopodes (Pl. K, Fig. 12) formés de 3 segments.

Caractères génériques*Larve:*

Tête: labre (Pl. K, Fig. 1) plus large que long avec une émargination medio-apicale peu marquée, face dorsale avec une paire de soies submédianes et une rangée de soies subparallèle à la marge distale; mandibule droite (Pl. K, Fig. 2) avec deux jeux d'incisives, prosthéca mince, bifide, soies entre la prosthéca et la mola présentes; mandibule gauche (Pl. K, Fig. 3) avec un seul jeu d'incisives, prosthéca solide avec 4 denticules et une structure en forme de peigne, soies entre la prosthéca et la mola réduites mais présentes; maxilles (Pl. K, Fig. 4) relativement trapues, palpe de deux segments, plus courts que la galéa-lacinia; labium (Pl. K, Fig. 5) avec des glosses légèrement plus courtes que les paraglosses, paraglosses arrondies apicalement avec plusieurs rangées de soies, deuxième segment nettement élargi disto-latéralement, troisième segment en forme de capet, nettement plus large que long.

Thorax: branchies annexes à la base de la première paire de pattes (Pl. K, Fig. 6); marge dorsale des fémurs avec des nombreuses soies assez fines, marges dorsales des tibias et tarses avec ou sans soies, marge ventrale des fémurs et tibias avec quelques petites soies; griffes tarsales (Pl. K, Fig. 7) avec deux rangées de dents, deux soies subapicales présentes.

Abdomen: branchies (Pl. K, Fig. 8) présentes sur les segments 1 à 7 en position latérale, asymétriques, avec une trachéation assez développée, marge crénelée; cerques moyennement longs, segments des cerques avec une marge postérieure sinueuse dans la partie interne (Pl. K, Fig. 9), paracerque nettement plus court que les cerques.

Adulte:

Aile antérieure (Pl. K, Fig. 10) avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales; aile postérieure (Pl. K, Figs 11 a et b) avec deux éperons largement séparés sur la marge costale et trois veines longitudinales et plusieurs veinules longitudinales; gonopodes (Pl. K, Fig. 12) formés de 3 segments sans protubérance particulière, deuxième segment étroit, troisième segment allongé.

⁷ Les caractères donnés pour l'identification des larves et adultes de *Dicentrophtilum* sont basés sur la description originale de Wuillot & Gillies (1994) et ne tiennent pas compte des interprétations ultérieures faites par Lugo-Ortiz & McCafferty (1998).

Variations spécifiques

Larve:

Les espèces africaines peuvent être séparées selon la forme du labre, la sétation des pattes en particulier de la marge dorsale et le degré de développement des branchies annexes. Le cas de *Dicentropilum merina* est discuté au chapitre problèmes.

Adulte:

La coloration de l'abdomen et surtout des nervures transverses des ailes antérieures permettent de distinguer les différentes espèces africaines de *Dicentropilum*. Le nombre et la disposition des nervures longitudinales de l'aile postérieure varient également d'une espèce à l'autre.

Distribution et écologie

Dicentropilum merina et les espèces proches ont une répartition extrêmement large. Ils ont été capturés en très grand nombre dans presque toutes les stations prospectées.

Comme les larves d'*Afroptilum*, les larves de *Dicentropilum* ont une écologie très large. Elles ont été capturées dans presque tous les types de rivières. Elles présentent par rapport à *Afroptilum* une préférence pour les courants plus rapides: elles sont absentes des rivières trop lentiques. Certaines espèces présentent même une adaptation très marquée pour les courants rapides: le paracerque est fortement réduit, les tibias et tarses ont de longues rangées de très fines soies sur la marge dorsale.

Problèmes

Dicentropilum merina est la seule espèce de *Dicentropilum* décrite de Madagascar. Or, il existe au moins cinq espèces proches de *Dicentropilum merina* à Madagascar. Ces dernières diffèrent notamment par le degré de fusion des incisives, la taille relative du paracerque, la taille du corps, la coloration de l'abdomen et la forme du labre. Pour pouvoir inclure *D. merina* dans *Dicentropilum*, Lugo-Ortiz & McCafferty redéfinissent le genre en incluant de nouveaux caractères et en excluant tous ceux qui ne correspondent pas à cette espèce. Ainsi, la rangée de fines soies natatoires sur la marge dorsale des tibias et tarses devient une autopomorphie du genre alors que cette rangée est absente ou peu développée chez les espèces africaines. Les incisives sont presque entièrement fusionnées chez *Dicentropilum merina* alors qu'elles sont de type normal chez les espèces africaines. Les apomorphies importantes mises en avant par Wuillot et Gillies dans la description originale sont ignorées ou mises de côté. Il n'est plus fait mention des branchies annexes, la marge sinueuse des cerques est considérée comme un caractère propre aux espèces africaines. Des élevages de plusieurs espèces malgaches montrent de manière claire que les adultes possèdent des caractères qui ne correspondent pas à la définition de *Dicentropilum*. L'aile postérieure est similaire à celle d'*Afroptilum*; si elle possède bien deux éperons sur la marge costale, ceux-ci ne sont pas fortement séparés comme c'est le cas chez *Dicentropilum* et *Centropiloides*. D'autre part, l'aile postérieure ne possède pas de nervures longitudinales autres que les deux grandes nervures, les génitalias sont semblables à ceux d'*Afroptilum*.

Dicentropilum merina, ainsi que les autres espèces malgaches proches, ne présentent donc pas les apomorphies tant larvaires qu'imaginaires propres au genre *Dicentropilum*. Ces espèces doivent donc être exclues de *Dicentropilum*. Dans l'état de nos connaissances, il n'est pas possible de savoir à quel genre ces espèces doivent être rattachées. Elles partagent plusieurs apomorphies avec d'autres genres afro-malgaches comme *Afroptilum* et *Xyrodromeus*. Il serait tout à fait imaginable qu'il s'agisse d'un nouveau genre endémique à Madagascar.

Principales références

Gillies, M. T. 1990. A revision of the African species of *Centropilum* Eaton (Baetidae, Ephemeroptera). Aquatic Insects 12:97-128.

Lugo-Ortiz, C. R., and W. P. McCafferty. 1998. The *Centroptiloides* Complex of Afrotropical small minnow mayflies (Ephemeroptera: Baetidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 91:1-26.

Wuillot, J., and M. T. Gillies. 1994. *Dicentropitulum*, a new genus of mayflies (Baetidae, Ephemeroptera) from Africa. Aquatic Insects 16:133-140.

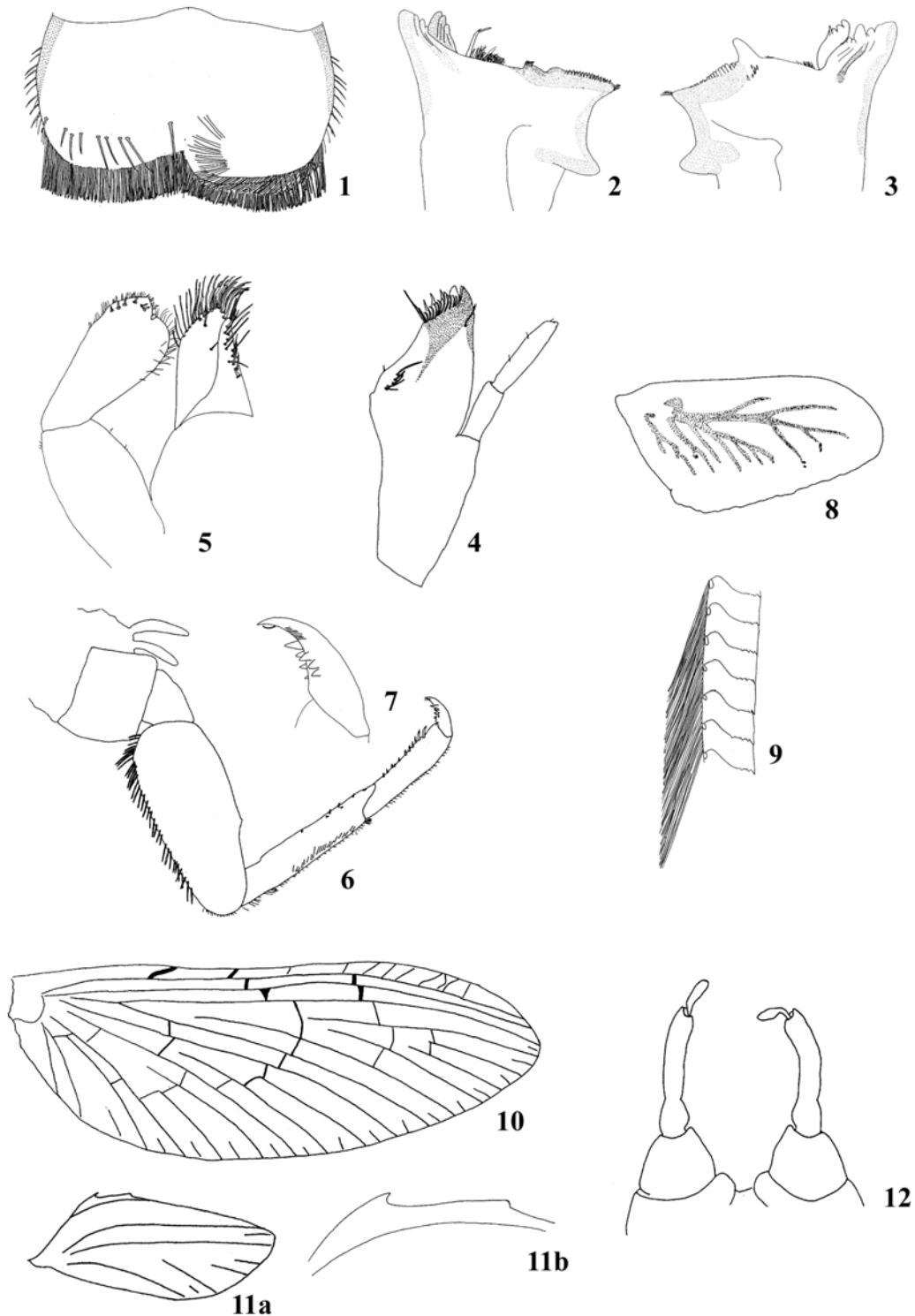


Planche K *Dicentropitulum papillosum*: Structures larvaires et adultes. 1 labre, 2 mandibule droite, 3 mandibule gauche, 4 maxille gauche, 5 labium, 6 patte antérieure, 7 griffe tarsale, 8 4^{ème} branchie, 9 cerque (détail), 10 aile antérieure, 11a aile postérieure, 11b marge costale de l'aile postérieure, 12 génitalia mâle. (Figs 1 à 12 in Wuillot & Gillies, 1994).

***Echinopus* Gattolliat, sous presse**

Espèce type

Echinopus giboni Gattolliat, sous presse (Madagascar)

Espèces incluses

Echinopus giboni Gattolliat, sous presse (Madagascar)

Echinopus minutus Gattolliat, sous presse (Madagascar)

Identification rapide

Larve:

Larve de très petite taille, pattes (Pl. L, Fig. 7) courtes et trapues avec une rangée transversale de soies de grande dimension dans la partie apicale des fémurs, marge dorsale des fémurs avec une rangée de soies en forme d'épine; cerques courts, paracerque subégal aux cerques.

Adulte:

Inconnu.

Caractères génériques

Larve:

Tête: labre (Pl. L, Fig. 1) arrondi et étroit avec une émargination medio-apicale peu marquée, face dorsale avec une paire de soies submédianes et une rangée réduite de soies; subparallèle à la marge distale; mandibule droite (Pl. L, Fig. 3a) avec deux jeux d'incisives, prosthéca (Pl. L, Fig. 3b) mince et bifide, soies entre la prosthéca et la mola présentes; mandibule gauche (Pl. L, Fig. 4) avec un seul jeu d'incisives, prosthéca solide avec 4 denticules et une structure en forme de peigne, palpe de deux segments, légèrement plus long que la galéa-lacinia; labium (Pl. L, Fig. 6) avec glosses légèrement plus courtes que les paraglosses, glosses élancées, paraglosses allongées, arrondies apicalement avec plusieurs rangées de soies, palpe labial formé de trois segments, deuxième segment sans projection disto-latérale, l'apex pouvant être un peu élargi, troisième segment en forme d'obus, plus long que large.

Thorax: pattes (Pl. L, Fig. 7) trapues avec une rangée transversale de fortes soies dans la partie apicale des fémurs, marge dorsale des fémurs avec une rangée de soies en forme d'épine, marge ventrale des fémurs avec quelques soies pointues; tibia avec une rangée de très courtes soies sur la marge dorsale; griffes tarsales (Pl. L, Fig. 8) avec deux rangées de dents subégales en longueur, une des deux rangées réduite à deux ou trois dents, deux soies subapicales présentes.

Abdomen: branchies (Pl. L, Fig. 9) présentes sur les segments 1 à 7 en position latérale, asymétriques, avec trachéation réduite, marge crénelée; marge postérieure des tergites avec des épines légèrement émoussées; sternites lisses; cerques courts, paracerque subégal aux cerques.

Adulte:

Inconnu.

Variations spécifiques

Larve:

Les différentes espèces d'*Echinopus* se différencient aisément par l'apparence générale des pièces buccales (fines et élancées chez *E. giboni*, nettement plus trapues chez *E. minutus*), la longueur et le nombre des soies de la marge dorsale des fémurs.

Adulte:

Inconnu

Distribution et écologie

Les deux espèces d'*Echinopus* présentent une répartition très semblable. Elles ont été capturées essentiellement dans les bassins du Rianila et du Mangoro. De plus, deux larves d'*E. giboni* ont été trouvées dans le bassin de la Namorona. Du fait de leur très petite taille, il est fort probable qu'elles soient présentes dans d'autres stations prospectées sans que nous ne les ayons capturées. La répartition des deux espèces est donc probablement sous-estimée.

La petite taille des larves d'*Echinopus* les fait passer totalement inaperçues sur le terrain. Il n'est donc pas possible de savoir exactement dans quel type de milieu elles se trouvent. Elles ont été capturées dans des rivières de taille moyenne à petite, avec un courant assez rapide et un lit formé essentiellement de cailloux et de graviers.

Problèmes

Le genre *Echinopus* ne pose pas de problème particulier. La détermination tant générique que spécifique s'appuie sur des caractères solides et facilement visibles.

Principales références

Gattolliat, J.-L. in press. Two new genera of Baetidae (Ephemeroptera) from Madagascar. Aquatic Insects.

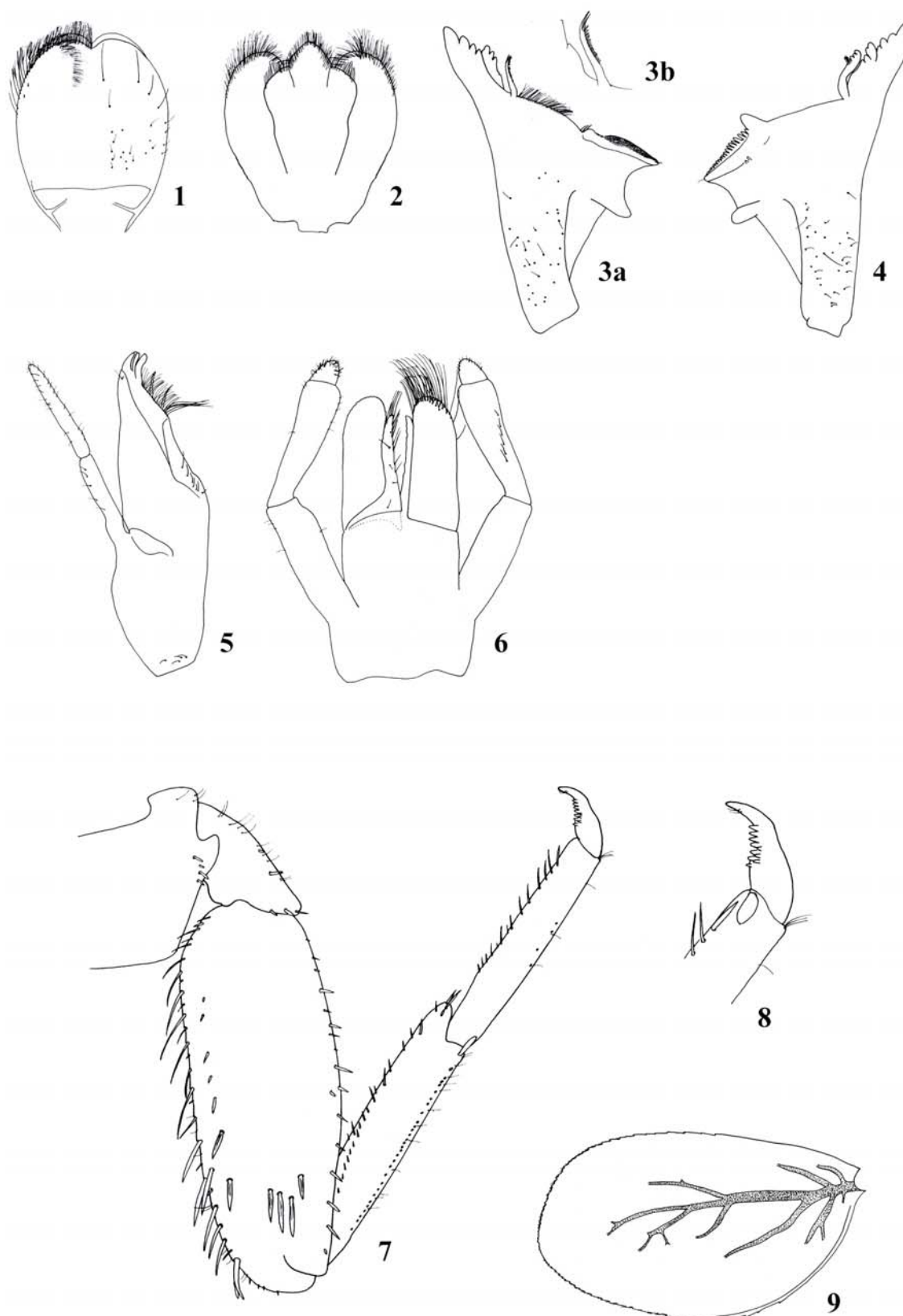


Planche L *Echinopus giboni*: Structures larvaires. 1 labre, 2 hypopharynx, 3a mandibule droite, 3b prosthéca droite, 4 mandibule gauche, 5 maxille droite, 6 labium, 7 patte antérieure, 8 griffe tarsale, 9 4ième branchie.

***Edmulmeatus* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997**

Espèce type

Edmulmeatus grandis Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997 (Madagascar)

Espèces incluses

Edmulmeatus grandis Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997 (Madagascar)

Identification rapide

Larve:

Larve de grande taille, vert vif (couleur de la chlorophylle) avant d'être mise en alcool; capsule céphalique (Pl. M, Figs 1 et 2) large et massive avec très forte mandibule (tête de "criquet"); cerques assez courts, paracerque subégal aux cerques.

Adulte:

Unique genre de Madagascar de grande taille avec les ailes antérieures avec une seule intercalaire et dépourvu d'aile postérieure.

Caractères génériques

Larve:

Tête: labre (Pl. M, Fig. 3) arrondi avec une émargination medio-apicale bien marquée, face dorsale avec une paire de soies submédianes et une rangée réduite de soies subparallèle à la marge distale; mandibules (Pl. M, Figs 5 et 6) massives avec un seul jeu d'incisives extrêmement robustes, soies entre la prosthéca et la mola absentes, molas transformées avec quelques solides dents; maxilles (Pl. M, Fig. 7a) robustes avec un palpe de deux segments plus long que la galéa-lacinia, deuxième segment nettement plus court que le premier; labium (Pl. M, Fig. 8) avec les glosses plus courtes que les paraglosses, paraglosses arrondies apicalement, palpe labial formé de trois segments, deuxième segment avec une forte projection disto-latérale en forme de pouce, troisième segment en forme d'obus, plus long que large.

Thorax: pattes (Pl. M, Fig. 9) robustes, marge dorsale des fémurs avec seulement quelques courtes soies, marge dorsale des tibias et tarses avec quelques courtes soies trapues, marge ventrale des tarses avec deux rangées de soies; griffes tarsales (Pl. M, Fig. 10) avec deux longues rangées de dents subégales en longueur, soies subapicales absentes.

Abdomen: branchies (Pl. M, Fig. 12) présentes sur les segments 2 à 7, asymétriques, avec une trachéation bien développée, marge crénelée; marge postérieure des tergites dentée (Pl. M, Fig. 11).

Adulte:

Seul le mâle subimago est connu. Yeux brun miel; aile antérieure avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales; aile postérieure absente; gonopodes formés de 3 segments.

Variations spécifiques

Larve:

Vu les caractères inhabituels développés par le genre *Edmulmeatus*, il est difficile d'envisager quelles pourraient être les variations spécifiques (s'il existe plusieurs espèces d'*Edmulmeatus*!). Il est néanmoins probable que la forme de la projection disto-latérale du deuxième segment du palpe labial puisse présenter des variations.

Adulte:

Comme le mâle d'*Edmulmeatus* ne présente aucun caractère particulier, on peut envisager qu'il soit impossible de différencier les adultes des différentes espèces.

Distribution et écologie

Le genre *Edmulmeatus* est présent dans un nombre réduit de stations de la Côte est, et des Hauts-Plateaux. Il est extrêmement abondant dans la localité type du pont du Mangoro, mais semble nettement moins abondant dans les autres stations.

Edmulmeatus grandis a été principalement capturé dans des rivières de taille moyenne à grande, avec un courant fort, dans les parties peu profondes de ces rivières. Les stations d'*Edmulmeatus* sont situées entre 700 m et 1500 m d'altitude, dans un environnement formé de forêts dégradées ou de savane. Les larves ont été récoltées dans les herbiers de plantes vasculaires (*Hydrostachys*), dans des zones où le courant est très rapide. Elles semblent se nourrir exclusivement de macrophytes. La chlorophylle donne aux larves une coloration vert vif, les téguments sont transparents et n'ont pas de taches de couleur. Les pièces buccales présentent d'importantes modifications pour ce régime très particulier; les mandibules sont très puissantes avec des incisives très robustes. Les molas sont également complètement transformées, elles ne servent plus à serrer et compacter la nourriture, mais aident les incisives à couper et écraser les macrophytes. Il s'agit de la seule espèce de Baetidae qui présente un tel régime alimentaire.

Bien que le pont du Mangoro fasse partie des stations les mieux prospectées, aucun adulte n'a été capturé au piège lumineux que ce soit le matin ou le soir. Le seul mâle connu est issu d'élevage. Il est donc très probable que les adultes d'*Edmulmeatus* volent de jour. Une mission a été mise sur pied pour faire des élevages des larves d'*Edmulmeatus*. Malgré la centaine de larves récoltées aucune n'a survécu à l'élevage. Elles semblent donc très sensibles aux conditions environnementales. Des prospections faites trois semaines plus tard ont révélé que toutes les larves de grande taille avaient émergé. Il s'agirait donc d'un cas d'émergence massive et ponctuelle.

Problèmes

Edmulmeatus grandis est extrêmement caractéristique et homogène, il ne pose donc aucun problème d'identification. Au vu de sa taille et de son abondance, il semble peu probable qu'une seconde espèce soit présente à Madagascar, tout du moins dans les régions prospectées.

Principales références

Lugo-Ortiz, C. R., and W. P. McCafferty. 1997. *Edmulmeatus grandis*: an extraordinary new genus and species of Baetidae (Ephemeroptera). *Annls Limnol.*, Toulouse 33:191-195.

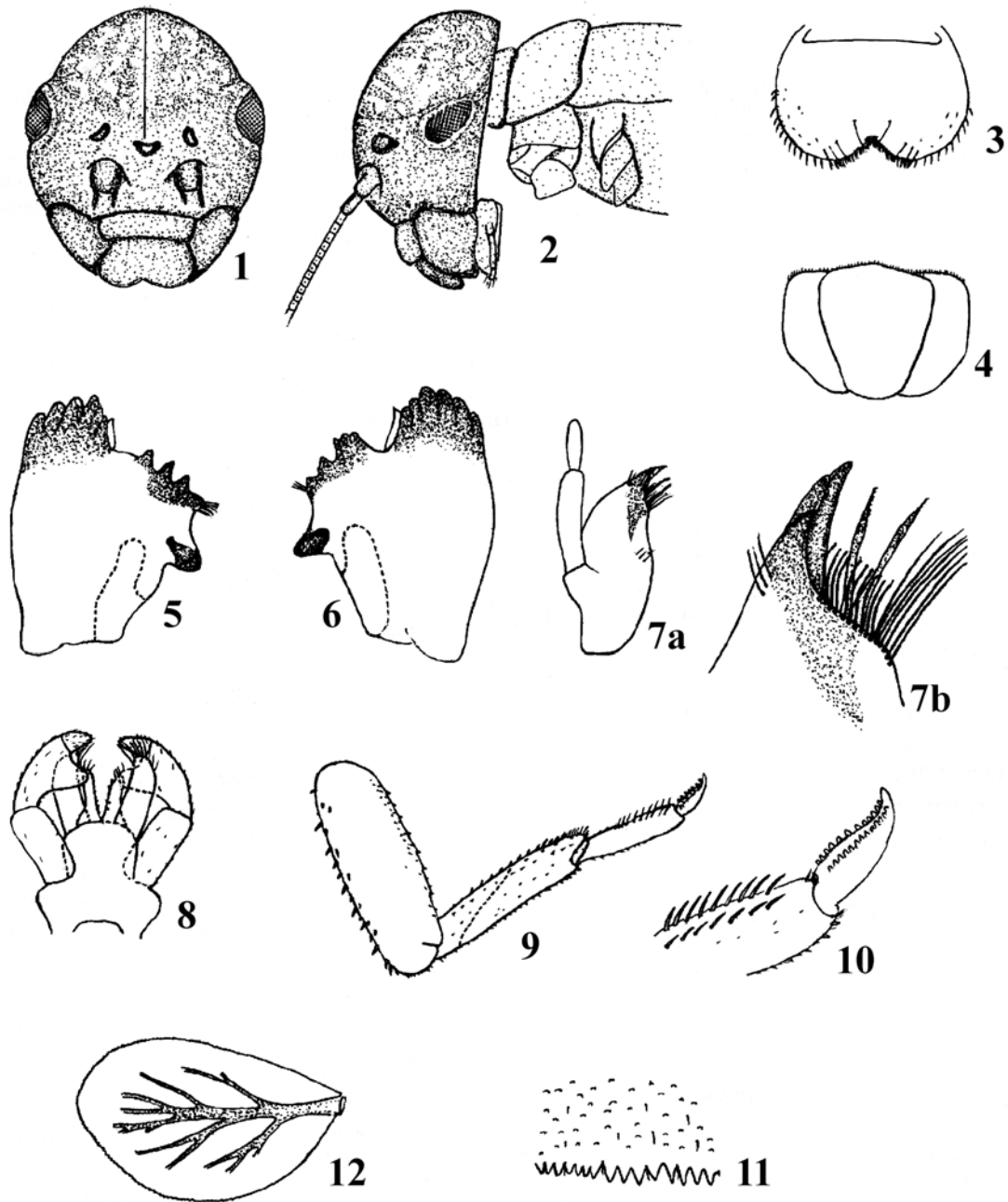


Planche M *Edmulmeatus grandis*: Structures larvaires: 1 tête (vue frontale), 2 tête (vue latérale), 3 labre, 4 hypopharynx, 5 mandibule droite, 6 mandibule gauche, 7a maxille droite, 7b couronne de la maxille, 8 labium, 11 marge postérieure du 4^{ième} tergite, 12 4^{ième} branchie. (Figs 1 à 12 in Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997).

***Guloptiloides* Gattolliat & Sartori, 2000**

Espèce type

Guloptiloides gargantua Gattolliat & Sartori, 2000 (Madagascar)

Espèces incluses

Guloptiloides gargantua Gattolliat & Sartori, 2000 (Madagascar)

Guloptiloides spA Gattolliat & Sartori, 2000 (Madagascar)

Identification rapide

Larve:

Larve de grande taille, à la coloration extrêmement contrastée (Pl. N, Fig. 8), d'apparence robuste, labre trilobé (Pl. N, Fig. 1), mandibules (Pl. N, Figs 2 et 3) complètement transformées pour empaler les proies; pattes (Pl. N, Fig. 6) solides avec peu de soies, griffes tarsales (Pl. N, Fig. 7) avec deux rangées de dents; cerques courts, paracerque subégal aux cerques.

Adulte:

Aile antérieure (Pl. O, Fig. 6) avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales, nervures Sc et R2 avec une tache noire à mi-longueur; aile postérieure (Pl. O, Fig. 7) avec trois nervures longitudinales et avec long éperon en forme de crochet sur la marge costale.

Caractères génériques

Larve:

Tête: labre (Pl. N, Fig. 1) large, trilobé, couvert dorsalement uniquement de très nombreuses courtes soies; mandibules (Pl. N, Figs 2a et 3a) étroites avec la marge externe fortement incurvée, un seul jeu d'incisives acérées, soies entre la prosthéca et la mola absentes, prosthécas réduites; molas (Pl. N, Figs 2b et 3b) complètement transformées en un double harpon; maxilles (Pl. N, Fig. 4) robustes, couronnes avec quatre dents longues, fines et pointues, palpe labial fin, de deux segments, plus long que la galéa-lacinia; labium (Pl. N, Fig. 5) avec les glosses légèrement plus courtes que les paraglosses, glosses et paraglosses couvertes de courtes soies; glosses robustes de forme quadrangulaire, paraglosses en forme de croissants, palpe labial élané, deuxième segment sans épanchement latéral, troisième segment large mais très court. Antennes (Pl. O, Fig. 1) très courtes, s'enroulant sur elles-mêmes

Thorax: fémur (Pl. N, Fig. 6) avec de rares soies sur la face ventrale, une rangée de soies de taille moyenne sur la face dorsale; tibias et tarses sans soies sur la marge dorsale, rares sur la marge ventrale; griffes tarsales (Pl. N, Fig. 7) avec deux rangées de dents subégales en longueur, deux soies subapicales absentes.

Abdomen: branchies (Pl. O, Figs 3 et 4) présentes sur les segments 1 à 7, nettement asymétriques, avec une trachéation bien développée; marge postérieure des tergites fortement dentée (Pl. O, Fig. 2).

Adulte:

Seule la femelle est connue. Aile antérieure (Pl. O, Fig. 6) avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales, nervures Sc et R2 avec une tache noire à mi-longueur; aile postérieure (Pl. O, Fig. 7) avec un long éperon en forme de crochet sur la marge costale, trois nervures longitudinales; abdomen sans coloration particulière. Œuf de forme allongée non recouvert d'une gangue avec de profonds sillons (Pl. O, Fig. 8).

Variations spécifiques

Larve:

Vu les caractères inhabituels développés par le genre *Guloptiloides*, il est difficile d'envisager quelles pourraient être les variations spécifiques. La coloration très contrastée et les motifs très particuliers pourraient présenter des variations.

Adulte:

Seule la femelle est connue. *Guloptiloides* est le seul genre malgache de Baetidae qui possède des œufs avec des motifs particuliers, non recouverts d'une gangue de mucus (Pl. O, Fig. 8). Nous n'avons pas observé de différence entre les œufs des différents individus. Cela signifie soit que toutes les femelles capturées appartiennent à la même espèce ou que les œufs ne présentent pas de différences spécifiques.

Distribution et écologie

La répartition du genre *Guloptiloides* est relativement étendue mais extrêmement fragmentée. Il a été essentiellement trouvé dans la région de Moramanga, dans les bassins du Mangoro et du Rianila. Les adultes ont été capturés dans la région de Ranomafana dans le bassin de la Namorona. Un unique individu provient de la Montagne d'Ambre; cette découverte élargit de manière inattendue l'aire de distribution du genre. *Guloptiloides* semble relativement rare dans toutes les stations, exception faite des onze larves trouvées lors d'un seul prélèvement.

Guloptiloides est l'un des trois genres carnivores de Madagascar. Il possède des pièces buccales hautement spécialisées: les mandibules sont de véritables harpons qui servent à empaler les proies, les maxilles ont de robustes dents pointues. Contrairement à ce qui peut être observé chez *Herbrossus* et *Nesoptiloides*, les pattes des larves de *Guloptiloides* ne présentent aucune adaptation particulière pour saisir les proies: la face ventrale des pattes ne possède qu'un nombre très réduit de soies. Le régime alimentaire des larves de *Guloptiloides* est exclusivement carnivore, en tous les cas lors des derniers stades. Elles se nourrissent d'autres larves de Baetidae, principalement du genre *Afroptilum*.

Le genre *Guloptiloides* a été trouvé dans des rivières de taille moyenne (3 à 6 mètres de large) avec un courant relativement rapide et un substrat formé essentiellement de cailloux et de gravier. Nous ne connaissons par contre pas exactement quelle partie de la rivière est colonisée par ses larves.

Jusqu'en 1999, *Guloptiloides gargantua* n'était connu que d'une seule station du Rianila. De nouvelles prospections dans la station type n'ont pas permis de récolter la moindre larve. Une larve a été capturée pour la première fois à la Montagne d'Ambre en 1999. Cette localité, ainsi que d'autres présentant des conditions environnementales très proches, avaient pourtant déjà été prospectées à plusieurs reprises par le passé. Enfin, onze larves ont été trouvées dans une seule station du bassin du Mangoro, ce qui représente une certaine abondance pour une espèce carnivore de cette taille. Ceci nous amène à penser que les larves de *Guloptiloides* vivent dans des milieux que nous avons peu ou mal prospectés. Les antennes et les cerques sont courts et circinés. Ces caractéristiques semblent indiquer que *Guloptiloides* serait hyporhéique, ou du moins les larves seraient fouisseuses et se glisseraient sous les cailloux et dans le gravier. Le type de larves trouvées dans les tubes digestifs ne fournit pas d'indication supplémentaire sur la niche écologique de *Guloptiloides*.

Toutes les larves et tous les adultes de *Guloptiloides* sont des femelles. Au vu de la vingtaine d'individus capturés, il est légitime de se demander si *Guloptiloides* n'est pas parthénogénétique.

Problèmes

Plusieurs femelles imagos appartenant au genre *Guloptiloides* ont été capturées au piège lumineux dans le bassin de la Namorona. Comme aucun élevage n'a été fait et qu'aucune larve n'a été capturée dans ce bassin, il n'est pas possible d'attribuer de manière définitive ces

individus à *Guloptiloides gargantua*; ils sont donc décrits comme *Guloptiloides* spA. Les œufs des larves et des adultes ne présentent aucune différence.

Principales références

Gattolliat, J.-L., and M. Sartori. 2000. *Guloptiloides*: an extraordinary new carnivorous genus of Baetidae (Insecta: Ephemeroptera). *Aquatic Insects*:148-159.

Gattolliat, J.-L., and M. Sartori. 2001. Predaceous Baetidae in Madagascar: an uncommon and unsuspected high diversity. In *Trends in Research* (ed. E. Dominguez). Kluwer Academic/Plenum Publisher. pp. 321-330.

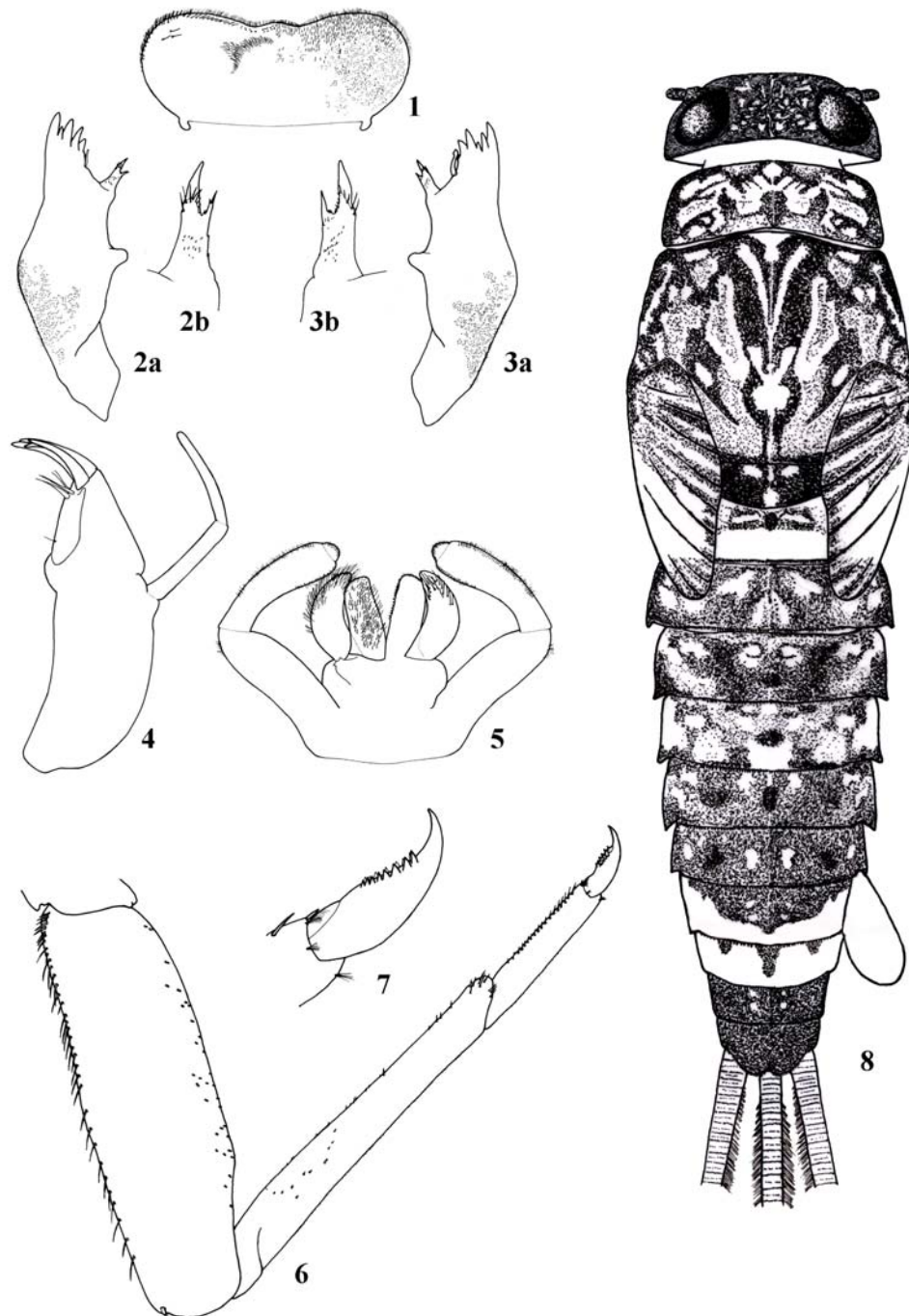


Planche N *Guloptiloides gargantua*: Structures larvaires: 1 labre, 2a mandibule droite, 2b mola droite, 3a mandibule gauche, 3b mola gauche, 4 maxille gauche, 5 labium, 6 patte antérieure, 7 griffe tarsale, 8 in toto (vue dorsale).

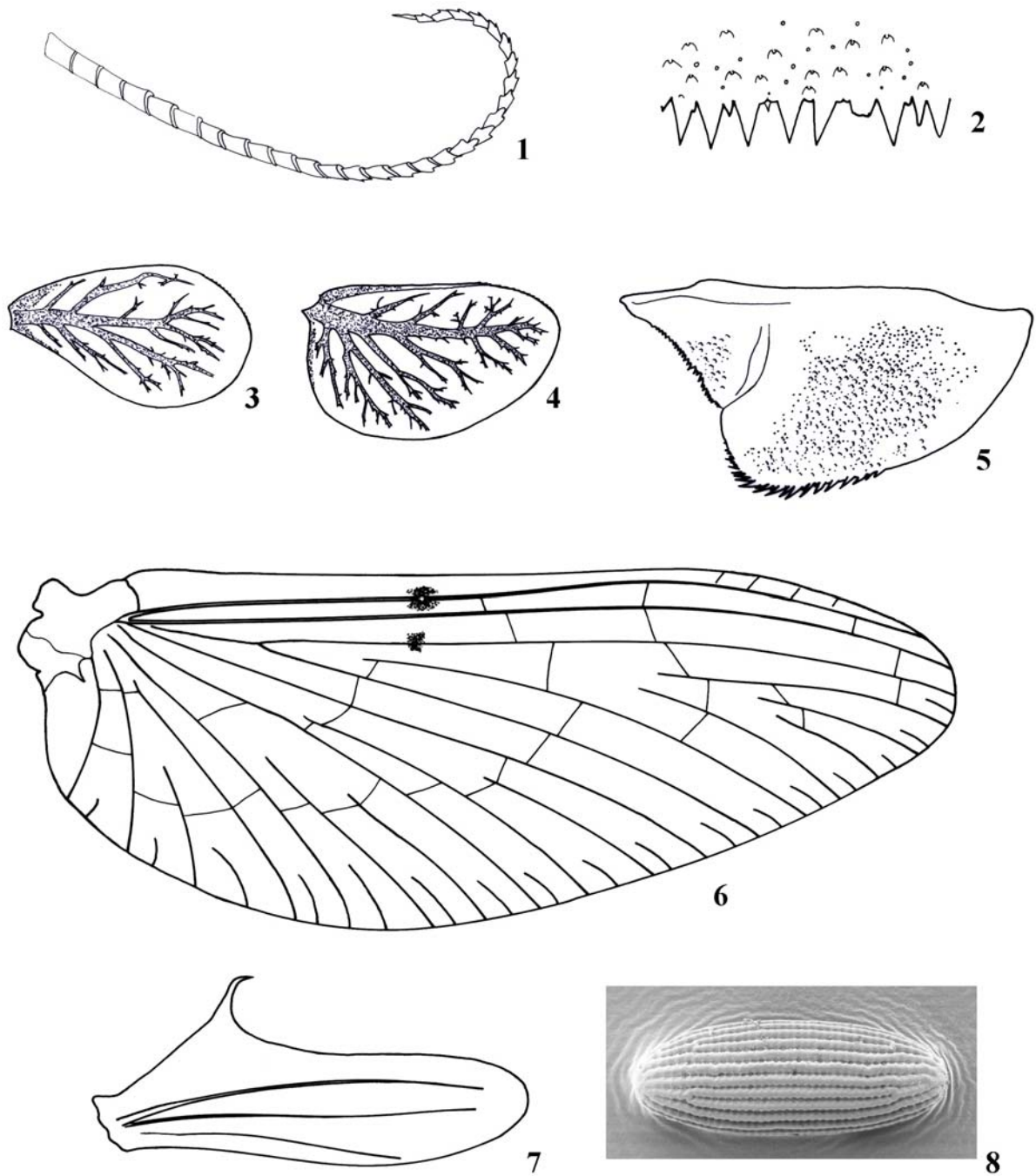


Planche O *Guloptiloides* spp: structures larvaires et adultes: *G. gargantua* Figs 1 à 5; *G. spA* Figs 6 et 7. 1 antenne, 2 marge postérieure du 4^{ième} tergite, 3 1^{ière} branchie, 4 4^{ième} branchie, 5 paraprocte, 6 aile antérieure, 7 aile postérieure. 8 Œuf (en microscopie électronique).

***Herbrossus* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998**

Espèce type

Herbrossus edmundsorum Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998 (Madagascar)

Espèces incluses

Herbrossus christinae Gattolliat & Sartori, 1998 (Madagascar)

Herbrossus edmundsorum Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998 (Madagascar)

Herbrossus elouardi Gattolliat & Sartori, 1998 (Madagascar)

Identification rapide

Larve:

Larve de grande taille, à coloration très contrastée, d'apparence robuste, labre (Pl. P, Fig. 1) large avec une forte émargination en forme de U.

Adulte:

Unique genre de Madagascar avec une seule intercalaire sur l'aile antérieure (Pl. P, Fig. 13), l'aile postérieure (Pl. P, Fig. 15) avec trois nervures longitudinales et deux éperons sur la marge costale.

Caractères génériques

Larve:

Tête: labre (Pl. P, Fig. 1) large avec une émargination medio-apicale en forme de U; mandibules (Pl. P, Figs 3 et 4) robustes avec un seul jeu d'incisives; soies entre la prosthéca et la mola de la mandibule droite présentes, prosthéca droite fine et bifide; mandibule gauche (Pl. P, Fig. 4) avec des soies entre la prosthéca et la mola réduites ou absentes; maxilles (Pl. P, Fig. 5) robustes avec un palpe de deux segments subégal en longueur à la galéa-lacinia; labium avec les glosses subégales ou légèrement plus courtes que les paraglosses, paraglosses aplaties apicalement avec plusieurs rangées de soies.

Thorax: pattes (Pl. P, Fig. 11) robustes, couvertes sur l'ensemble de la face ventrale de très nombreuses soies; elles sont émoussées sur les fémurs et pointues sur les tibias et tarses; griffes tarsales (Pl. P, Fig. 12) avec deux rangées de dents subégales en longueur, deux soies subapicales présentes.

Abdomen: branchies (Pl. P, Fig. 9) présentes sur les segments 1 à 7, asymétriques, avec une trachéation très développée; marge postérieure des tergites dentée (Pl. P, Fig. 7) et marge postérieure des sternites lisse (Pl. P, Fig. 8).

Adulte:

Yeux en turban brun à brun foncé; deux paires d'ailes, aile antérieure (Pl. P, Fig. 13) avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales, aile postérieure (Pl. P, Fig. 15) avec deux éperons sur la marge costale, trois nervures longitudinales et une ou deux veinules longitudinales; gonopodes (Pl. P, Fig. 14) nettement élargis à la base, formés de 3 segments, troisième segment allongé, marge externe concave. Abdomen sans coloration particulière.

Variations spécifiques

Larve:

Les trois espèces de *Herbrossus* se différencient principalement par la forme de l'émargination du labre, la marge latérale des mandibules plus ou moins anguleuse, la densité de la setation de la marge dorsale des fémurs, tibias et tarses ainsi que la forme des épines de la marge des paraproctes.

Adulte:

Seuls les adultes de *H. elouardi* et *H. edmundsorum* sont connus. Aucun caractère ne permet de les différencier.

Distribution et écologie

Le genre *Herbrossus* est présent sur l'ensemble de la Côte est, sur les Hauts-Plateaux, dans le Domaine du Nord, ainsi que dans certaines têtes de bassins de la Côte ouest. *Herbrossus edmundsorum* est l'espèce la plus abondante et la plus largement répandue. Plusieurs dizaines de spécimens ont été capturés dans certaines stations. A l'inverse, la distribution de *H. christinae* est limitée à quelques stations situées dans la partie supérieure du bassin du Rianila. *H. elouardi* présente une distribution large mais fragmentée. Cette distribution particulière pourrait s'expliquer par une valance écologique plus restreinte (régime alimentaire) que *H. edmundsorum* ou par une connaissance encore trop lacunaire de sa répartition. *H. christinae* et *H. elouardi* sont sympatriques avec *H. edmundsorum*.

Les trois espèces d'*Herbrossus* ont été principalement trouvées dans des rivières de taille moyenne (5 à 30 m de large), peu profondes (0.1 à 0.5 m) à des altitudes comprises entre 700 et 1500 m. Bien qu'elles aient été généralement capturées sur un substrat formé de pierres et de galets, elles ne semblent pas montrer de préférence écologique très marquée.

Herbrossus est l'un des trois genres carnivores de Madagascar. Les trois espèces se nourrissent de macroinvertébrés au moins durant une partie du stade larvaire: leur régime alimentaire a fait l'objet d'une étude détaillée. Chaque espèce présente une stratégie alimentaire différente. *Herbrossus edmundsorum* a un régime détritivore durant tous les stades larvaires exception faite du dernier stade où il change brusquement de régime pour devenir quasi exclusivement carnivore. Il se nourrit alors essentiellement de larves de Baetidae des genres *Afroptilum* et *Dicentropilum* et de quelques larves de Diptères. *Herbrossus elouardi* passe progressivement d'un régime détritivore à un régime carnivore. Durant les trois derniers stades, il se nourrit principalement de larves de macroinvertébrés, essentiellement de larves de Simuliidae et plus rarement de larves de Baetidae. Toutes les larves connues de *Herbrossus christinae* ont un régime strictement carnivore. Dans un premier temps, les Simuliidae sont les proies principales. La proportion de larves de Baetidae augmente graduellement au cours des trois derniers stades pour devenir la proie principale pendant le dernier stade larvaire. Il s'agit principalement du genre *Xyrodromeus*. *Herbrossus christinae* présente les adaptations morphologiques les plus importantes pour saisir les proies, tant au niveau des pattes que des pièces buccales.

Les adultes n'ont jamais été capturés au piège lumineux que ce soit le matin ou le soir, et ceci malgré les très nombreuses stations échantillonnées. Les seuls imagos connus sont issus d'élevage. Il est donc très probable que les adultes de *Herbrossus* volent de jour.

Problèmes

Les trois espèces ne montrent que peu de variations intraspécifiques entre les différentes populations, leur identification est donc aisée. Trois larves atypiques ont été capturées à Babetville (100 km à l'Ouest d'Antananarivo) dans un affluent de la Tsiribihina. Elles semblent proches de *Herbrossus edmundsorum*, mais diffèrent par la forme de l'émargination du labrum, le nombre de dents des griffes tarsales et la sétation des pattes. Au vu de la faible variation intraspécifique au sein de ce genre, il s'agit sans doute d'une espèce nouvelle.

Principales références

- Gattolliat, J.-L., and M. Sartori. 1998. Two new Malagasy species of *Herbrossus* (Ephemeroptera: Baetidae) with the first generic description of the adults. *Annls Limnol.*, Toulouse 34:305-314.
- Gattolliat, J.-L., and M. Sartori. 2001. Predaceous Baetidae in Madagascar: an uncommon and unsuspected high diversity. In *Trends in Research* (ed. E. Dominguez). Kluwer Academic/Plenum Publisher. pp. 321-330.
- Lugo-Ortiz, C. R., and W. P. McCafferty. 1998. The *Centropiloides* Complex of Afrotropical small minnow mayflies (Ephemeroptera: Baetidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 91:1-26.

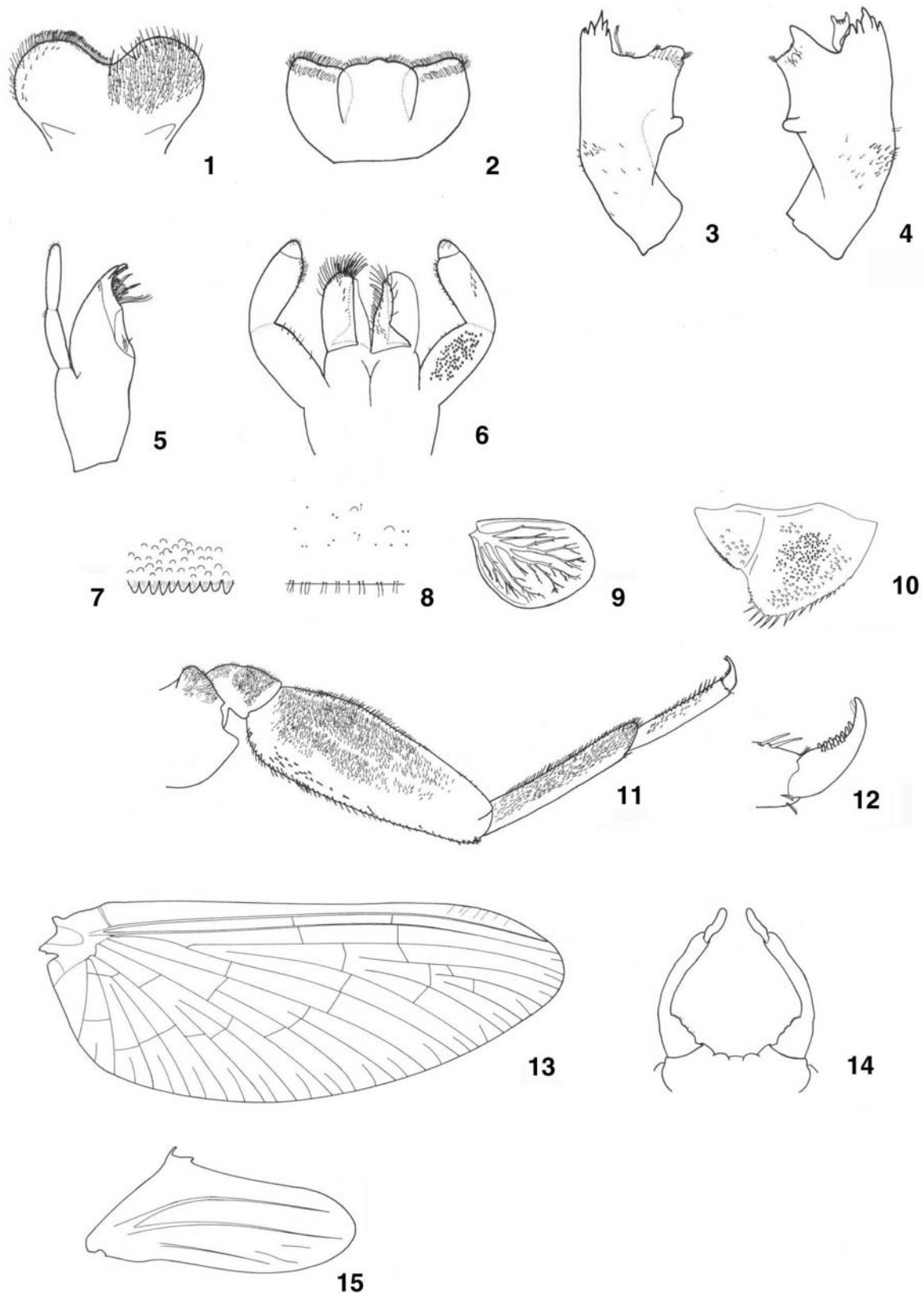


Planche P *Herbrossus* spp: Structures larvaires et adultes: *Herbrossus christinae* Figs 1 à 12; *Herbrossus elouardi* Figs 13 à 15: 1 labre, 2 hypopharynx, 3 mandibule droite, 4 mandibule gauche, 5 maxille droite, 6 labium, 7 marge postérieure du 4^{ième} tergite, 8 marge postérieure du 4^{ième} sternite, 9 4^{ième} branchie, 10 paraprocte, 11 patte antérieure, 12 griffe tarsale, 13 aile postérieure, 14 génitalia, 15 aile antérieure.

***Labiobaetis* Novikova & Kluge, 1987**

Espèce type

Labiobaetis atrebatinus (Eaton, 1887) (Europe)

Espèces incluses⁸

Labiobaetis boussoulii (Gillies, 1993) (Guinée)
Labiobaetis dambrensis Gattolliat, 2001 (Madagascar)
Labiobaetis elouardi (Gillies, 1993) (Guinée)
Labiobaetis fabulosus Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997 (Madagascar)
Labiobaetis gambiae (Gillies, 1993) (Gambie)
Labiobaetis gilliesi Gattolliat, 2001 (Madagascar)
Labiobaetis glaucus (Agnew, 1961) (Afrique du Sud, Kenya, Namibie, Zimbabwe)
Labiobaetis insolitus (Kopelke, 1980) (Zaïre)
Labiobaetis kalengoensis (Kopelke, 1980) (Zaïre)
Labiobaetis longicercus Gattolliat, 2001 (Madagascar)
Labiobaetis latus (Agnew, 1961) (Afrique du Sud, Kenya)
Labiobaetis mtonis (Gillies, 1994) (Tanzanie)
Labiobaetis nigrocercus Gattolliat, 2001 (Madagascar)
Labiobaetis piscis Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997 (Afrique du Sud)
Labiobaetis plumbago Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997 (Madagascar)
Labiobaetis punctatus Gattolliat, 2001 (Madagascar)
Labiobaetis vinosus (Barnard, 1932) (Afrique du Sud)
Labiobaetis vulgaris Gattolliat, 2001 (Madagascar)

Identification rapide

Larve:

Larve de forme allongée, pattes longues et fines (Pl. R, Fig. 1), sans soies natatoires, griffes tarsales (Pl. R, Fig. 2) avec une seule rangée de dents; deuxième segment du palpe labial (Pl. Q, Figs 6, 8 à 12) avec une projection en forme de pince, deuxième segment du palpe maxillaire (Pl. Q, Fig. 5) avec une invagination subapicale; cerques longs, paracercue nettement plus court que les cerques.

Adulte:

Aile antérieure (Pl. R, Fig. 6) avec deux intercalaires entre les nervures longitudinales; aile postérieure (Pl. R, Fig. 7) avec deux nervures longitudinales et marge costale sans éperon, l'aile postérieure peut être absente chez certaines espèces; gonopodes (Pl. R, Figs 8 et 9) formés de 3 segments avec une plaque sclérifiée entre les forceps, de taille et de forme variable.

Caractères génériques

Larve:

Tête: labre (Pl. Q, Fig. 1) arrondi avec une émargination medio-apicale assez marquée, face dorsale avec une rangée de soies plumeuses, subparallèle à la marge distale; hypopharynx (Pl. Q, Fig. 2) avec une touffe de solides soies à l'apex de la lingua; mandibules (Pl. Q, Figs 3 et 4) avec un jeu d'incisives, soies entre la prosthéca et la mola absentes, prosthécas robustes, la gauche avec 4 denticules et une structure en forme de peigne; maxilles (Pl. Q, Fig. 5) avec palpe de deux segments, nettement plus long que la galéa-lacinia, deuxième segment avec une invagination subapicale plus ou moins marquée; labium (Pl. Q, Figs 6 et 7) avec les glosses plus courtes voire nettement plus courtes que les paraglosses, glosses élancées large à la base, paraglosses trapues, apicalement aplaties, apex avec plusieurs rangées de soies, palpe labial

⁸ Le genre *Labiobaetis* a une répartition quasi cosmopolite, il n'a pas été signalé d'Australie, d'Amérique du Sud et Centrale. Seules les espèces afrotropicales sont incluses dans cette liste.

formé de trois segments, deuxième segment avec une forte projection disto-latérale en forme de pousse (Pl. Q, Figs 6, 8 à 12), troisième segment très développé en forme d'obus.

Thorax: pattes (Pl. R, Fig. 1) longues et fines; arc de soies dans la partie proximale des tibias absent, marge dorsale des fémurs avec quelques longues soies; marge dorsale des tibias et tarses sans rangée de soies; griffes tarsales (Pl. R, Fig. 2) avec une rangée de dents, soies subapicales absentes.

Abdomen: branchies (Pl. R, Fig. 4) présentes sur les segments 1 à 7 (parfois 2 à 7) en position latérale, asymétriques, avec trachéation bien développée, marge crénelée apicalement; marge postérieure des tergites (Pl. R, Fig. 3) avec des épines bien développées; marge postérieure des sternites lisse; cerques longs, paracercue nettement plus court que les cerques.

Adulte:

Aile antérieure (Pl. R, Fig. 6) avec deux intercalaires entre les nervures longitudinales; aile postérieure (Pl. R, Fig. 7) avec deux veines longitudinales, sans éperon sur la marge costale, parfois absente chez certaines espèces; gonopodes (Pl. R, Figs 8 et 9) formés de 3 segments, le deuxième s'élargissant puis se resserrant dans la partie médiane, le troisième de forme ronde aussi long que large; plaque sclérifiée entre les forceps, de taille et de forme variable.

Variations spécifiques

Larve:

Malgré le nombre important d'espèces présentes dans la région afrotropicale et à Madagascar en particulier, elles sont relativement aisées à distinguer. Les pièces buccales fournissent d'excellents caractères: la forme de la projection disto-latérale du deuxième segment du palpe labial (Pl. Q, Figs 6, 8 à 12), la forme des glosses et l'invagination du deuxième segment du palpe maxillaire présentent d'importantes variations spécifiques. La sétation de la marge dorsale des fémurs, la présence/absence d'ailes postérieures, la présence/absence de la première paire de branchies et la longueur relative des cerques sont également de bons critères faciles à observer. La plupart des espèces possèdent des dessins et des colorations de l'abdomen qui peuvent s'avérer utiles pour l'identification. Ces caractères doivent toutefois être utilisés avec une certaine réserve; en effet les colorations peuvent varier considérablement au sein d'une même espèce entre les différentes populations.

Adulte:

Les espèces malgaches de *Labiobaetis* peuvent être distinguées à l'aide de caractère portant sur les gonopodes (forme de la plaque sclérifiée, forme du troisième segment), l'aile postérieure (présente ou absente) et la coloration générale (dans le cas particulier de *Labiobaetis fabulosus* qui possède des ailes et un corps complètement fumés).

Distribution et écologie

Le genre *Labiobaetis* présente une répartition extrêmement large: il a été trouvé dans toutes les différentes éco-régions de Madagascar. Il peut être localement très abondant. Certaines espèces (*Labiobaetis fabulosus* et *L. vulgaris*) ont une distribution très large. D'autres sont limitées à un seul bassin: c'est le cas en particulier de *Labiobaetis longicercus* et *L. dambrensis* qui n'ont été trouvés que dans la réserve naturelle de la Montagne d'Ambre. Dans l'état actuel de nos connaissances, *Labiobaetis* est le genre de Baetidae qui présente la plus grande diversité spécifique à Madagascar: dans certaines rivières, même dans certaines stations (pont du Mangoro, station des Roussettes de la Montagne d'Ambre), quatre des 8 espèces connues peuvent être présentes simultanément.

Les espèces du genre *Labiobaetis* ont été capturées dans tous les types de rivières. C'est toutefois dans les zones les plus calmes des rivières qu'elles sont les plus abondantes. Les pièces buccales présentent peu d'adaptations; ce sont des détritivores. Seul *Labiobaetis*

fabulosus se démarque des autres espèces par des pièces buccales hypognathes, mais son régime alimentaire ne semble pas pour autant être différent.

Les espèces de *Labiobaetis* sont très régulièrement prises lors des pièges lumineux du soir comme du matin. Un grand nombre d'individus peuvent être capturés lors d'un seul piège.

Problèmes

Le status du genre *Labiobaetis* est un sujet de controverse. Il a été d'abord considéré comme un sous-genre de *Baetis* (Novikova & Kluge, 1987), puis érigé au niveau générique (McCafferty & Waltz, 1995) pour finalement être mis en synonymie avec *Pseudocloeon* (Lugo-Ortiz *et al.*, 1999b). Pour les raisons invoquées dans Gattolliat (2001), nous ne considérons pas cette mise en synonymie comme pertinente et attribuons les espèces malgaches au genre *Labiobaetis*.

Labiobaetis fabulosus se différencie très nettement de toutes les autres espèces du genre. Elle possède des pièces buccales hypognathes et des glosses extrêmement réduites; de plus, l'adulte se distingue par une coloration fumée des ailes et du corps. Comme il possède les principales apomorphies de *Labiobaetis*, nous considérons néanmoins qu'il appartient bien à ce genre. La découverte d'autres espèces présentant les mêmes caractéristiques que *Labiobaetis fabulosus* pourrait remettre en question cette attribution. Les différences qui séparent *L. fabulosus* des autres espèces de *Labiobaetis* auraient alors non plus une valeur spécifique mais générique, entraînant dès lors l'établissement d'un nouveau genre.

Labiobaetis dambrensis et *L. nigrocercus* ne présentent que peu de différences (forme du deuxième segment du palpe labial, sétation de la marge dorsale du fémur, présence/absence de la première paire de branchies). Toutefois, la présence simultanée des deux espèces dans les mêmes stations indique clairement qu'il ne peut s'agir simplement de différences entre des populations d'une même espèce.

Labiobaetis plumbago n'est présent dans aucun des nombreux prélèvements que nous avons effectués. Cette espèce est pourtant aisément identifiable par la marge des tergites possédant une structure inhabituelle en forme de rayon, cette même structure se retrouve sur la partie latérale des paraproctes.

Les adultes de cinq des huit espèces malgaches de *Labiobaetis* sont connues. *Labiobaetis* est un des rares genres de Baetidae pour lequel il existe des caractères permettant de séparer les adultes au niveau spécifique. Il est prématuré d'affirmer que les adultes de *Labiobaetis plumbago*, *L. gilliesi* et *L. nigrocercus* pourront être, eux aussi identifiés, au niveau spécifique.

Principales références

- Gattolliat, J.-L. 2001. Six new Malagasy species of the genus *Labiobaetis* Novikova & Kluge (Ephemeroptera: Baetidae) with consideration on its validity. *Annls Limnol.*, Toulouse 37:97-123.
- Lugo-Ortiz, C. R., and W. P. McCafferty. 1997. *Labiobaetis* (Ephemeroptera: Baetidae) from the Afrotropical region. *Afr. Entomol.* 5:241-260.
- Lugo-Ortiz, C. R., W. P. McCafferty, and R. D. Waltz. 1999. Definition and reorganisation of the genus *Pseudocloeon* (Ephemeroptera : Baetidae) with new species descriptions and combinations. *Trans. Am. Entomol. Soc.* 125:208-211.
- McCafferty, W. P., and R. D. Waltz. 1995. *Labiobaetis* (Ephemeroptera : Baetidae): new status, new North American species and related new genus. *Ent. news* 106:19-28.
- Novikova, E. A., and N. Y. Kluge. 1987. Systematics of the genus *Baetis* (Ephemeroptera, Baetidae) with description of a new species from Middle Asia. *Vestn. Zool.*:8-19.
- Waltz, R. D., and W. P. McCafferty. 1985. Redescription and new lectotype designation for the type species of *Pseudocloeon*, *P. kraepelini* Klapalek (Ephemeroptera: Baetidae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 87:800-804.

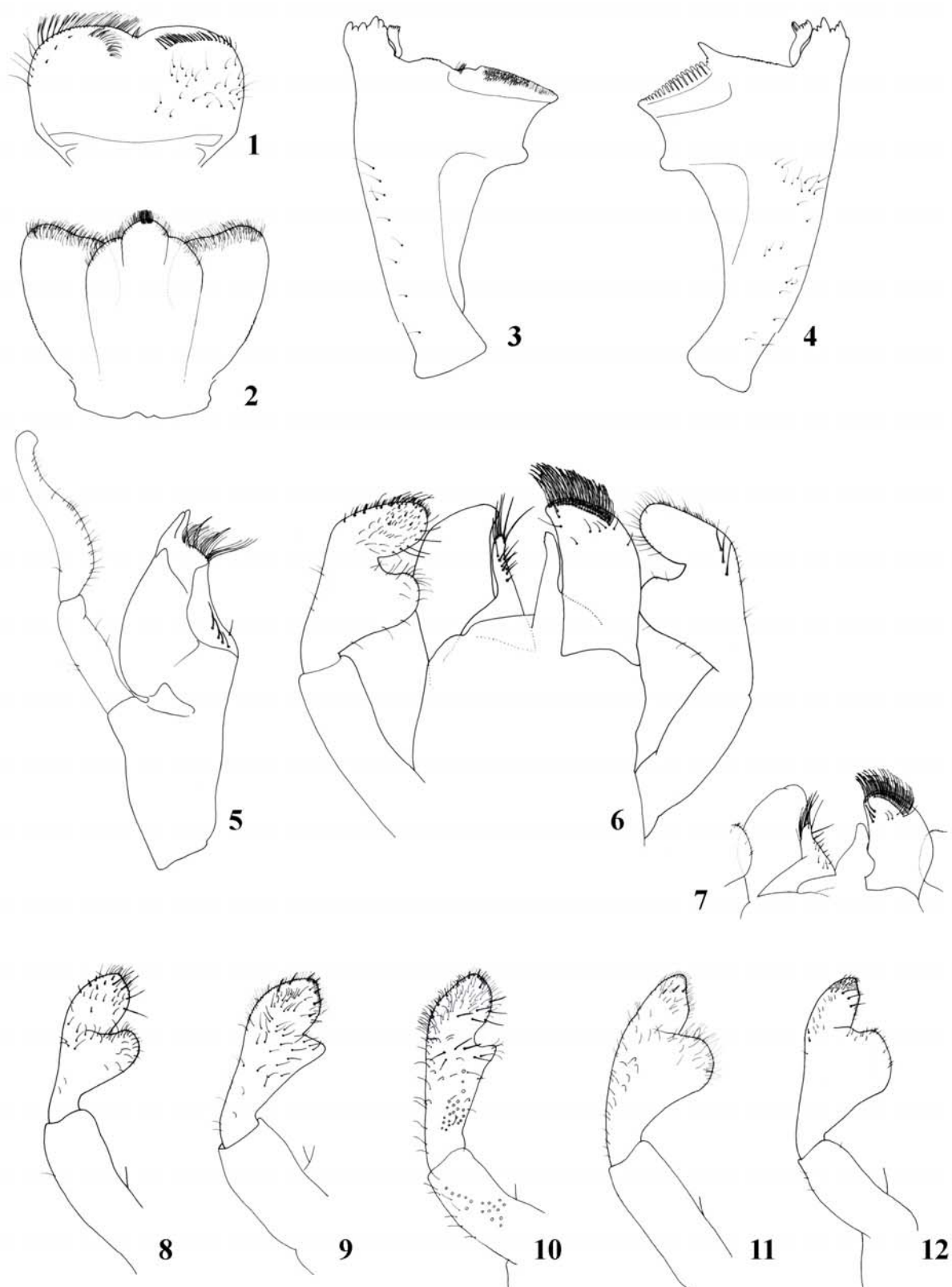


Planche Q *Labiobaetis* spp: Structures larvaires: *L. longicercus* Figs 1 à 4, 10; *L. dambrensis* Figs 5 et 6; *L. fabulosus* Figs 7 et 12; *L. gilliesi* Fig. 8; *L. punctatus* Fig. 9; *L. vulgaris* Fig. 11. 1 labre, 2 hypopharynx, 3 mandibule droite, 4 mandibule gauche, 5 maxille droite, 6 labium, 7 glosses et paraglosses, 8 à 12 palpes labiaux de différentes espèces.

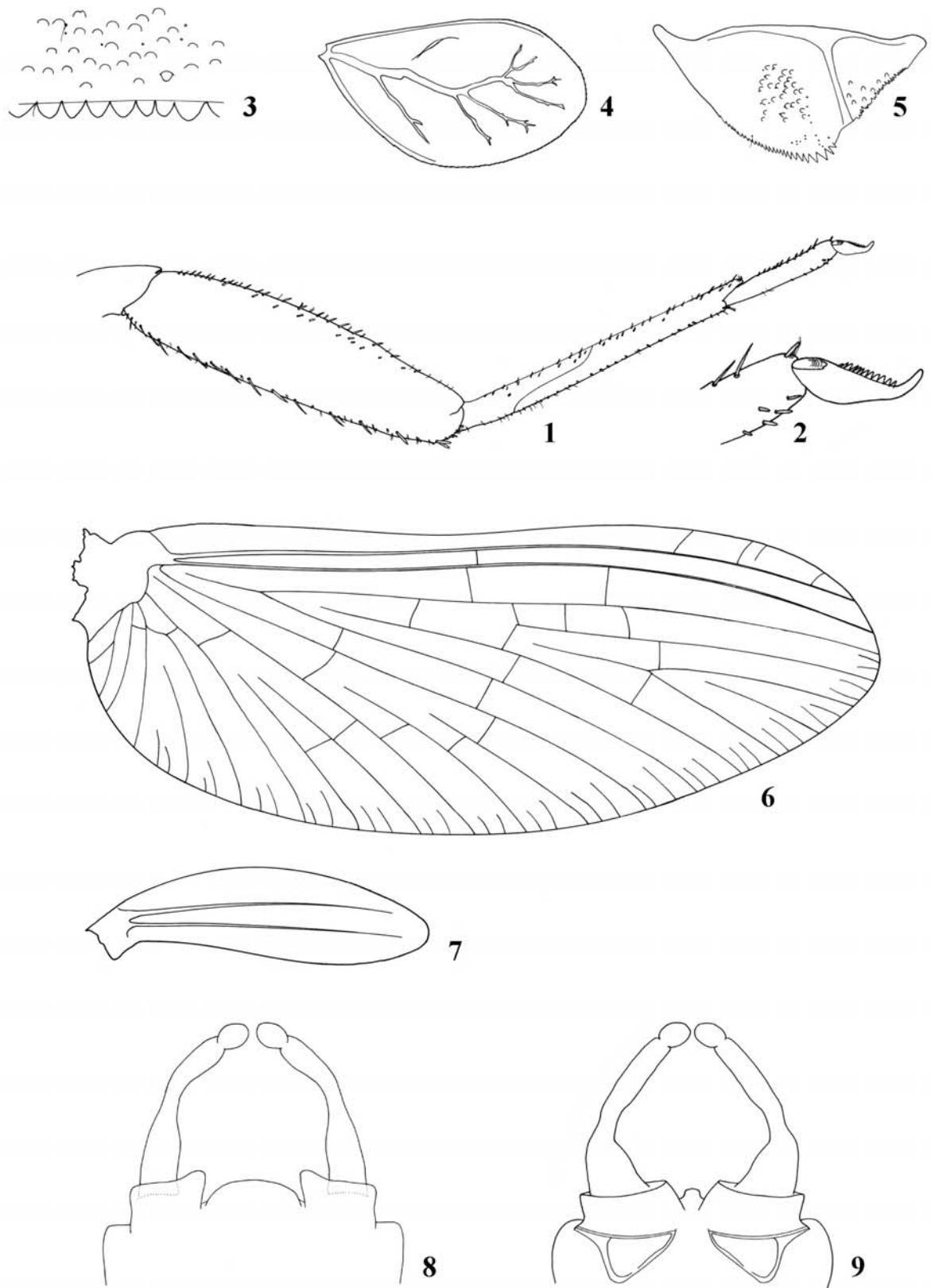


Planche R *Labiobaetis* spp: Structures larvaires et adultes: *L. dambrensis* Figs 1 à 8; *L. vulgaris* Fig. 9. 1 patte antérieure, 2 griffe tarsale, 3 marge postérieure du 4^{ième} tergite, 4 4^{ième} branchie, 5 paraprocte, 6 aile antérieure, 7 aile postérieure, 8 génitalia mâle, 9 génitalia mâle.

***Mutelocloeon* Gillies et Elouard, 1990**

Espèce type

Mutelocloeon bihoumi Gillies et Elouard, 1990 (Guinée, Mali)

Espèces incluses

Mutelocloeon corbeti (Kimmings, 1956) (Ouganda)

Mutelocloeon bihoumi Gillies et Elouard, 1990 (Guinée, Mali)

Mutelocloeon thomasorum Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997 (Madagascar)

Identification rapide

Larve:

Larve de forme allongée, pattes courtes et trapues, dépourvues de soies, griffes courtes sans dents; palpe maxillaire très réduit; palpe labial formé de deux segments hypertrophiés.

Adulte:

Aile antérieure avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales; aile postérieure extrêmement réduite ou absente; gonopodes (Pl. S, Figs 1 à 3) formés de 2 segments, le premier segment avec une protubérance caractéristique, le deuxième segment se terminant en pointe.

Caractères génériques

Larve:

Tête: labre arrondi et large avec une émargination medio-apicale bien marquée, face dorsale dépourvue de soies; mandibules avec un seul jeu d'incisives, soies entre la prosthéca et la mola présentes, prosthéca réduites; maxilles robustes, couronne sans dents, avec palpe de deux segments, très réduit; labium avec les glosses subégales aux paraglosses, glosses coniques et trapues, paraglosses en forme de faux avec plusieurs rangées de soies le long de la marge, palpe labial formé de deux segments, premier segment très massif, deuxième segment hypertrophié et globuleux.

Thorax: pattes courtes et massives, dépourvues de soies; griffes tarsales courtes sans dents, soies subapicales absentes.

Abdomen: branchies présentes sur les segments 1 à 7 en position latérale, légèrement asymétriques, avec trachéation faiblement développée, marge lisse; cerques très courts et paracercue subégal aux cerques.

Adulte:

Aile antérieure avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales; aile postérieure extrêmement réduite ou absente; gonopodes (Pl. S, Figs 1 à 3) formés de 2 segments, le premier segment avec une protubérance très marquée, deuxième segment de forme triangulaire se terminant en pointe, plaque sclérifiée entre les gonopodes.

Variations spécifiques

Larve:

Seule la larve de *Mutelocloeon bihoumi* est connue. Au vu des adaptations extrêmement poussées de cette larve et l'absence de sétation des pattes et du labre, les différentes espèces seront probablement difficiles à différencier au stade larvaire. Il est possible que la forme du palpe labial et le degré de réduction du palpe maxillaire permettent de séparer les différentes espèces.

Adulte:

Les différentes espèces de *Mutelocloeon* se différencient principalement par la forme des genitalia en particulier de l'extension latérale du premier segment et la forme plus ou moins élancée du deuxième segment.

Distribution et écologie

Mutelocloeon thomasorum a été décrit de Périnet (Andasibe) dans le bassin du Rianila sur la base d'une seule imago mâle. Bien qu'il s'agisse là d'une région extrêmement bien prospectée, il n'a jamais été retrouvé ni dans la station type ni dans une autre station. D'autres espèces, présentant des génitalias très semblables, ont été capturées dans d'autres régions de Madagascar, notamment à la Montagne d'Ambre et dans le bassin du Mandrare.

La larve de *Mutelocloeon* vit en symbiose dans des moules. Il s'agit du second genre de Baetidae qui présente ce type d'adaptation. L'écologie de ces larves a été étudiée en Afrique de l'Ouest (Gillies & Elouard, 1990). Le problème majeur réside dans l'absence, à Madagascar, de moules ou de bivalves de grande taille dulçaquicole qui pourraient servir d'hôte pour les larves. Deux hypothèses peuvent donc être formulées: soit la vie en symbiose avec une moule n'est pas obligatoire, soit l'attribution générique de *Mutelocloeon thomasorum* est erronée. Si l'association moule-éphémère s'avère facultative, ceci pourrait expliquer la présence d'adultes de *Mutelocloeon bihoumi* dans la rivière Milo (Afrique de l'Ouest), alors que, suite à d'importantes pollutions aux métaux lourds, les moules n'y sont plus présentes (Gillies & Elouard, 1990).

Les adultes ont été observés en train de voler durant le matin, ils n'ont par contre que rarement été capturés lors de pièges lumineux.

Problèmes

La situation du genre *Mutelocloeon* à Madagascar est problématique. D'une part, l'attribution générique de *Mutelocloeon thomasorum* est sujette à caution. D'autre part, il existe au moins deux espèces non décrites qui présentent des génitalias similaires à celles de *M. thomasorum*. L'une des deux espèces possède des ailes postérieures bien développées avec trois nervures longitudinales et un éperon en forme de crochet sur la marge costale, ce qui tendrait à rapprocher cette espèce du genre *Bugilliesia*. Dans l'état de nos connaissances, seule l'association des larves et des adultes permettrait de clarifier l'appartenance générique de ces espèces.

Principales références

- Gillies, M. T. 1990. A revision of the African species of *Centroptilum* Eaton (Baetidae, Ephemeroptera). *Aquatic Insects* 12:97-128.
- Gillies, M. T., and J.-M. Elouard. 1990. The mayfly-mussel association, a new example from the river Niger basin. Pages 289-297 in *Mayflies and Stoneflies* (I. C. Campbell, ed.) Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Lugo-Ortiz, C. R., and W. P. McCafferty. 1996. The *Bugilliesia* complex of African Baetidae (Ephemeroptera). *Trans. Am. Entomol. Soc.* 122:175-197.
- Lugo-Ortiz, C. R., and W. P. McCafferty. 1997. New species and first reports of the genera *Cheleocloeon*, *Dabulamanzia* and *Mutelocloeon* (Insecta : Ephemeroptera) from Madagascar. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 133:47-53.

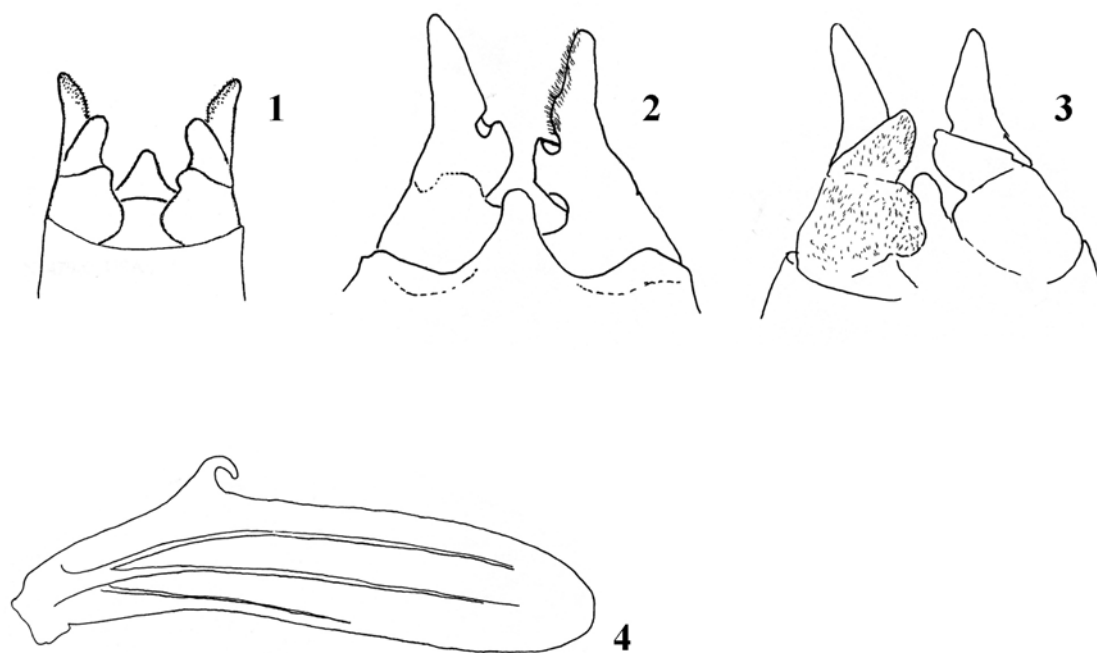


Planche S *Mutelocloeon* spp: Structures adultes: *M. thomasorum* Fig. 1; *M. sp.* Figs 2 à 4. 1 génitalia mâle (face dorsale), 2 génitalia mâle (face ventrale), 3 génitalia mâle (face dorsale), 4 aile postérieure. (Fig. 1 in Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997).

***Nesoptiloides* Demoulin, 1973**

Espèce type

Nesoptiloides electroptera (Demoulin, 1973) (Madagascar)

Espèces incluses

Nesoptiloides electroptera (Demoulin, 1973) (Madagascar)

Identification rapide

Larve:

Larve de très grande taille, extrêmement contrastée, d'apparence robuste, labre en forme de capuchon complètement recouvert de soies (Pl. T, Figs 1 et 7), labium fortement épaissi dans sa partie proximale (Pl. T, Figs 6 et 7); pattes (Pl. T, Fig. 8) solides couvertes de soies, profémur avec une importante protubérance au milieu de la marge ventrale, marge ventrale des protibias se terminant par une forte pointe; griffes tarsales avec deux rangées de dents; paracerque nettement plus court que les cerques.

Adulte:

Aile antérieure (Pl. T, Fig. 10) avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales, partie costale de l'aile de couleur ambre; aile postérieure (Pl. T, Fig. 11) avec deux nervures longitudinales et avec un éperon robuste en forme de crochet sur la marge costale.

Caractères génériques

Larve:

Tête: Labre (Pl. T, Figs 1 et 7) en forme de capuchon, couvert dorsalement uniquement de très nombreuses courtes soies, sans émargination médio-apicale; mandibules (Pl. T, Figs 3 et 4) robustes avec un seul jeu d'incisives, partie proximale couverte de soies, marge latérale incurvée; mandibule droite (Pl. T, Fig. 4) avec des soies entre la prosthéca et la mola présentes, prosthéca droite, fine et bifide; mandibule gauche (Pl. T, Fig. 3) sans soies entre la prosthéca et la mola; maxilles (Pl. T, Fig. 5) robustes avec un palpe de deux segments légèrement plus long que la galéa-lacinia; labium (Pl. T, Fig. 6) avec les glosses subégales aux paraglosses, paraglosses aplaties apicalement avec plusieurs rangées de soies.

Thorax: pattes (Pl. T, Fig. 8) robustes, couvertes sur l'ensemble des faces latérale et ventrale de très nombreuses soies; profémur avec une importante protubérance au milieu de la marge ventrale, marge dorsale avec une rangée de très nombreuses soies natatoires, protibias avec une marge ventrale se terminant par une forte pointe; marge dorsale des tibias et tarses sans rangée de soies; griffes tarsales avec deux rangées de dents, deux soies subapicales présentes.

Abdomen: branchies (Pl. T, Fig. 9) présentes sur les segments 1 à 7, asymétriques, avec une trachéation bien développée; marge postérieure des tergites dentée, cerques relativement longs, paracerque nettement plus court que les cerques.

Adulte:

Coloration générale brun ambre; yeux en turban brun à brun foncé; deux paires d'ailes, aile antérieure (Pl. T, Fig. 10) avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales, coloration générale brun jaune ambré (limitée chez certains individus à la partie costale de l'aile), aile postérieure (Pl. T, Fig. 11) avec un éperon robuste sur la marge costale, deux nervures longitudinales; gonopodes (Pl. T, Fig. 12) formés de 3 segments, troisième segment allongé, une plaque sclérifiée entre les forceps en forme de pommeau.

Variations spécifiques

Larve:

Les larves de *Nesoptiloides* présente de nombreuses variations de taille, de coloration entre les différentes populations. Aucune de ces variations n'a de valeur spécifique.

Adulte:

Des différences de colorations, notamment de l'aile antérieure, et de taille existent entre les différentes populations et entre les deux sexes. Il s'agit de différences intraspécifiques.

Distribution et écologie

Nesoptiloides est présent sur l'ensemble de l'Ile, exception faite des fleuves des grands bassins de la Côte ouest. De par leur grande taille et leur coloration bien marquée, les larves sont faciles à repérer et capturer dans le terrain. Ceci peut expliquer en partie le grand nombre de stations dans lesquelles elle a été trouvée, ainsi que la quantité parfois élevée de larves capturées par station.

Nesoptiloides est le plus grand des trois genres carnivores de Madagascar, *N. electroptera* est également la plus grande espèce de Baetidae de Madagascar. Il possède des pièces buccales et des pattes hautement spécialisées pour ce régime alimentaire particulier. Les pièces buccales et les pattes sont recouvertes de très nombreuses soies qui ont un rôle sensitif et également de rétention dans le cas des pattes postérieures. Les mandibules sont puissantes et pointues, elles servent à saisir mais également à mâcher les proies. Le labre a une forme de capuchon; ce type d'évolution est inhabituel chez les Baetidae. Les pattes sont robustes, les profémurs et les protibias présentent des évolutions uniques servant à saisir et maintenir les proies.

Le régime alimentaire des larves de *Nesoptiloides* est exclusivement carnivore. Les jeunes larves se nourrissent de larves de Chironomidae et de Simuliidae; la taille des proies augmente au cours des différents stades et la proportion de Baetidae devient de plus en plus importante, pour devenir les proies principales des derniers stades larvaires.

Il a été trouvé dans des rivières de toutes les tailles avec un courant moyen à rapide. Il semble plus abondant lorsque le substrat est formé de pierres, de cailloux et de gravier.

Les adultes n'ont jamais été capturés lors de pièges lumineux. Tous les imagos sont issus d'élevage. Nous pouvons donc en déduire, au vu des nombreux pièges lumineux faits où les larves de *Nesoptiloides* sont abondantes, que les adultes volent de jour.

Problèmes

La détermination de *Nesoptiloides electroptera* ne pose aucun problème tant au stade larvaire qu'adulte. L'historique de sa découverte mérite néanmoins qu'on s'y attarde. En 1966, Demoulin décrit une nouvelle espèce malgache, *Centroptilum electropterus*, sur la base d'une seule imago mâle de grande taille provenant de la Côte est. Sept ans plus tard, le même auteur crée le genre *Nesoptiloides* et l'espèce *Nesoptiloides intermedia* pour des larves rappelant les genres *Centroptilum* et *Centroptiloides*. L'élevage de larves appartenant à cette espèce nous a permis de constater que Demoulin avait décrit deux fois la même espèce: une fois au stade adulte dans le genre *Centroptilum*, la seconde fois au stade larvaire dans le genre *Nesoptiloides*. *Nesoptiloides intermedia* doit donc être considéré comme un synonyme de *Centroptilum electropterus*. Comme les caractères mis en avant pour ériger le genre *Nesoptiloides* sont valides, le genre *Nesoptiloides* est donc conservé et l'espèce *Centroptilum electropterus* est donc considérée comme l'espèce type sous le nom de *Nesoptiloides electroptera*.

Principales références

- Demoulin G. 1966. Quelques Ephéméroptères nouveaux de Madagascar. Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.), 2(3): 711-717.
- Demoulin, G. 1973. Ephéméroptères de Madagascar. Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg. 49:1-20.

Gattolliat, J.-L., and M. Sartori. 1999. Revision of the Malagasy genus *Nesoptiloides* (Ephemeroptera: Baetidae). Mitt. schweiz. ent. Ges. 72:23-30.

Lugo-Ortiz, C. R., and W. P. McCafferty. 1998. The *Centroptiloides* Complex of Afrotropical small minnow mayflies (Ephemeroptera: Baetidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 91:1-26.

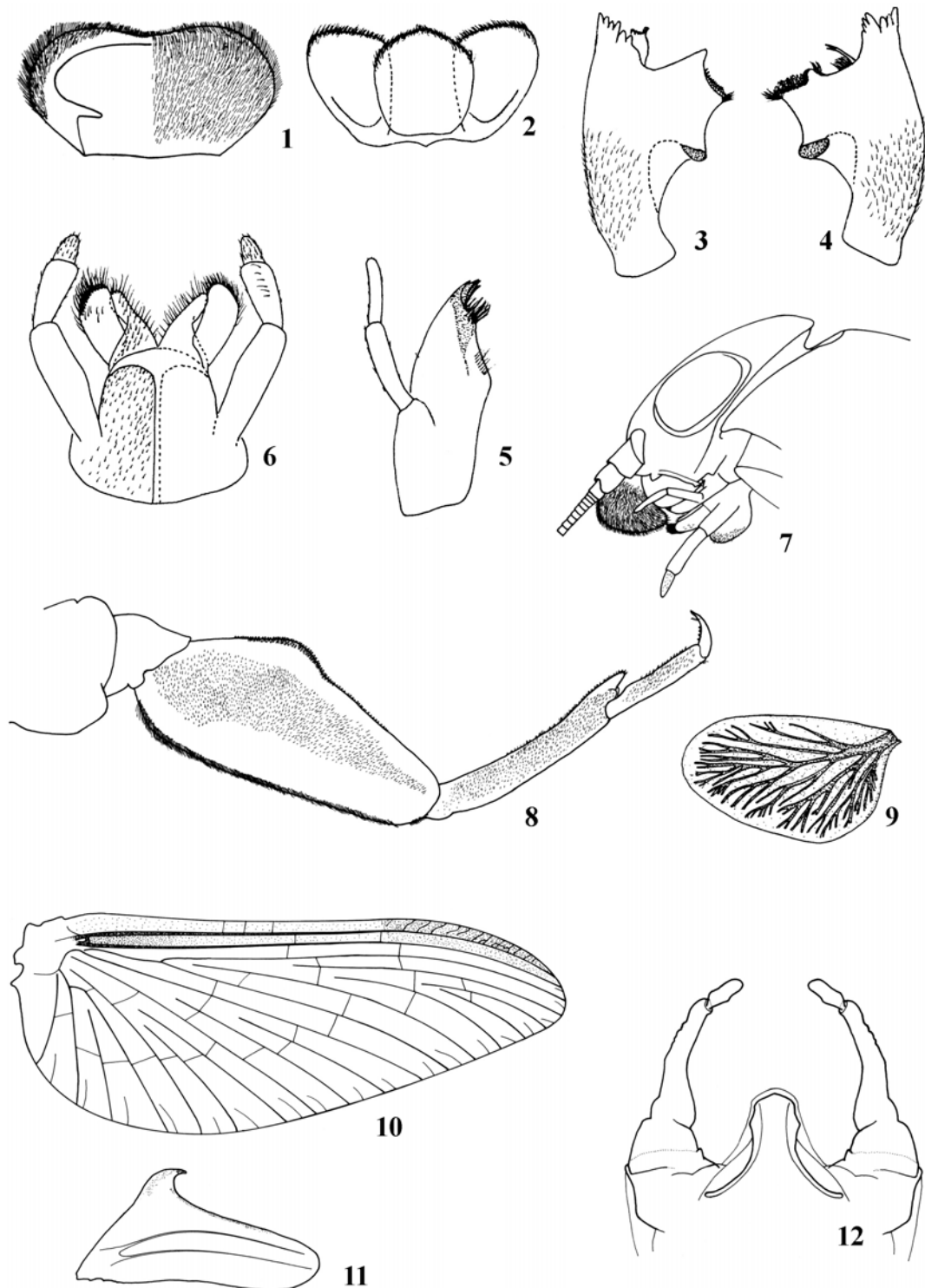


Planche T *Nesoptiloides electroptera*: Structures larvaires et adultes. 1 labre, 2 hypopharynx, 3 mandibule gauche, 4 mandibule droite, 5 maxille gauche, 6 labium, 7 tête (vue latérale), 8 patte antérieure, 9 4^{ème} branchie, 10 aile antérieure, 11 aile postérieure, 12 génitalia mâle. (Figs 2 à 6, et 9 in Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998).

***Nesydemius* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998**

Espèce type

Nesydemius polhemusorum Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998 (Madagascar)

Espèces incluses

Nesydemius polhemusorum Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998 (Madagascar)

Identification rapide

Larve:

Pattes (Pl. U, Fig. 6) courtes et trapues, tibias avec un petit arc de très courtes soies, griffes tarsales (Pl. U, Fig. 7) avec une rangée de dents.

Adulte:

Inconnu

Caractères génériques

Larve:

Tête: labre (Pl. U, Fig. 1) arrondi et étroit avec une émargination medio-apicale bien marquée, face dorsale avec une paire de soies submédianes et une rangée de soies subparallèle à la marge distale; mandibule droite (Pl. U, Fig. 3) avec deux jeux d'incisives, prosthéca fine, soies entre la prosthéca et la mola présentes; mandibule gauche (Pl. U, Fig. 2) avec un seul jeu d'incisives, prosthéca solide avec 4 denticules et une structure en forme de peigne, soies entre la prosthéca et la mola présentes; maxilles (Pl. U, Fig. 4) trapues, palpe de deux segments, légèrement plus long que la galéa-lacinia; labium (Pl. U, Fig. 5) avec les glosses égales aux paraglosses, paraglosses arrondies apicalement avec une seule rangée de soies, palpe labial formé de trois segments, deuxième segment sans projection disto-latérale, troisième segment globuleux.

Thorax: pattes (Pl. U, Fig. 6) courtes et trapues; petit arc de courtes soies dans la partie proximale des tibias présent, marge dorsale des fémurs avec des soies courtes et trapues; marge dorsale des tibias et tarsi avec des fines soies; griffes tarsales (Pl. U, Fig. 7) courtes et trapues, avec une rangée de dents, plus grandes à l'apex, soies subapicales absentes.

Abdomen: branchies (Pl. U, Fig. 8) présentes sur les segments 1 à 7 en position latérale, asymétriques, avec trachéation assez développée, marge crénelée apicalement; marge postérieure des tergites (Pl. U, Fig. 9) avec des épines bien développées; cerques et paracérques cassés.

Adulte:

Inconnu

Variations spécifiques

Larve:

Voir sous problèmes

Adulte:

Inconnu.

Distribution et écologie

Seules 5 larves ont été récoltées dans la station type, située dans la station forestière de Manankazo (Province d'Antananarivo) dans les Hauts-Plateaux.

Les auteurs ne donnent aucune indication sur l'écologie de l'espèce.

Problèmes

Le genre *Nesydemius* a été décrit sur la base de cinq larves provenant d'une seule station. Un seul individu a été monté entre lame et lamelles pour servir de base aux dessins et à la description de ce genre. Selon les auteurs, *Nesydemius* se distinguerait de *Dabulamanzia* par la forme de l'apex du dernier segment du palpe maxillaire, les deux dernières dents des griffes tarsales nettement plus grandes et la présence de soies sur la marge des tibias et tarsi.

La comparaison des figures de *Nesydemius polhemusorum* avec ceux de *Dabulamanzia improvida* et *D. duci* mais surtout avec les très nombreuses larves de *Dabulamanzia* récoltées dans différentes stations et bassins de Madagascar montre très clairement que le nombre de soies sur la marge dorsale des tibias et tarsi varient considérablement d'une population à l'autre au sein d'une même espèce, les dents apicales sont toujours plus longues que les autres (leur longueur relative dépend directement du degré d'usure). Finalement, la forme du dernier segment du palpe maxillaire pourrait être le seul caractère qui permet de différencier *Nesydemius polhemusorum* des espèces de *Dabulamanzia* et en particulier de *D. improvida*. Ce caractère peut être extrêmement variable au sein d'une même espèce, comme l'a montré Hofmann *et al* (1999) chez *Cloeodes caraibensis* Hofmann & Thomas. Rappelons que *Dabulamanzia* et *Nesydemius* sont considérés comme étant phylogénétiquement très proches de *Cloeodes*. La forme de l'apex du palpe maxillaire ne peut donc en aucun cas être considéré comme un caractère générique. Il est intéressant de souligner que dans la tentative d'analyse phylogénétique proposée par Lugo-Ortiz & McCafferty, *Cloeodes* est considéré comme un out-group alors qu'il doit être considéré comme constituant un élément à part entière de l'analyse. Le choix d'un véritable autre groupe aurait permis d'éviter certaines inepties, comme de considérer l'absence de dents sur les griffes tarsales comme une plésiomorphie.

Il découle donc logiquement que *Nesydemius* doit être considéré comme un synonyme de *Dabulamanzia*. La validité même de l'espèce *Nesydemius polhemusorum* est remise en cause.

Principales références

- Gattolliat, J.-L., and M. Sartori. 2000. Contribution to the systematics of the genus *Dabulamanzia* (Ephemeroptera : Baetidae) in Madagascar. *Revue Suisse de Zool.* 107:561-577.
- Gattolliat, J.-L., M. Sartori, and J.-M. Elouard. 1999. Aquatic Biodiversity from Madagascar 12: three new species of Baetidae (Ephemeroptera) from the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahelo. *Fieldiana* 94:115-124.
- Hofmann, C., M. Sartori, and A. G. B. Thomas. 1999. Les Ephéméroptères (Ephemeroptera) de la Guadeloupe (petites Antilles françaises). *Mémoire de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 20:1-96.
- Lugo-Ortiz, C. R., and W. P. McCafferty. 1997. New species and first reports of the genera *Cheleocloeon*, *Dabulamanzia* and *Mutelocloeon* (Insecta : Ephemeroptera) from Madagascar. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 133:47-53.
- Lugo-Ortiz, C. R., and W. P. McCafferty. 1998. Phylogeny and biogeography of *Nesydemius*, n. gen., and related Afrotropical genera (Insecta : Ephemeroptera : Baetidae). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 134:7-12.

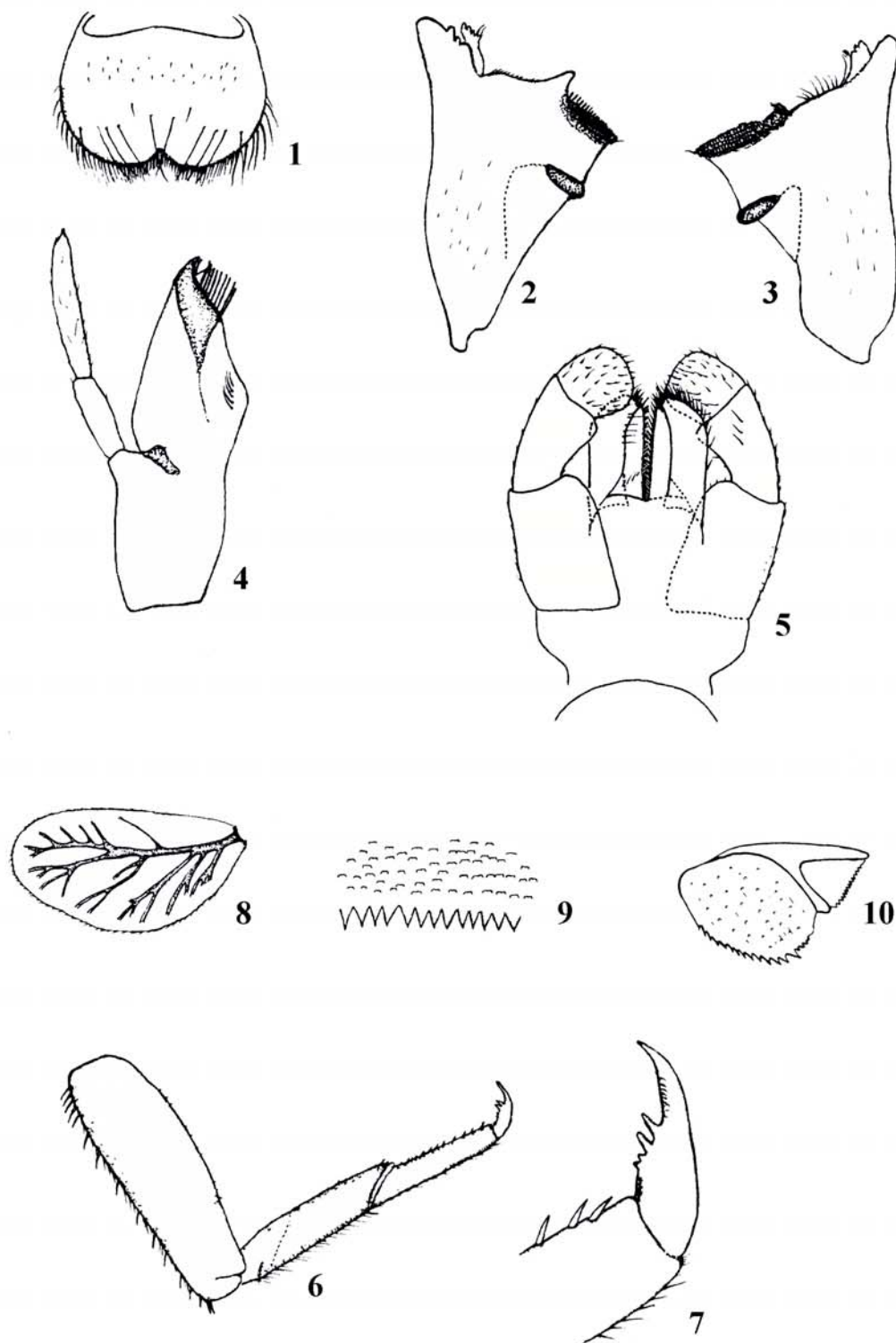


Planche U *Nesydemius polhemusorum*: Structures larvaires. 1 labre, 2 mandibule gauche, 3 mandibule droite, 4 maxille gauche, 5 labium, 6 patte antérieure, 7 griffe tarsale, 8 4^{ème} branchie, 9 marge postérieure du 4^{ème} tergite, 10 paraprocte. (Figs 1 à 10 in Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998).

***Pseudopannota* Waltz & McCafferty, 1987**

Espèce type

Pseudopannota bertrandi (Demoulin, 1967) (Toute l'Afrique de l'Ouest)

Espèces incluses

Sous genre *Pseudopannota*

Pseudopannota bertrandi (Demoulin, 1967) (Toute l'Afrique de l'Ouest)

Pseudopannota muginani Elouard & Gillies, 1990 (Guinée, Mali, Côte d'Ivoire, Sierra Leone)

Pseudopannota vinckei (Demoulin, 1973) (Madagascar)

Sous genre *Hemipannota*

Pseudopannota modesta Elouard & Gillies, 1990 (Sénégal, Guinée)

Pseudopannota camillae Gattolliat, sous presse (Madagascar)

Identification rapide

Larve:

Larve de taille moyenne, fourreaux alaires partiellement (sous-genre *Hemipannota*) ou entièrement fusionnés (sous-genre *Pseudopannota*) (Pl. V, Fig. 6), palpe maxillaire (Pl. V, Fig. 4) très long formé de trois segments; palpe labial (Pl. V, Fig. 5) formé de deux segments, le deuxième segment hypertrophié; cerques assez courts, paracerque subégale aux cerques.

Adulte:

Aile antérieure avec deux intercalaires entre les nervures longitudinales; aile postérieure absente; gonopodes formés de 3 segments, le deuxième segment rétréci après le premier tiers basal, troisième segment rond.

Caractères génériques

Larve:

Tête: labre (Pl. V, Fig. 1) arrondi avec une émargination medio-apicale bien marquée, épaissi ventralement, face dorsale couverte de très nombreuses fines soies, non arrangées en ligne ou en arc, face ventrale avec de très nombreuses soies robustes dans la partie subapicale; mandibules (Pl. V, Figs 2 et 3) avec un seul jeu d'incisives, prosthéas solides avec 4 denticules et une structure en forme de peigne, marge entre la prosthéca et la mola crénelée sans soies, petite apophyse crochue sur la marge à la base de la prosthéca droite; couronne de la maxille (Pl. V, Fig. 4) avec quatre dents longues et fines, palpe maxillaire formé de trois segments, extrêmement long; labium (Pl. V, Fig. 5) avec les glosses plus courtes que les paraglosses, glosses et paraglosses trapues et quadrangulaires, avec plusieurs rangées de très nombreuses soies le long de la marge, palpe labial formé de deux segments, deuxième segment hypertrophié de forme variable.

Thorax: pattes (Pl. V, Fig. 7) relativement trapues et avec des touffes de soies sur la marge ventrale des protibia et protarse (sous-genre *Pseudopannota*) ou assez allongées sans touffes de soies sur la marge ventrale (sous-genre *Hemipannota*), marge dorsale des fémurs avec des soies courtes et trapues; marge dorsale des tibias et tarse sans rangées de soies; griffes tarsales (Pl. V, Fig. 8) avec une rangée de dents pouvant chez certaines espèces être de grande taille et non arrangées en ligne, soies subapicales absentes.

Abdomen: branchies (Pl. V, Fig. 9) présentes sur les segments 1 à 7 en position latérale, asymétriques, sans véritable trachéation; cerques assez courts et paracerque subégale aux cerques.

Adulte:

Aile antérieure avec deux intercalaires entre les nervures longitudinales; aile postérieure absente; gonopodes formés de 3 segments, le deuxième segment rétréci après le premier tiers basal, troisième segment rond.

Variations spécifiques

Larve:

Le genre *Pseudopannota* est relativement hétérogène. Les larves ne possèdent que peu de caractère en commun. C'est un des rares genres afrotropicaux qui soit divisé en deux sous-genres bien distincts. La forme des palpes maxillaires et surtout labiaux est très particulière, mais diffère de manière importante d'une espèce à l'autre. Les touffes de soies de la marge ventrale des protibias et protarses peuvent être présentes, réduites ou absentes. La dentition des griffes tarsales est extrêmement variable.

Adulte:

Les adultes ne sont connus que pour deux espèces africaines. Contrairement aux larves, les adultes présentent une grande homogénéité.

Distribution et écologie

Les deux espèces malgaches de *Pseudopannota* présentent des répartitions très différentes. *Pseudopannota vinckei* est l'une des espèces les plus abondantes des grandes rivières du Sud de Madagascar (bassin du Mandrare et du Manampanihy). Quelques individus ont été également capturés dans un nombre restreint de stations des Hauts-Plateaux et de la Côte est.

Pseudopannota camillae n'a été trouvé que dans une seule station de la Montagne d'Ambre. Une seule larve a été récoltée dans la station type en 1994. Une mission a été mise sur pied pour essayer de récolter des individus supplémentaires. Malgré plusieurs journées de prospection dans la station type et aux environs, une seule larve a été découverte. Il s'agit donc d'une espèce extrêmement rare et localisée.

Peu d'informations existent sur l'écologie des espèces de *Pseudopannota*. *Pseudopannota vinckei* est présent dans tous les types de rivières (de 0.2 m à 50 m de large), généralement de profondeur relativement faible (moins de 0.5 m) au courant moyen à rapide. Il ne s'agit toutefois probablement pas d'une espèce vivant directement dans le courant, mais plutôt sous ou à l'abri des cailloux comme *P. bertrandi* en Afrique. L'écologie de *Pseudopannota camillae* reste forcément très mal connue. Une des hypothèses qui a été avancée serait qu'il pourrait s'agir d'une espèce au moins partiellement hyporhéique. La forme des cerques et le fait que les deux larves capturées étaient sur le point d'émerger tendraient à confirmer cette hypothèse.

Bien qu'aucune donnée ne soit disponible sur les espèces malgaches, il est intéressant de signaler que le développement complet de la larve de *Pseudopannota bertrandi* peut s'effectuer en seulement deux semaines.

Problèmes

Comme nous l'avons déjà signalé, les différentes espèces de *Pseudopannota* présentent de très grandes différences morphologiques. Il n'existe que peu de caractères qui soient constants au sein du genre. Les espèces assignées au genre *Pseudopannota* semblent néanmoins former une lignée monophylétique, cette apparente hétérogénéité au sein du genre n'implique donc pas la création de nouveaux genres.

Principales références

- Demoulin, G. 1973. Ephéméroptères de Madagascar. Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg. 49:1-20.
Elouard, J.-M., M. T. Gillies, and J. Wuillot. 1990. Ephemeroptera from West Africa: the genus *Pseudopannota* (Baetidae). Revue d'Hydrobiologie Tropicale 23:27-39.
Gattolliat, J.-L. in press. A new species of *Pseudopannota* (Baetidae: Ephemeroptera) from Madagascar. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.
Waltz, R. D., and W. P. McCafferty. 1987. New genera of Baetidae (Ephemeroptera) from Africa. Proc. Entomol. Soc. Wash. 89:95-99.

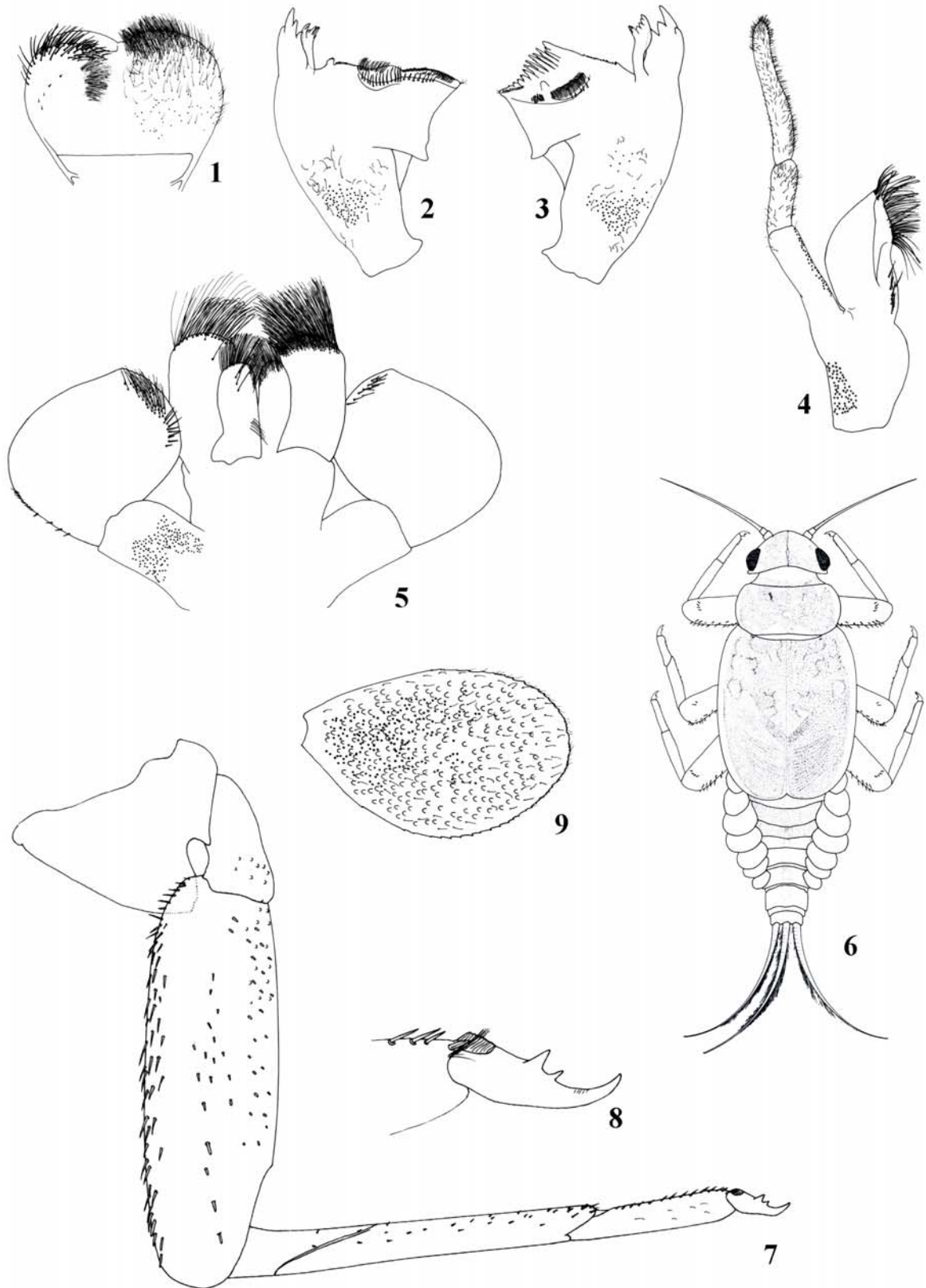


Planche V *Pseudopannota* spp: Structures larvaires: *P. camillae* Fig. 1 à 5, 7 à 9; *P. bertrandi* Fig. 6. 1 labre, 2 mandibule droite, 3 mandibule gauche, 4 maxille droite, 5 labium, 6 in toto (vue dorsale), 7 patte antérieure, 8 griffe tarsale, 9 4ième branchie. (Fig. 6 in Elouard, Gillies & Wuillot, 1990).

***Rheoptilum* Gattolliat, 2001**

Espèce type

Rheoptilum arni Gattolliat, 2001 (Madagascar)

Espèces incluses

Rheoptilum arni Gattolliat, 2001 (Madagascar)

Rheoptilum lokohensis Gattolliat, 2001 (Madagascar)

Identification rapide

Larve:

Larve de taille moyenne, pattes (Pl. W, Fig. 8) longues et fines avec une rangée de soies natatoires tout le long de la marge dorsale; tarses tournés d'un quart de tour; pièces buccales (Pl. W, Figs 1, 3 et 4) de type racleur avec les incisives des mandibules fusionnées et le labre très large; cerques extrêmement longs, paracerque réduit à un seul segment.

Adulte:

Aile antérieure (Pl. W, Fig. 10) avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales; aile postérieure (Pl. W, Fig. 11) avec un éperon bien développé sur la marge costale et deux veines longitudinales; gonopodes (Pl. W, Fig. 12) formés de 3 segments sans protubérance particulière.

Caractères génériques

Larve:

Tête: labre (Pl. W, Fig. 1) très large sans émargination medio-apicale, face dorsale avec une paire de soies submédianes et une rangée de très nombreuses soies subparallèle à la marge distale; mandibule droite (Pl. W, Fig. 3) avec les incisives fusionnées en deux dents, l'externe grande et renforcée latéralement et l'interne très réduite, prosthéca mince et simple, soies entre la prosthéca et la mola présentes; mandibule gauche (Pl. W, Fig. 4) avec un seul jeu d'incisives fusionné en une seule grande dent renforcée latéralement, prosthéca mince, soies entre la prosthéca et la mola présentes; maxilles (Pl. W, Fig. 6) assez robustes, palpe de trois segments, légèrement plus court que la galéa-lacinia; labium (Pl. W, Fig. 5) avec glosses légèrement plus courtes que les paraglosses, paraglosses allongées, arrondies apicalement avec plusieurs rangées de soies, palpe labial formé de trois segments, deuxième segment de forme conique nettement plus large apicalement, sans projection disto-latérale, troisième segment en forme de demi-lune, aussi large que l'apex du second segment.

Thorax: pattes (Pl. W, Fig. 8) longues et fines, tarses tournés d'un quart de tour, marge dorsale des fémurs, tibias et tarses avec une rangée de très nombreuses soies natatoires, marge ventrale des fémurs, tibias et tarses avec quelques minuscules soies; griffes tarsales avec deux rangées de cinq à six dents, deux soies subapicales présentes.

Abdomen: branchies (Pl. W, Fig. 9) présentes sur les segments 1 à 7 en position latérale, asymétriques, avec une trachéation réduite ou absente, marge lisse; marge postérieure des tergites avec des épines émoussées; sternites lisses; cerques extrêmement longs, paracerque réduit à un seul segment.

Adulte:

Aile antérieure (Pl. W, Fig. 10) avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales; aile postérieure (Pl. W, Fig. 11) avec un éperon bien développé sur la marge costale et deux veines longitudinales; gonopodes (Pl. W, Fig. 12) formés de 3 segments sans protubérance particulière; abdomen jaune pâle avec des taches brunes semblables à celles de la larve.

Variations spécifiques

Larve:

Les deux espèces de *Rheoptilum* sont très proches. Elles se distinguent néanmoins par plusieurs caractères: forme des soies de la rangée sub-dorsale des fémurs, trachéation des branchies, tergites chagrinés ou non. Lorsque les deux espèces sont présentes dans la même station, il est très facile de les distinguer car *Rheoptilum arni* a presque une fois et demi la taille de *R. lokohensis*.

Adulte:

Seuls les adultes de *Rheoptilum arni* sont connus; il est toutefois probable que les deux espèces seront difficiles à différencier. La taille et la coloration de l'abdomen pourront peut-être permettre une identification des espèces au moins au niveau local.

Distribution et écologie

La répartition du genre *Rheoptilum* est restreinte à la Côte est. *Rheoptilum arni* a été capturé dans les principaux bassins de la Côte est, il présente une répartition similaire à celle d'*Afroptiloides delphinae*. *Rheoptilum arni* peut être localement extrêmement abondant, c'est le cas notamment dans la station type (bassin de la Namorona) ou au Pont du Mangoro. *Rheoptilum lokohensis* n'a été trouvé que dans la région de Marojejy, où il est sympatrique avec *R. arni*. *Rheoptilum lokohensis* est également localement abondant.

Les larves de *Rheoptilum* présentent un degré très élevé de spécialisation: d'une part les pièces buccales sont transformées pour racler les diatomées sur le dessus des pierres, d'autre part la morphologie générale est adaptée aux courants très rapides. Les pièces buccales, avec les incisives des mandibules fusionnées en une dent en forme de sabre et un labre très large sans émargination, montrent les mêmes adaptations que *Cloeodes pseudogladus*, *Dabulamanzia gladius* et les espèces de *Xyrodromeus*. Comme nous l'avons déjà mentionné, ce type d'adaptation est apparu de manière indépendante dans différentes lignées.

Avec des pattes très longues, des tarsi tournés d'un quart de tour, des soies natatoires sur les marges dorsales, le paracercue complètement réduit, *Rheoptilum* possède toutes les caractéristiques des espèces rhéophiles, qui vivent sur le dessus des pierres ou sur les dalles rocheuses dans les secteurs où le courant est maximum. Il présente les mêmes adaptations que les taxa que Gillies (1991) désignait sous le terme de "two-tailed baetid".

Bien que de très nombreux pièges lumineux aient été effectués dans les stations où *Rheoptilum* est très fréquent, aucun adulte n'a été capturé, ce qui tend à montrer que les adultes de ce genre ont une activité diurne.

Problèmes

Les deux espèces de *Rheoptilum* sont très proches. L'identification spécifique peut s'avérer relativement difficile en particulier pour des individus de très petite taille.

Principales références

Gattolliat, J.-L. 2001. *Rheoptilum*: a new genus of two tailed Baetidae (Ephemeroptera) from Madagascar. Aquatic Insects 23:67-81.

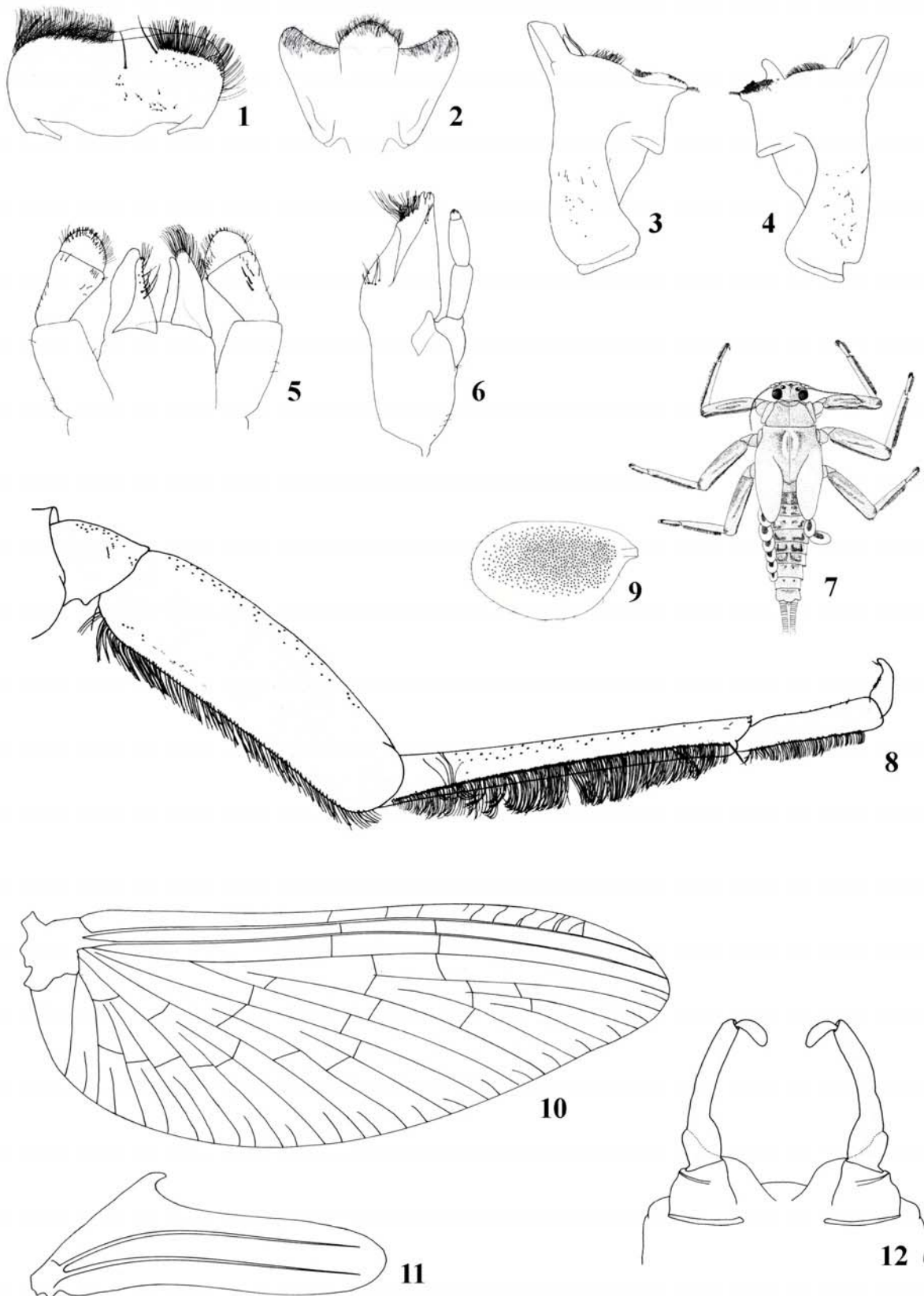


Planche W *Rheoptilum arni*: Structures larvaires et adultes. 1 labre, 2 hypopharynx, 3 mandibule droite, 4 mandibule gauche, 5 labium, 6 maxille gauche, 7 in toto (vue dorsale), 8 patte antérieure, 9 4ième branchie, 10 aile antérieure, 11a aile postérieure, 12 génitalia mâle.

Scutoptilum* Gattolliat, sous presse*Espèce type***Scutoptilum verrucosum* Gattolliat, sous presse (Madagascar)**Espèces incluses***Scutoptilum verrucosum* Gattolliat, sous presse (Madagascar)**Identification rapide***Larve:*

Larve de très petite taille; corps et tête couverts de verrues (Pl. X, Figs 7 et 8); tête quadrangulaire (Pl. X, Fig. 7); prothorax élargi latéralement en forme d'ailette, fourreaux alaires formant un bouclier sur le thorax et l'abdomen (Pl. X, Fig. 8); pattes (Pl. X, Fig. 9) courtes et trapues avec une rangée transversale de soies épineuses dans la partie apicale des fémurs, marge dorsale des fémurs avec une rangée de soies, elles sont courtes dans la partie proximale et longues et spatulée dans la partie distale; rangée de soies de la marge ventrale des tarsi se terminant par une soie hypertrophiée; pièces buccales de type racleur (Pl. X, Figs 1, 3 et 4); cerques assez courts, paracercue réduit à un seul segment (Pl. X, Fig. 8).

Adulte:

Inconnu.

Caractères génériques*Larve:*

Tête: forme générale quadrangulaire (Pl. X, Fig. 7), couverte de verrues; labre (Pl. X, Fig. 1) large sans émargination medio-apicale, face dorsale avec une paire de soies submédianes et une rangée de longues soies subparallèle à la marge distale; mandibule droite (Pl. X, Fig. 3) avec les incisives fusionnées en deux dents, l'externe grande et renforcée latéralement et l'interne très réduite, prosthéca mince et simple, soies entre la prosthéca et la mola présentes; mandibule gauche (Pl. X, Fig. 4) avec un jeu d'incisives fusionnées en une seule grande dent renforcée latéralement, prosthéca mince, soies entre la prosthéca et la mola présentes; maxilles assez robustes, palpe de deux segments, subégal en longueur à la galéa-lacinia; labium (Pl. X, Fig. 6) avec les glosses légèrement plus courtes que les paraglosses, glosses élancées, paraglosses allongées, arrondies apicalement avec plusieurs rangées de soies, palpe labial formé de trois segments, deuxième segment nettement élargi apicalement mais sans projection disto-latérale, troisième segment de dimension réduite.

Thorax: pattes (Pl. X, Fig. 9) trapues avec une rangée transversale de soies spatulées dans la partie apicale des fémurs, marge dorsale des fémurs avec une rangée de petites soies se terminant par un ensemble de grandes soies spatulées, marge ventrale des fémurs avec quelques petites soies pointues; marge ventrale des tarsi avec une rangée de soies se terminant avec une soie hypertrophiée; griffes tarsales (Pl. X, Fig. 10) avec deux rangées de dents, les apicales de grande taille, deux soies subapicales présentes. Prothorax (Pl. X, Fig. 8) se terminant latéralement par deux fines ailettes; fourreaux alaires (Pl. X, Fig. 8) de grande dimension formant une sorte de bouclier sur le thorax et la première partie de l'abdomen; fourreaux alaires postérieurs présents.

Abdomen: branchies (Pl. X, Fig. 11) présentes sur les segments 1 à 7 en position latérale, asymétriques, avec une trachéation très réduite, marge lisse; marge postérieure des tergites (Pl. X, Fig. 12) avec des épines émoussées nettement séparées les unes des autres; cerques assez courts, paracercue réduit à un seul segment (Pl. X, Fig. 8).

Adulte:

Inconnu.

Variations spécifiques

Larve:

Une seule espèce de *Scutoptilum* est connue pour l'instant. La larve de *Scutoptilum verrucosum* présente tellement de caractères atypiques qu'il est difficile d'anticiper et de savoir, s'il devait exister une deuxième espèce, quels seraient les caractères spécifiques et génériques

Adulte:

Inconnu

Distribution et écologie

Scutoptilum verrucosum semble n'être présent que dans un bassin du Nord-est de Madagascar (région de Marojejy, bassin de l'Ampary), où il a été récolté dans seulement deux stations. Vu sa taille extrêmement réduite, il est toutefois possible qu'il soit présent dans d'autres stations déjà prospectées sans que nous ne l'ayons récolté.

Les deux stations où *Scutoptilum verrucosum* a été récolté se trouvent en forêt primaire, sans aucune fréquentation humaine. Les rivières ont une largeur comprise entre 0.5 et 7 m, une profondeur variant entre 0.05 et 0.6 m, le courant est moyen à rapide (0.3 à 1 m/s). Le substrat est relativement hétérogène, formé de dalles rocheuses, de rochers, de graviers et de bois morts; nous ne savons pas dans lequel de ces milieux vivent les larves de *Scutoptilum*. Comme les imagos sont encore inconnus, il n'est a priori pas possible de savoir si les pièges lumineux effectués dans ces stations ont permis d'en capturer. Toutefois il ne semble pas que des Baetidae de très petite taille aient été capturés dans cette région. Au vu de la rareté de *Scutoptilum verrucosum*, il serait prématuré d'en déduire qu'il vole de jour.

Problèmes

Le genre monospécifique *Scutoptilum* est tellement particulier qu'il est immédiatement reconnaissable. Le seul problème réside dans sa taille extrêmement réduite qui le rend difficile à capturer sur le terrain.

Principales références

Gattolliat, J.-L. in press. Two new genera of Baetidae (Ephemeroptera) from Madagascar. Aquatic Insects.

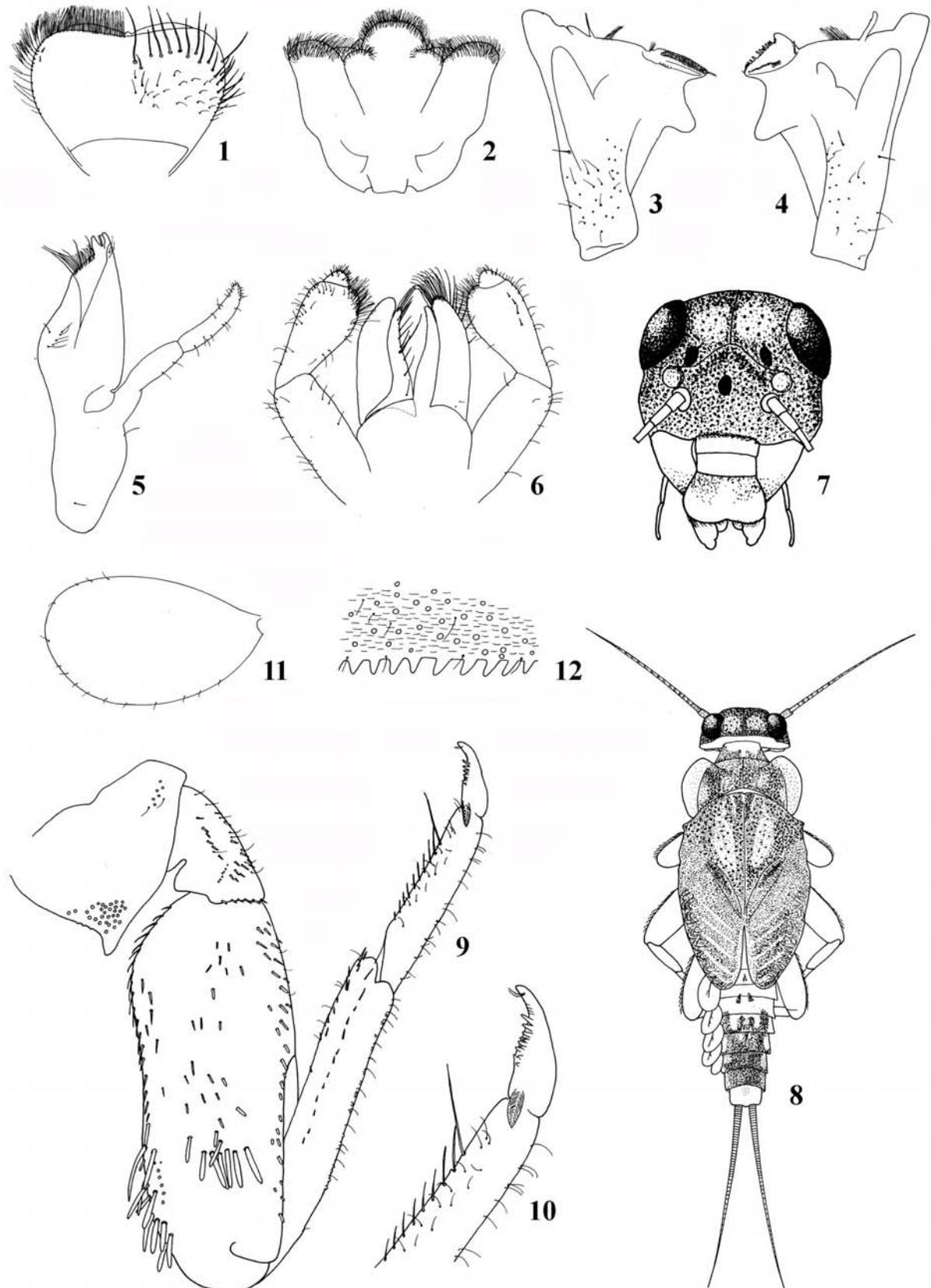


Planche X *Scutoptilum verrucosum*: Structures larvaires. 1 labre, 2 hypopharynx, 3 mandibule droite, 4 mandibule gauche, 5 maxille gauche, 6 labium, 7 tête (vue frontale), 8 in toto (vue dorsale), 9 patte antérieure, 10 griffe tarsale, 11 4ième branchie, 12 marge postérieure du 4^{ième} tergite.

***Xyrodromeus* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997**

Espèce type

Xyrodromeus africanus Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997 (Kenya)

Espèces incluses

Xyrodromeus africanus Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997 (Kenya)

Xyrodromeus latipalpus Gattolliat (Madagascar)

Xyrodromeus namarona Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997 (Madagascar)

Xyrodromeus modestus Gattolliat (Madagascar)

Xyrodromeus sartorii Gattolliat (Madagascar)

Identification rapide

Larve:

Larve de taille moyenne; pièces buccales de type racleur (Pl. Y, Figs 1 à 4) avec les incisives des mandibules fusionnées et le labre très large; pattes (Pl. Y, Fig. 7) sans rangées de soies natatoires sur la marge dorsale; griffe tarsale (Pl. Y, Fig. 8) avec une seule rangée de dents; cerques moyennement longs, paracerbe nettement plus court que les cerques.

Adulte:

Aile antérieure (Pl. Y, Fig. 10) avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales; aile postérieure (Pl. Y, Fig. 11) avec deux éperons sur la marge costale et deux veines longitudinales; gonopodes (Pl. Y, Fig. 12) formés de 3 segments sans protubérance particulière.

Caractères génériques

Larve:

Tête: labre (Pl. Y, Fig. 1) plus large que long sans émargination medio-apicale, face dorsale avec une paire de soies submédianes et une rangée de soies subparallèle à la marge distale; mandibules (Pl. Y, Figs 3 et 4) avec les incisives fusionnées en une grande dent renforcée latéralement, prosthéca mince et simple, soies entre la prosthéca et la mola présentes; maxilles (Pl. Y, Fig. 5) assez robustes, palpe de deux segments, plus long que la galéa-lacinia; labium (Pl. Y, Fig. 6) avec glosses égales aux paraglosses, paraglosses allongées, arrondies apicalement avec plusieurs rangées de soies, palpe labial formé de trois segments, deuxième segment avec une projection disto-latérale plus ou moins bien marquée, troisième segment assez réduit, plus large que long.

Thorax: Pattes (Pl. Y, Fig. 7) avec la marge dorsale des fémurs avec des soies assez robustes, marges dorsales des tibias et tarses avec au plus quelques courtes soies, marge ventrale des fémurs, tibias et tarses avec quelques petites soies; griffes tarsales (Pl. Y, Fig. 8) avec une seule rangée de dents, deux soies subapicales présentes.

Abdomen: branchies (Pl. Y, Fig. 9) présentes sur les segments 1 à 7 (parfois 2 à 7) en position latérale, asymétriques, avec trachéation assez développée, marge crénelée; marge postérieure des tergites avec des épines émoussées; marge postérieure des sternites lisse; cerques moyennement longs, paracerbe nettement plus court que les cerques.

Adulte:

Aile antérieure (Pl. Y, Fig. 10) avec une seule intercalaire entre les nervures longitudinales; aile postérieure (Pl. Y, Fig. 11) avec deux éperons sur la marge costale et deux veines longitudinales; gonopodes (Pl. Y, Fig. 12) formés de 3 segments sans protubérance particulière, troisième segment allongé avec une des marges légèrement concave.

Variations spécifiques

Larve:

Les quatre espèces malgaches se différencient par le degré de spécialisation des pièces buccales. Nous pouvons observer une co-évolution entre la largeur du labre, la largeur de l'hypopharynx et le degrés de développement de la projection disto-latérale du deuxième segment du palpe labial. *Xyrodromeus sartorii* se différencie assez nettement des autres espèces notamment par l'absence de la première paire de branchies et la rangée de soies interrompue sur la marge dorsale des fémurs.

Adulte:

Seul les adultes de *Xyrodromeus namarona* sont connus. Comme il est déjà quasiment impossible de les différencier des adultes des genres voisins (*Afroptilum* par exemple), il est donc très probable que les adultes de *Xyrodromeus* ne puissent être déterminés au niveau spécifique.

Distribution et écologie

Le genre *Xyrodromeus* fait partie des quatre genres les plus abondants de Madagascar. Il est présent dans presque toutes les stations prospectées, exception faite des grands bassins de la Côte ouest. *Xyrodromeus namarona* et *X. sartorii* possèdent une répartition très large qui englobe presque toutes les stations où le genre est présent. A l'inverse, *Xyrodromeus modestus* et *X. latipalpus* semblent avoir une distribution nettement plus limitée (quelques stations de la région de Marojejy).

Les larves de *Xyrodromeus* possèdent probablement les pièces buccales les plus adaptées pour racler les diatomées sur le dessus des pierres: les incisives des mandibules sont totalement fusionnées en une dent en forme de sabre et le labre est très large et sans émargination. Les larves de *Xyrodromeus* sont très ubiquistes; elles sont abondantes dans tous les types de rivières du moment qu'elles trouvent un substrat sur lequel elles peuvent récolter des diatomées.

Problèmes

Si les larves ne posent pas de problèmes de détermination tant générique que spécifique, il n'en va pas de même pour les adultes. Il est en effet impossible d'attribuer de manière catégorique une imago à *Xyrodromeus* plutôt qu'à *Afroptilum* et inversement.

Principales références

Gattolliat, J.-L. in press. Three new Malagasy species of *Xyrodromeus* (Ephemeroptera: Baetidae) with the first generic description of the adults. *Revue Suisse Zool.*
 Lugo-Ortiz, C. R., and W. P. McCafferty. 1997. New Afrotropical genus of Baetidae (Insecta: Ephemeroptera) with bladelike mandibles. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 133:41-6.

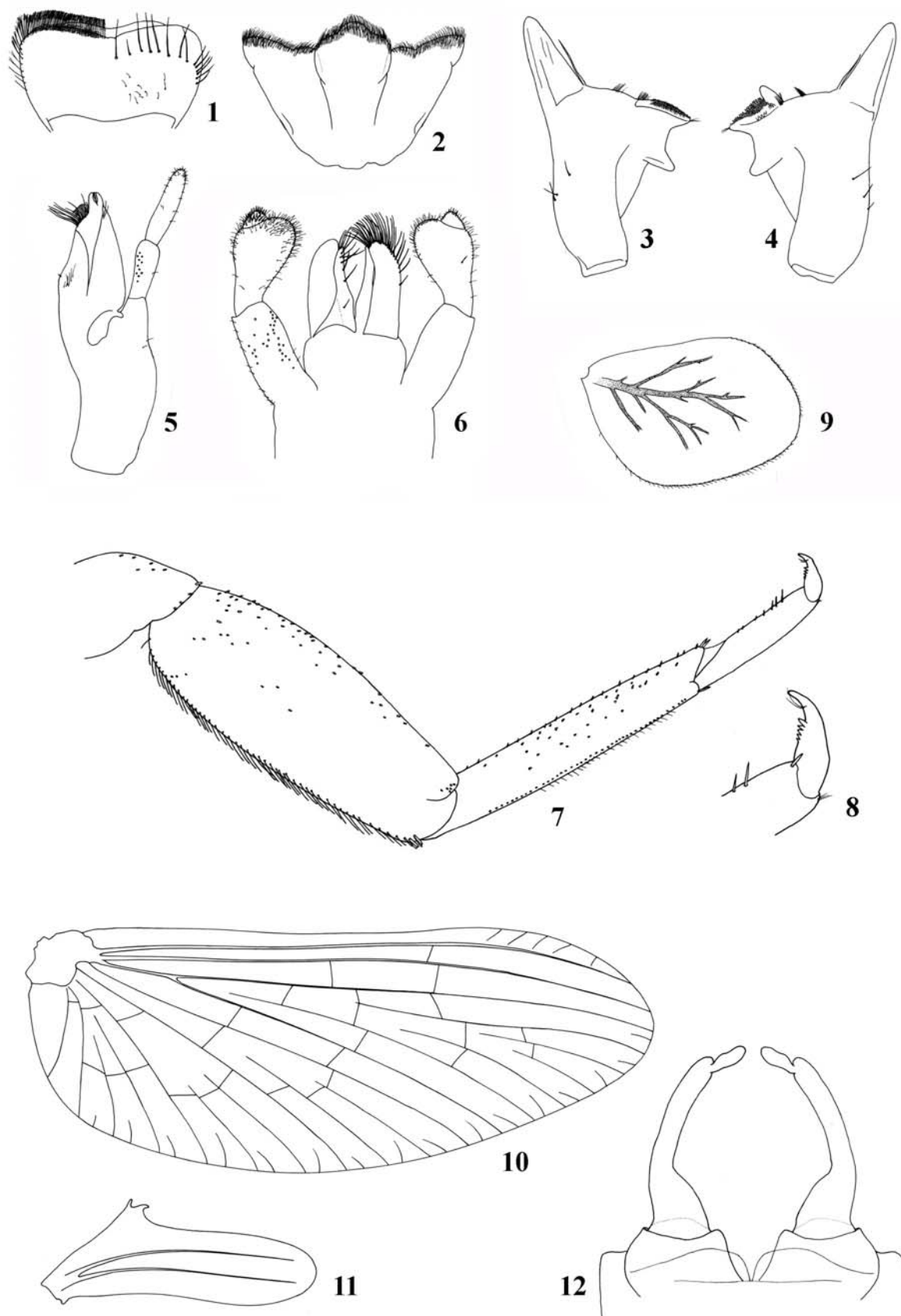


Planche Y *Xyrodromeus* spp: Structures larvaires et adultes: *X. latipalpus* Figs 1 à 8; *X. namarona* Figs 10 à 12. 1 labre, 2 hypopharynx, 3 mandibule droite, 4 mandibule gauche, 5 maxille droite, 6 labium, 7 patte antérieure, 8 griffe tarsale, 9 4ième branchie, 10 aile antérieure, 11 aile postérieure, 12 génitalia mâle.

Clé de détermination

Stade larvaire

1. - Branchies 1 à 5 doubles; marges latérales des tergites 8 et 9 avec des épines; segment 2 et 3 du palpe labial de forme conique, apicalement tronqué (Pl. G, Fig. 6); griffes tarsales (Pl. G, Fig. 8) longues et fines avec deux rangées de très nombreuses dents.

Cloeon

- Toutes les branchies simples; ensemble des autres caractères non présents.

2.

2. - Paracerque réduit à un seul segment.

3.

- Paracerque normal ou réduit mais toujours formé de plusieurs segments.

6.

3. - Fémur avec une rangée transverse de fortes soies (Pl. X, Fig. 9); tête de forme quadrangulaire (Pl. X, Fig. 7); prothorax se terminant latéralement en fine ailette (Pl. X, Fig. 8).

Scutoptilum

- Ensemble des caractères non présents

4.

4. - Branchies abdominales en position ventrale (Pl. B, Fig. 1); branchies annexes à la base des procoxas (Pl. A, Fig. 7); palpe maxillaire bifide transformé en branchies annexes (Pl. A, Fig. 5).

Afrobaetodes

- Branchies abdominales en position latérale; pas de branchies annexes.

5.

5. - Pièces buccales de type racleur (labre large, incisives fusionnées en dent en forme de sabre) (Pl. W, Figs 1 à 4); rangée ventrale de soies des protarses se terminant par une soie au plus légèrement plus longue que les autres (Pl. W, Fig. 8).

Rheoptilum

- Pièces buccales non modifiées (Pl. C, Figs 1 à 4); rangée ventrale de soies des protarses se terminant par une soie hyperdéveloppée (Pl. C, Fig. 9).

Afroptiloides

6. - Palpe labial formé de deux segments; deuxième segment toujours hypertrophié (Pl. V, Fig. 5).

7.

- Palpe labial formé de trois segments; deuxième segment avec ou sans projection latérale mais jamais hypertrophié; troisième segment généralement réduit.

8.

7. - Palpe maxillaire (Pl. V, Fig. 4) formé de trois segments extrêmement développés; fourreaux alaires (Pl. V, Fig. 6) au moins partiellement fusionnés; griffes tarsales avec des dents (Pl. V, Fig. 8).

Pseudopannnota

- Palpe maxillaire formé de deux segments très réduits; fourreaux alaires complètement indépendants; pattes sans soie; griffes tarsales sans dents.

Mutelocloeon

8. – Second segment du palpe labial avec une projection disto-latérale (Pl. Q, Figs 8 à 12).

9.

– Second segment du palpe labial sans projection disto-latérale.

13.

9. - Projection du deuxième segment du palpe labial quadrangulaire (Pl. J, Fig. 6a); labre (Pl. J, Fig. 1) pentagonal avec les marges latérales rectilignes et la marge distale concave; mandibules (Pl. J, Figs 3 et 4) massives avec deux jeux d'incisives très nettement séparés.

Demoulinia

- Projection du deuxième segment du palpe labial triangulaire; labre arrondi; mandibules ne présentant pas ces caractéristiques.

10.

10. - Tête large et massive (Pl. M, Figs 1 et 2); mandibules (Pl. M, Figs 5 et 6) très puissantes avec les incisives et les molars formés de fortes dents émoussées; pattes relativement courtes (Pl. M, Fig. 9); griffes courtes (Pl. M, Fig. 10).

Edmulmeatus

- Tête et mandibules ne présentant pas d'adaptation particulière; pattes plus ou moins allongées; griffes tarsales plus ou moins allongées.

11.

11. - Dernier segment du palpe maxillaire avec une invagination nettement marquée (Pl. Q, Fig. 5); griffes tarsales (Pl. R, Fig. 2) avec une seule rangée de dents non réduites.

Labiobaetis

- Dernier segment du palpe maxillaire sans invagination; griffe tarsale avec deux rangées de dents, petites voire complètement régressées.

12.

12. - Deuxième segment du palpe labial apicalement arrondi (Pl. I, Fig. 6); griffes tarsales moyennement allongées (Pl. I, Fig. 8).

Delouardus

- Deuxième segment du palpe labial apicalement pointu (Pl. E, Fig. 6); griffes tarsales longues et fines (Pl. E, Fig. 8).

Cheleocloeon

13. - Face supérieure des fémurs avec une rangée transverse subapicale de très fortes soies (Pl. L, Fig. 7).

Echinopus

- Face supérieure des fémurs sans rangée transverse de soies

14.

14. - Larve de forme trapue (Pl. F, Fig. 13); marge dorsale des fémurs avec un nombre réduit de soies (moins de 10 soies) (Pl. F, Fig. 10; Pl. H, Fig. 10); tibia et tarse paraissant fusionnés ou partiellement fusionnés (Pl. F, Fig. 10; Pl. H, Fig. 10); arc de soies dans la partie proximale des tibias (Pl. F, Fig. 10; Pl. H, Fig. 11).

15.

- Larve de forme allongée; marge dorsale des fémurs avec un grand nombre de soies (plus de 20 soies); tibia et tarse indépendants; sans arc de soies dans la partie proximale des tibias.

16.

15. - Griffes tarsales édentées (Pl. F, Fig. 10); grand arc de très longues soies sur les fémurs, tibias et tarses (Pl. F, Fig. 10); sternites 2 à 6 avec deux rangées symétriques de soies (microscope).

Cloeodes

- Griffes tarsales avec une rangée de dents (Pl. H, Fig. 12); petit arc de soies présent uniquement sur les tibias; sternites sans rangée symétrique de soies.

Dabulamanzia* et *Nesydemius

16. - Labre en forme de capuche (Pl. T, Figs 1 et 7); profémur avec une forte expansion dorso-latérale (Pl. T, Fig. 8); protarse se terminant en pointe (Pl. T, Fig. 8).

Nesoptiloides

- Labre non transformé; profémur sans expansion dorso-latérale; protarse ne se terminant pas en pointe.

17.

17. - Labre trilobé (Pl. N, Fig. 1); mandibules (Pl. N, Figs 2 et 3) élancées avec les incisives et les molars formées de dents acérées; couronne des maxilles avec des dents longues et fines (Pl. N, Fig. 4).

Guloptiloides

- Labre bilobé avec ou sans émargination; mandibules avec les incisives et les molars ne présentant pas ces adaptations; couronne des maxilles avec des dents courtes et trapues.

18.

18. - Labre (Pl. P, Fig. 1) avec une émargination large et profonde en forme de U; première paire de pattes (Pl. P, Fig. 11) couvertes de très nombreuses petites soies sur la face ventrale.

Herbrossus

- Labre avec ou sans émargination, mais pas en forme de U; pattes couvertes de rares soies sur la face ventrale.

19.

19. - Rangée de très nombreuses longues soies sur la marge dorsale des tibias et tarses.

Dicentropitulum

- Marge dorsale des tibias et tarses avec au plus une rangée de minuscules soies.

20.

20. - Incisives (Pl. Y, Figs 3 et 4) fusionnées en une seule dent en forme de lame; labre (Pl. Y, Fig. 1) avec la marge distale sans émargination; griffe tarsale (Pl. Y, Fig. 8) avec une seule rangée de dents.

Xyrodromeus

- Incisives non fusionnées (Pl. D, Figs 3 et 4); labre (Pl. D, Fig. 1) arrondi avec une émargination bien marquée; griffe tarsale (Pl. D, Fig. 8) avec deux rangées de dents.

Afroptilum

Stade imaginal⁹

1. - Une seule intercalaire entre les veines longitudinales de l'aile antérieure. 2.
- Deux intercalaires entre les veines longitudinales de l'aile antérieure. 14.
2. - Nervures Sc et R2 avec une tache noire à mi-longueur (Pl. O, Fig. 6); aile postérieure (Pl. O, Fig. 7) avec trois nervures longitudinales et avec long éperon en forme de crochet sur la marge costale.

Guloptiloides

- Aile antérieure sans tache noire bien marquée; aile postérieure avec un nombre de nervures et une forme de l'éperon variables. 3.
3. - Gonopodes formés de deux segments (Pl. S, Figs 1 à 3).

Mutelocloeon et Bugilliesia

- Gonopodes formés de trois segments. 4.
4. - Deuxième segment des gonopodes avec une protubérance bien marquée (Pl. H, Fig. 15). 5.
- Deuxième segment des gonopodes sans protubérance. 6.
5. - Aile postérieure (Pl. H, Fig. 14) toujours présente avec un seul éperon le long de la marge costale et trois veines longitudinales.

Dabulamanzia

- Aile postérieure (Pl. B, Figs 3, 5 et 6) présente ou absente, avec ou sans éperon le long de la marge costale et deux veines longitudinales.

Afrobaetodes

6. - Aile postérieure présente. 7.
- Aile postérieure absente. 11.
7. - Aile postérieure avec deux éperons le long de la marge costale (Pl. D, Fig. 12; Pl. Y, Fig. 11). 8.
- Aile postérieure avec un seul éperon le long de la marge costale. 10.
8. - Aile postérieure avec deux veines longitudinales (Pl. D, Fig. 12; Pl. Y, Fig. 11).
Afroptilum, Xyrodromeus, Dicentropitulum (p.p.)
- Aile postérieure avec trois veines longitudinales et des veinules longitudinales (Pl. P, Fig. 15; Pl. K, Fig. 11). 9.

⁹ De nombreux caractères portent sur les génitalia des imagos mâles. Les femelles et les subimagos de la plupart des genres ne peuvent donc pas être déterminés à l'aide de cette clé.

9. - Aile postérieure avec les deux éperons bien marqués, proches l'un de l'autre (Pl. P, Fig. 15).

Herbrossus

- Aile postérieure avec les deux petits éperons nettement séparés l'un de l'autre (Pl. K, Fig. 11).

***Dicentropitulum* (p. p.)**

10. - Aile antérieure et parfois postérieure totalement ou partiellement de couleur ambrée; aile postérieure avec un solide éperon très développé (Pl. T, Fig. 11); corps de très grande taille.

Nesoptiloides

- Ailes antérieure et postérieure hyalines, éperon de l'aile postérieure de taille normale (Pl. W, Fig. 11).

Cheleocloeon* (p. p.), *Rheoptilum

11. - Plaque entre les gonopodes présente; troisième segment des gonopodes de petites taille, en forme de virgule (Pl. G, Fig. 11). Femelles avec la partie costale de l'aile antérieure colorée avec des dessins variant entre les différentes espèces (Pl. G, Fig. 10).

Cloeon

- Plaque entre les gonopodes absente. Femelles avec l'aile antérieure complètement hyaline.
12.

12. - Dernier segment des gonopodes en forme de crochet.

Demoulinia

- Dernier segment de forme allongée.

13.

13 - Protubérance sur le métanotum (Pl. F, Fig. 14).

***Cloeodes* (p.p.)**

- Protubérance sur le métanotum absente

***Edmulmeatus*, *Cheleocloeon* (p. p.)**

14. - Dernier segment des gonopodes nettement plus long que large.

***Cloeodes* (p.p.)**

- Dernier segment des gonopodes aussi long que large.

15.

15. - Aile postérieure présente ou absente; plaque sclérifiée entre les gonopodes présente (Pl. R, Figs 8 et 9); pattes sans épine ou pointe.

Labiobaetis

- Aile postérieure absente; plaque sclérifiée entre les gonopodes absente; coxa avec une épine bien marquée au milieu de face ventrale, fémurs terminés par deux pointes.

Pseudopannota

C. Phylogénie des Baetidae Afro-malgaches

1 Introduction aux notions de phylogénie

La phylogénie peut être définie comme l'étude du cours historique de la formation et de l'évolution des espèces animales et végétales, autrement dit, comme la généalogie des espèces. Elle répond à un besoin humain de nommer les êtres vivants, de les classer et de comprendre l'histoire de la vie. La systématique phylogénétique est directement liée aux notions d'hérédité des caractères et aux mécanismes de spéciation.

1.1 Historique¹⁰

Au cours de l'histoire des sciences, de très nombreux types classifications ont été proposés. Ils peuvent se baser sur des critères de taille, de forme générale ou simplement avoir une base utilitaire. Deux types de logique ont été utilisés: la **logique divise** et la **logique agglomérative**. L'ensemble des espèces peut être divisé selon des caractères prédéfinis, puis en itérant l'opération sur chacun des groupes obtenus jusqu'à aboutir au niveau des espèces. L'autre principe consiste à procéder par agglomération des espèces ou taxa les plus similaires, puis continuer en utilisant les groupes nouvellement définis.

Carl von **Linné** (1707-1778) a réuni les espèces les plus semblables au sein de genres et a défini ainsi la nomenclature binomiale. Il a divisé le monde du vivant en sept niveaux hiérarchiques (règne, classe, ordre, famille, genre et espèce) correspondant aux différentes itérations du processus de division. Linné a donc utilisé pour sa classification les deux types de logique: logique divise pour les niveaux supragénériques et logique agglomérative pour les espèces.

Avec Charles **Darwin** (1809-1882), c'est une véritable révolution qui se met en marche. Avant Darwin, la variation au sein de l'espèce était considérée comme négligeable, il était donc nécessaire de faire appel à une instruction extérieure pour expliquer la transformation des êtres (l'essence qui précède l'existence). A l'inverse, Darwin considère les individus comme étant variables entre eux et que l'espèce n'est en définitif que la moyenne des écarts entre les individus. Il a introduit une notion fondamentale pour comprendre à la fois leur **évolution des espèces** et leur stabilité: le processus de **sélection naturelle**. Selon le lieu, le moment et les conditions environnementales, certains individus seront favorisés aux dépens d'autres qui ne présentent pas les mêmes caractéristiques. Ils laisseront donc plus de descendance que les variants compétiteurs. Les populations évoluent selon des pressions de sélection différentes entre les générations et les lieux. La notion d'héritabilité des caractères est définie, même si on n'en connaît pas encore les mécanismes. Il en découle que la ressemblance entre espèces est due aux caractères hérités d'un ancêtre commun. En remontant le cours de l'histoire du vivant en se basant sur le maximum de ressemblances des espèces apparentées, nous possédons dès lors un outil puissant pour construire une classification naturelle basée sur le développement généalogique.

Si les bases étaient posées pour construire une classification traduisant l'histoire de la vie, la méthode faisait encore défaut. Il régnait notamment une grande confusion entre les notions de généalogie et de phylogénie. Vers la moitié du vingtième siècle, trois approches de la systématique se sont développées en tentant de lui donner ce cadre théorique qui lui manquait. Il s'agit de la systématique évolutionniste (Huxley, Mayr et Simpson), la systématique

¹⁰ D'après Lecointre & Le Guyader, 2001 et Matile, Tassy & Goujet, 1987

phénétique (Sokal, Cain, Sneath et Camin) et la systématique phylogénétique ou cladistique (Hennig).

La **systématique évolutive** se base sur la généalogie (qui descend de qui) et sur la ressemblance entre taxa. L'établissement des classifications se fait à l'aide de grades. Un grade peut être défini comme le degré général d'organisation atteint par un groupe à une période donnée. Il correspond également à l'ensemble des êtres vivants qui font partie d'un tel groupe. Pour évaluer le niveau de progrès ou de perfection évolutive qui définit le grade, la systématique évolutive utilise quatre critères principaux: la discontinuité morphologique, la niche adaptative, la richesse en espèces et la monophylie minimale. Il découle de ces critères qu'un groupe formé de nombreuses espèces occupent un rang plus élevé qu'un groupe pauvre en espèces, et que les groupes qui forment un grade descendent nécessairement d'un même ancêtre, mais que ce clade ne comprend pas obligatoirement tous les descendants.

La **systématique phénétique** ou **taxonomie numérique** élabore une classification où tous les taxa sont identifiés et classés sur la base de leur ressemblance générale (similitude globale). La phénétique prend en compte le maximum de caractères disponibles sans tenir compte de leur signification évolutive. Les différences entre tous les caractères de deux taxa sont mesurées globalement à l'aide d'une variable continue. La distance de chaque couple de taxons est inscrite dans une matrice et une classification est construite à partir de ces données. Les bases de la **systématique phylogénétique** ou **cladistique** ont été posées par Willy **Hennig** en 1950. Elle se base sur deux principes fondamentaux: d'une part la monophylie stricte des groupes taxonomiques (appelés clades), et d'autre part sur le partage de caractères dérivés par les taxa formant le clade (synapomorphie). Les concepts et les implications de la cladistique seront détaillés ultérieurement.

Après plusieurs décennies d'obscurantisme et de dogmatisme, une forme de consensus s'est établie. La systématique évolutive a fini par admettre le concept fondamental de la synapomorphie. D'autre part, la cladistique a en grande partie adopté les techniques informatisées de la phénétique. Dans ce travail, nous opterons pour une approche cladistique de la systématique. Cette approche est sans doute la plus exigeante, mais elle est également la plus performante et la plus couramment utilisée actuellement pour des analyses basées sur des caractères morphologiques. C'est surtout la seule qui permette de déboucher sur une reconstruction phylogénétique de la systématique.

1.2 La systématique phylogénétique et l'analyse cladistique¹¹

L'analyse cladistique est une méthode d'analyse des caractères s'appuyant sur la séquence évolutive de leurs transformations, donc sur la polarité des caractères. Le but de cette analyse est d'établir une classification qui soit unique, qui reflète l'histoire de la vie et les relations de parenté entre les organismes. Elle vise donc à construire la phylogénie d'un ensemble de taxa en se basant sur l'état primitif ou dérivé de leurs caractères.

L'analyse cladistique et l'étude phylogénétique impliquent l'usage d'un certain nombre de termes. Un grand nombre d'entre eux ont un sens différent suivant la conception ou le système de classification adopté; il est donc utile de clarifier le sens que nous souhaitons leur donner:

Caractères: Le caractère désigne tout attribut utilisé pour reconnaître, décrire ou différencier les taxa. Un caractère présente deux ou plusieurs **états**, l'état du caractère est la formulation de ce que l'on trouve de discriminant au sein de l'échantillon. Définir la polarité d'un caractère

¹¹ D'après Kitching, Forey, Humpries & Williams, 1998 et Matile, Tassy & Goujet, 1987

revient à désigner quel est l'état qui est primitif ou ancestral (**plésiomorphe**) et celui qui est dérivé (**apomorphe**). La notion d'apomorphie et de plésiomorphie est toujours relative au groupe ou au nœud étudié. Lorsqu'une apomorphie (respectivement une plésiomorphie) n'est présente que dans un taxon, elle est désignée alors par le terme de **autapomorphie** (respectivement **autoplésiomorphie**). A l'inverse, lorsqu'une apomorphie (respectivement une plésiomorphie) est partagée par plusieurs taxa, on parle alors de **synapomorphie** (respectivement **symplésiomorphie**). En cladistique, seules les synapomorphies sont utilisées comme signe de parenté. Deux caractères sont dits **congruents** lorsqu'ils discriminent les mêmes groupes de taxa. Ils sont dits **cohérents**, lorsqu'ils déterminent des groupes de taxa indépendants entre eux.

Le terme d'**homologie** ou de **caractères homologues** sera utilisé avec une extrême parcimonie dans ce travail. Historiquement, le terme d'homologie est probablement celui qui a pris le plus grand nombre de signification. Au XIX^{ème} siècle, on considérait comme homologues deux structures qui, prises dans des êtres différents, conservent la même organisation fondamentale. Il s'agit d'une homologie de position dont on peut tirer des liens de parenté: on parle dans ce cas d'homologie primaire. L'homologie revêt un autre sens en cladistique; elle est considérée comme une similarité entre plusieurs espèces, d'organes ou de parties d'organes, lorsque l'on peut présumer que cette correspondance provient de l'héritage d'un ancêtre commun. Il s'agit alors d'homologie secondaire ou d'homologie de filiation. Selon Neslon (1994), la notion d'homologie peut être considérée comme étant synonyme du concept hennigien de synapomorphie.

A l'inverse de l'homologie, l'**homoplasie** est une similarité observée chez différentes espèces, d'organes, de parties d'organes ou de séquences d'ADN, lorsque l'on peut présumer que cette correspondance ne provient pas de l'héritage d'un ancêtre commun. Dans le cas d'une homoplasie, les ressemblances ne sont pas dues à une ascendance directe; elles ne permettent donc pas la reconstruction d'une lignée. L'homoplasie n'est pas toujours détectable a priori, elle peut être révélée par l'arbre le plus parcimonieux. Dans le cas des caractères morphologiques, l'analyse fine des caractères et de leur homologie primaire permet souvent de détecter des homoplasies. Celles qui n'auront pas été décelées a priori seront révélées par l'arbre le plus parcimonieux. En l'absence de preuve contraire, deux caractères similaires sont présumés homologues. On distingue quatre cas principaux d'homoplasie: l'analogie, la convergence, le parallélisme et la réversion. On désigne par **analogie** le cas où des caractères ressemblants, mais non homologues, remplissent les mêmes fonctions biologiques. Il y a **convergence** lorsqu'une ressemblance apparaît indépendamment dans différents taxa; par conséquent, lorsqu'il y a convergence, le caractère n'est pas hérité de l'espèce ancestrale. Une convergence apparue chez des taxons proches parents est appelée **parallélisme**. Le parallélisme est donc un cas particulier de la convergence. On parle de **réversion** lorsque, dans une série de transformation, un état transformé d'un caractère retourne secondairement à un état semblable à l'état initial.

Dendrogramme: Le dendrogramme est un schéma (arbre) qui exprime les liens entre les taxons sous la forme d'une succession de branchements. Les liens qui relient entre eux des sommets sont appelés **branches**. Les sommets internes sont appelés *nœuds*; les sommets externes sont appelés **taxa terminaux**, OTU ou encore **unités évolutives** (UE). Il n'existe qu'un seul chemin pour relier deux sommets; le dendrogramme n'est donc ni un réseau ni un graphe cyclique. Un dendrogramme est dit **enraciné** lorsque l'origine ou racine a été définie. La racine est le segment de branche en amont du nœud du rang le plus important, définissant le groupe extérieur (**outgroup** ou **extragroupe**), les autres taxa sont considérés comme faisant partie du groupe intérieur (**ingroup** ou **intragroupe**). Comme nous le verrons par la

suite, la racine est un point de référence pour l'interprétation de la polarité des caractères : les états de caractères de l'outgroup sont généralement considérés comme plésiomorphes, les états qui en diffèrent sont apomorphes. Un dendrogramme est dit *résolu* lorsque chaque branche non terminale se divise de manière dichotomique. En revanche, lorsque certains nœuds sont le point de rencontre de plus de trois branches, on parle d'un dendrogramme **irrésolu** ou partiellement irrésolu. Les cladogrammes et les phénogrammes sont des dendrogrammes de type particulier construits selon des règles qui leur sont propres (analyse cladistique ou phénétique).

Groupes: Un ensemble d'OTU est appelé un *groupe*. Un groupe est dit **monophylétique** (ou strictement monophylétique) lorsque ce groupe contient l'ancêtre le plus récent ainsi que tous ses descendants et eux seulement. Les groupes monophylétiques s'appuient sur une ou plusieurs synapomorphies. Dans le cadre d'une analyse cladistique, nous ne devrions tenir compte que des groupes monophylétiques. Un groupe monophylétique est appelé clade. Un groupe est dit **paraphylétique** lorsqu'il ne contient qu'une partie d'un groupe monophylétique; c'est notamment le cas lorsqu'un groupe contient l'ancêtre le plus récent et seulement une partie des descendants. La plupart des groupes paraphylétiques s'appuie sur des symplesiomorphies. Un groupe paraphylétique est appelé grade. Un groupe **polyphétique** est basé sur des convergences ou sur des caractères homoplasiques; il est donc formé par des taxa qui n'ont pas de lien direct et dont l'ancêtre commun ne possède pas l'état du ou des caractères qui les réunissent.

La systématique cladistique s'appuie sur un certain nombre de principes tirés en grande partie de la théorie de l'évolution et de l'héritabilité des caractères. Le premier principe peut paraître trivial mais il est d'une importance capitale; il stipule que pour tous les organismes à reproduction sexuée, il n'existe qu'une seule histoire généalogique et par conséquent qu'une seule phylogénie. L'héritabilité des caractères implique que les caractères sont transmis au sein d'une lignée, cela signifie donc que les espèces filles possèdent au moins une partie des caractères de l'espèce ancestrale; ces caractères sont la preuve d'une ascendance commune et peuvent être utilisés pour reconstruire une phylogénie. Lors d'un processus de spéciation, les caractères sont hérités tels quels ou modifiés. Il en découle qu'au sein d'un groupe d'espèces apparentées, il existe une répartition en mosaïque des états primitifs et évolués des caractères. Cette répartition est appelée évolution en mosaïque ou hétérobathie.

Les relations de parenté entre taxa sont établies en se basant sur la distance qui sépare deux taxa de leur plus proche ancêtre commun. Ainsi deux taxa sont considérés comme les plus proches parents (groupe-frère) si leur plus proche ancêtre commun n'est commun à aucun autre taxon. Dans les faits, il n'est pas possible de connaître l'ancêtre commun; par contre, il est possible de connaître certains des caractères qu'il possède à l'aide des synapomorphies qui définissent le groupe.

1.3 Du cladogramme à la reconstruction phylogénétique¹²

La construction d'une classification phylogénétique a pour but de résoudre un problème phylogénétique. Il y a donc à la base de cette classification une question. C'est de cette

¹² D'après Wiley, Siegel-Causey, Brooks & Funk, 1991; Lipscomb, 1998 et Lecointre & Le Guyader, 2001

question que dépend le choix du groupe d'intérêt (ingroup) et du groupe de référence (outgroup).

Une fois que le choix de l'échantillon des organismes à inclure dans l'analyse a été fait, il faut définir les caractères qui seront utilisés lors de l'analyse; cela implique notamment de choisir si un caractère peut avoir plusieurs états ou s'il s'agit de plusieurs caractères à deux états.

L'étape suivante consiste à établir une matrice des caractères avec les taxa en ligne et les caractères en colonnes. Deux problèmes essentiels apparaissent lors du codage: d'une part établir la polarité des caractères donc de distinguer l'état plésiomorphe de l'état apomorphe, d'autre part savoir comment on va coder un caractère lorsque le caractère n'est pas présent chez un taxon. S'il existait un critère infaillible pour identifier les synapomorphies, les analyses phylogénétiques seraient toujours exactes. Il existe néanmoins un certain nombre de critères pour différencier les plésiomorphies des apomorphies. Deux d'entre eux ne sont toutefois pas (ou extrêmement ponctuellement) applicables dans le cadre de cette étude. Il s'agit du critère embryologique basé sur la loi de la recapitulation de Haeckel (lors du développement ontogénique d'un organisme, l'ordre d'apparition des caractères correspond à celui de l'évolution) et du critère paléontologique (basé sur les états des caractères chez les espèces fossiles). La comparaison entre l'état d'un caractère au sein d'un groupe et son état dans l'outgroup permet généralement de connaître la polarité du caractère. Si l'état du caractère est le même au sein de l'outgroup et de l'ingroup, il s'agit de l'état plésiomorphe. Si l'état du caractère n'est rencontré qu'à l'intérieur de l'ingroup, l'état est considéré comme apomorphe.

Plusieurs critères peuvent être utilisés au sein même de l'ingroup. Il s'agit notamment du critère de corrélation: si certains caractères sont étroitement liés entre eux, la connaissance de la polarité d'un d'entre eux peut permettre de déduire celle des autres. Le critère de complexité est plus difficile à appliquer; il stipule que si les états d'un caractère peuvent être disposés en une série de complexité croissante, alors il est vraisemblable que l'état le plus simple est plésiomorphe. Ce critère s'avère tout à fait applicable lorsque l'augmentation de la complexité résulte d'une adaptation à une écologie particulière. Par contre, l'évolution générale au sein d'une lignée (tout du moins chez les éphémères) aurait tendance à aller vers la simplification, donc à l'encontre de ce critère. Le dernier critère applicable à un ingroup doit aussi être appliqué avec circonspection. Il postule que, lorsqu'un état d'un caractère est très répandu au sein d'un groupe étudié et que l'autre est plus rare, c'est l'état le plus répandu qui a statistiquement le plus de chance d'avoir été hérité de l'ancêtre commun, donc d'être plésiomorphe. En fait, ce n'est généralement qu'en appliquant plusieurs de ces critères qu'on augmente la probabilité de trouver la polarité juste d'un caractère.

Des arbres sont construits à partir de la liste des taxa retenus. Comme le nombre d'arbres possibles est lié de manière exponentielle au nombre de taxa, il n'est donc très rapidement plus possible d'explorer tous les arbres. En cladistique, le ou les arbres retenus sont les plus parcimonieux, c'est à dire ceux qui nécessitent le minimum d'événements évolutifs. Les méthodes qui permettent de trouver le ou les arbres les plus parcimonieux seront exposés ultérieurement. Lorsque plusieurs arbres également parcimonieux sont obtenus, il existe plusieurs méthodes pour construire un arbre consensus; ces méthodes seront également exposées ultérieurement.

Le ou les cladogrammes obtenus peuvent-ils être considérés comme des reconstructions phylogénétiques? Généralement la réponse est non. Le cladogramme n'est que l'expression des relations de parentés entre les taxa terminaux à partir de l'analyse cladistique. Pour qu'une telle représentation puisse être considérée comme une reconstruction phylogénétique, il est nécessaire d'introduire un certain nombre d'hypothèses de nature évolutive (Darlu, 1999). Le concept de descendance avec des modifications héréditaires ponctuelles doit être formulé de

manière explicite. La racine doit être localisée soit par l'utilisation d'outgroups soit par la polarisation des caractères. Les caractères et les taxa doivent être choisis selon des critères précis. Les taxa doivent être suffisamment proches pour permettre une analyse correcte. Les caractères doivent posséder une variation interspécifique suffisante, mais pas de polymorphismes intraspécifiques. De plus ils ne doivent pas présenter trop d'homoplasies. L'histoire des caractères sélectionnés doit restituer de manière aussi fidèle que possible la phylogénie des taxa. Ces caractères doivent avoir été polarisés a priori. Lorsqu'un caractère se présente sous plus de deux états, de nombreuses hypothèses peuvent être formulées sur la manière de passer d'un état à l'autre. Ces hypothèses doivent correspondre à l'histoire évolutive des taxa. Il peut être également nécessaire d'émettre des hypothèses sur le coût de certains passages d'un état à un autre. Postuler une équivalence de coût de toutes les transformations constituent également une hypothèse qui doit être justifiée.

L'une des hypothèses qui sous-tend les méthodes de reconstruction phylogénétique est que tous les caractères sont indépendants les uns des autres. Lorsque plusieurs caractères sont distribués de manière identique. Ils sont interprétés comme étant la conséquence d'une même histoire évolutive. Or, il arrive que plusieurs caractères soient liés entre eux, en particulier, s'ils résultent d'une même adaptation morphologique ou physiologique. Il n'y a donc pas dans ce cas une égalité pondérale entre les différents caractères.

L'arbre phylogénétique doit permettre de différencier a posteriori les ressemblances héritées d'un ancêtre commun (homologies) des homoplasies.

Les buts d'une reconstruction phylogénétique ne se limitent pas à vouloir reconstruire un arbre aussi proche que possible de l'histoire des taxa, mais également à estimer la manière dont les transformations des caractères se répartissent dans l'arbre.

1.4 Les outils de la cladistique¹³

1.4.1 Méthodes pour trouver l'arbre le plus parcimonieux

Seule une partie des méthodes est présentée ci-dessous.

a) L'argumentation hennigienne

Cette méthode a été décrite par Hennig en 1966. Elle se base sur l'information fournie de manière individuelle par chacun des caractères. Elle prend comme point de départ un arbre complètement irrésolu, les groupes sont formés manuellement sur la base de la possession commune d'apomorphies. Cette méthode n'est applicable que pour des matrices de très petites tailles et ne présentant que peu de conflits entre les caractères. Les limites de cette méthode apparaissent dès que le nombre de taxa ou de caractères augmente.

b) Les méthodes exactes

Deux méthodes sont considérées comme exactes, dans la mesure où elles permettent de connaître de manière certaine le ou les arbres les plus courts: il s'agit de la méthode exhaustive et de la méthode du branch-and-bound. La méthode exhaustive revient à construire tous les arbres possibles à partir des taxa de la matrice, d'en calculer leur longueur et de prendre le ou les arbres les plus courts. Comme le nombre d'arbres possibles augmentent de manière exponentielle avec le nombre de taxa, cette méthode est, elle aussi, rapidement inapplicable.

¹³ D'après Kitching, Forey, Humpries & Williams, 1998; Wiley, Siegel-Causey, Brooks & Funk, 1991 et Lipscomb, 1998

La méthode du branch-and-bound consiste à construire un arbre de référence raisonnablement court. Tous les arbres possibles sont ensuite construits, dès qu'un arbre en construction dépasse la longueur de l'arbre témoin, cette voie est immédiatement abandonnée. Lorsqu'un arbre totalement construit est plus court que l'arbre témoin, il remplace ce dernier et devient la référence. Cette méthode est plus économique que la méthode exhaustive, puisqu'il n'est plus nécessaire de construire tous les arbres. Le choix de l'arbre initial est primordial; plus l'arbre initial sera court moins il sera nécessaire de construire d'arbres. Cette méthode peut néanmoins s'avérer inapplicable, lorsque le nombre de taxa est trop grand.

c) Les méthodes heuristiques ou approximatives

Il s'agit de méthodes basées sur le maximum de vraisemblance. La méthode de recherche de l'arbre le plus parcimonieux procède de la même manière que des topographes rechercheraient le point le plus haut d'une région donnée (le point culminant équivaut à l'arbre le plus parcimonieux). La difficulté réside à ne pas tomber sur un maximum local. Le problème est d'autant plus épineux que le paysage est accidenté (ou que les maximums locaux sont abondants). Pour contourner au moins partiellement cette difficulté, il est nécessaire de faire plusieurs analyses partant d'arbres topologiquement distincts.

La méthode de **stepwise addition** part d'un arbre initial formé des trois taxa les plus proches. On ajoute ensuite les taxa un à un de telle manière à obtenir à chaque addition de taxon l'arbre le plus court. Malgré les améliorations ultérieures dont elle a fait l'objet, cette méthode ne permet généralement que de découvrir un maximum local. Il est en effet impossible de revenir en arrière une fois qu'une topologie a été initiée.

En pratique, l'addition de séquences ne permet pas de trouver l'arbre le plus parcimonieux. Cependant, il est possible de procéder à un certain nombre de réarrangements prédéfinis des arbres afin s'approcher de l'arbre le plus parcimonieux. Dans le cas de la méthode du **branch swapping**, les branches d'un arbre sont réarrangées afin d'obtenir la topologie la plus courte. Il existe trois types de branch swapping:

- l'inversion des plus proches voisins (NNI = nearest neighbor interchange). Chaque branche interne détermine quatre groupes de taxa, soit deux à chaque bout. La méthode NNI consiste à inverser deux des quatre groupes et à choisir le cladogramme le plus court.
- l'élagage et la greffe d'un sous-arbre (SPR = subtree pruning and regrafting). Une des branches internes de l'arbre est coupée, déterminant ainsi un arbre principal et un sous arbre. Le sous-arbre est rattaché à chacune des branches de l'arbre principal. Les longueurs des arbres ainsi créés sont comparées à celle de l'arbre initial. Seul les arbres les plus parcimonieux sont retenus.
- la bissection et reconnection de l'arbre initial (TBR = tree bisection and reconnection). Le principe est le même que le SPR sauf que le sous-arbre est réenraciné avant d'être rattaché à l'arbre principal.

La méthode TBR est la plus efficace, mais également celle qui demande le plus de temps. Quelle que soit la méthode choisie, plus le nombre de swapping est élevé, plus on a de chance de découvrir l'arbre le plus parcimonieux, mais également plus le processus de calcul sera long.

1.4.2 Construction de l'arbre consensus

Les différentes analyses cladistiques donnent souvent plusieurs cladogrammes équiparcimonieux. Il n'est généralement pas possible de choisir parmi tous ces arbres celui qui est le plus vraisemblable. Il peut être intéressant de construire un cladogramme qui reflète à la fois les nœuds qui sont stables (l'information qui est commune entre les différents

cladogramme) et les conflits. Il existe pour cela plusieurs techniques de construction de l'arbre consensus. Les plus utilisés sont le consensus strict et le consensus majoritaire. Dans le cas du consensus strict, seuls les nœuds qui sont communs à tous les arbres équiparcimonieux sont conservés; les autres nœuds sont considérés comme irrésolus. Le consensus majoritaire prend en compte non seulement les nœuds qui sont identiques dans l'ensemble des cladogrammes équiparcimonieux mais également les nœuds qui se trouvent dans la majorité de ces derniers. Les autres nœuds sont considérés comme irrésolus. L'arbre consensus est généralement moins parcimonieux que les arbres équiparcimonieux, car il est par définition moins bien résolu. Lorsque le nombre d'arbres également parcimonieux est très élevé, nous avons également construit un arbre consensus basé sur la majorité des arbres les plus parcimonieux; pour chacun des nœuds, un pourcentage indique la proportion d'arbres qui présente cette configuration. L'arbre consensus d'Adams est également régulièrement utilisé. Il donne un arbre consensus nettement mieux résolu qu'avec les deux techniques susmentionnées. Son utilisation est toutefois sujet à caution, car il ne conserve pas forcément tous les groupes monophylétiques de la matrice originale.

Les arbres consensus peuvent être également utilisés pour trouver un consensus entre différents arbres obtenus à partir de matrices de données différentes basées sur le même jeu de taxa (par exemple: matrices de caractères morphologiques et génétiques). Les arbres consensus sont également utilisés pour exprimer le résultat d'un bootstrap (voir ci-dessous)

1.4.3 Critères d'optimisation

Les critères d'optimisation définissent les contraintes imposées pour passer, pour un caractère donné, d'un état à un autre. Ils permettent donc de calculer la longueur d'un arbre. Ces critères d'optimisation doivent être déterminés avant la construction du cladogramme.

a) L'optimisation de Wagner

Elle se base sur deux postulats principaux:

- 1) Les caractères sont réversibles, de plus le coût pour passer de l'état primitif à l'état dérivé est le même que celui pour passer de l'état dérivé à l'état primitif.
- 2) Lorsque qu'un caractère a plus de deux états, le passage d'un état primitif à un état dérivé se fait nécessairement en passant par tous les intermédiaires, on parle alors de caractère additif. Cela signifie que pour passer de 0 à 2, il faut passer par l'état 1, le coût est donc de deux pas.

Il découle naturellement de ces deux postulats que l'arbre peut être enraciné sur n'importe quelle branche

b) L'optimisation de Fitch

L'optimisation de Fitch est similaire à celle de Wagner dans la mesure où elle permet la réversion et qu'elle considère que le coût pour passer de l'état primitif à l'état dérivé est le même que pour la transformation inverse. Elle en diffère néanmoins par le fait que les caractères ne sont pas additifs. Ainsi passer de 0 à 2 ne coûte qu'un seul pas, puisqu'il n'est pas nécessaire de passer par l'état 1.

c) L'optimisation de Dollo

Ce critère d'optimisation se base sur la loi érigée par Dollo en 1893, qui postule que la réversion vers un état ancestral spécialisé est quasiment impossible. Elle requiert donc que chaque synapomorphie ne doive apparaître qu'une seule fois dans un dendrogramme. La

synapomorphie peut par contre être réversible. Cette optimisation exige donc des prérequis importants et ne peut être appliquée que pour des apomorphies d'une certaine complexité.

c) L'optimisation de Camin-Sokal

A l'inverse de tous les autres critères, l'optimisation de Camin-Sokal postule qu'une fois un caractère acquis, il ne peut plus être perdu. Cela signifie qu'il ne peut y avoir de réversion et que toutes les homoplasies sont dues à des convergences. Comme dans le cas de l'optimisation de Dollo, l'optimisation de Camin-Sokal ne peut être appliquée qu'après avoir assumé un modèle d'évolution.

1.4.4 Statistique descriptive pour les cladogrammes

a) Longueur de l'arbre

La longueur d'un arbre est égale au nombre total minimum d'événements évolutifs ou changements d'état d'un caractère requis pour exprimer les relations entre les taxa au sein de l'arbre. La longueur d'un arbre est directement influencée par le nombre d'homoplasies qu'il contient: plus le nombre d'homoplasies sera élevé et plus le nombre de pas sera grand.

b) Indice de cohérence

Le nombre relatif d'homoplasie peut être calculé à l'aide de l'indice de cohérence (CI). Cet indice permet de connaître la manière dont les séries de transformation contenues dans le cladogramme correspond aux données de la matrice. Cet indice est donné par le nombre total d'état des caractères présents dans la matrice de données divisé par le nombre de changements d'états observés dans le cladogramme:

$$\text{CI} = \frac{\text{Nombre total de changements d'états des caractères contenu dans la matrice}}{\text{Nombre de pas du cladogramme}}$$

Lorsque qu'un cladogramme est entièrement cohérent avec la matrice de départ, il ne comporte aucune homoplasie et son CI est égal à 1. A l'inverse, plus le nombre d'homoplasies sera élevé plus le CI diminuera. L'indice de cohérence peut être également calculé pour chacun des caractères. Il est alors défini comme le nombre d'états d'un caractère divisé par la somme des changements de ce caractère dans la matrice. La somme des indices de cohérence de chacun des caractères n'est pas égal à l'indice de cohérence de l'arbre.

Le CI est un indice très couramment employé. Il souffre cependant d'un certain nombre de défauts. Le CI est directement influencé par le nombre d'autapomorphies contenues dans la matrice, une manière simple de résoudre ce problème est de supprimer les autapomorphies de la matrice. D'autre part, le CI est influencé négativement par la taille de la matrice, en particulier par le nombre de taxa.

c) Indice de rétention

L'indice de rétention permet également de mesurer la quantité relative d'homoplasies contenue dans un cladogramme. Il permet de connaître le nombre de similarités qui sont interprétées comme des synapomorphies. Il mesure le nombre de synapomorphies attendu d'après la matrice de données par rapport au nombre de synapomorphies réellement contenu dans le cladogramme.

$$\text{RI} = \frac{(\text{nb maximum de pas dans l'arbre} - \text{nombre de changements d'états dans le cladogramme})}{(\text{nb maximum de pas dans l'arbre} - \text{nombre de changements d'états dans la matrice})}$$

Comme pour l'indice de cohérence, l'indice de rétention peut être calculé pour chacun des caractères.

d) Bootstrap

La méthode du bootstrap est utilisée pour évaluer la robustesse d'un cladogramme en attribuant une valeur à chacun des nœuds. Cette méthode est surtout employée en phylogénie moléculaire. Le bootstrap procède à un tirage aléatoire des caractères avec remise en jeu du caractère tiré. On effectuera le même nombre de tirages que la matrice contient de caractères. La différence principale réside dans le fait qu'un caractère peut intervenir une ou plusieurs fois dans la nouvelle matrice de données, donc dans la construction du cladogramme, alors que d'autres peuvent ne pas être utilisés. Le cladogramme est construit avec une des méthodes que nous avons détaillées précédemment.

Ce processus de tirage est répété en général 1000 fois. On obtient à chaque fois un nouvel arbre qui peut être plus ou moins proche de l'arbre initial dont la longueur dépendra directement des caractères qui auront été tirés. Ils peuvent être davantage ou moins parcimonieux que le dendrogramme primitif. Le résultat est généralement représenté sous la forme d'un arbre consensus majoritaire. Une valeur est attribuée à chaque nœud; elle indique le pourcentage d'arbres issus du processus de tirage qui présente cette topologie. Cette méthode part du principe que plus le nombre de caractères qui soutient un regroupement donné est grand, plus la probabilité qu'ils soient présents dans le tirage aléatoire est élevée et donc plus grande sera la proportion d'arbres qui contiendra ce regroupement. Un nœud est dit robuste lorsque son pourcentage est élevé. Cette méthode permet de mettre en évidence quels sont les taxa et les groupes de taxa problématiques.

e) Jackknife

Le Jackknife crée une nouvelle matrice de données de taille inférieure à la matrice originale en prenant de manière aléatoire les lignes ou les colonnes de la matrice originelle, mais à la différence de la méthode du bootstrap, sans remise de l'élément après tirage. Un ou plusieurs caractères peuvent être ainsi soustraits à la matrice originelle. Tout comme le bootstrap, cette méthode met en évidence les nœuds les plus solides et les taxa problématiques.

2 Systématique des Baetidae afro-malgaches

Au sein de la famille des Baetidae, plusieurs classifications incluant un nombre très variable de lignées ont été proposées. Traditionnellement, les Baetidae étaient divisés en deux lignées suivant le nombre d'intercalaires des ailes antérieures (Kazlauskas, 1969 in Gillies, 1991a). D'autres caractères sont venus renforcer cette division binaire des Baetidae, notamment la présence d'une ou de deux rangées de dents sur les griffes tarsales larvaires (Riek, 1973; Landa & Soldán, 1985). Morihara et Edmunds (1980) soulignent que le nombre d'intercalaires des ailes antérieures peut être variable au sein d'un genre; leur argumentation s'appuie notamment sur le genre *Callibaetis*.

Gillies (1991a) montre que si l'on considère le genre *Callibaetis* comme faisant partie d'une lignée à part (la sous-famille monogénérique des Callibaetinae), le reste des Baetidae peut être séparé en deux lignées: les Baetinae et les Cloeoninae. En plus du nombre d'intercalaires et du nombre de rangées de denticules sur les griffes tarsales, Gillies reprend un caractère proposé par Demoulin (1964) pour la division des larves africaines de Baetidae: la présence/absence de soies entre la prosthéca et la mola des mandibules. Selon Edmunds (1972; 1979), la sous-famille des Baetinae aurait une origine néotropicale. Ces représentants seraient caractérisés par des ailes antérieures avec deux intercalaires, des griffes avec une seule rangée de denticules et l'absence de soie entre la prosthéca et la mola (Gillies, 1991a). En raison de la grande diversité des Cloeoninae en Afrique, Gillies (1991a) considère que son origine est probablement afro-tropicale. Cette sous-famille est caractérisée par des ailes antérieures avec une seule intercalaire, des griffes avec deux rangées de denticules et la présence de soies entre la prosthéca et la mola (présent au moins sur la mandibule droite). Gillies est conscient que cette classification n'est pas entièrement satisfaisante; il indique notamment que les deux lignées évoluent, de manière indépendante, vers une simplification (diminution du nombre de rangées de dents sur les griffes tarsales et réduction des intercalaires).

Ce n'est que grâce aux travaux de Waltz et McCafferty (Waltz & McCafferty, 1987a; d; b; 1989; Waltz *et al.*, 1994), puis de Lugo-Ortiz et McCafferty (1996e; b; c; f; 1997f; d; 1998a) que la classification des Baetidae va enfin perdre son côté à la fois réducteur et paraphylétique. De nombreux genres nouveaux vont être décrits, principalement pour des espèces dont l'attribution générique était erronée.

En se basant sur leur classification, la faune afro-malgache compte actuellement 6 lignées principales:

- Le complexe *Centroptiloides* (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998a): il reprend pour l'essentiel les critères et les genres de la sous-famille de Cloeoninae (Gillies, 1991a). Il se caractérise par des ailes antérieures avec une seule intercalaire et des griffes avec deux rangées de denticules. Il est restreint, sans autre justification, à la faune afrotropicale (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998a). Il inclut originellement les genres *Afroptilum*, *Barnumus*, *Centroptiloides*, *Dicentroptilum*, *Edmulmeatus*, *Herbrossus*, *Nesoptiloides*, *Peuhlella*, *Susua* et *Thraulobaetodes* (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998a). Ultérieurement, les genres *Cheleocloeon*, *Delouardus*, *Echinopus*, *Guloptiloides*, *Rheoptilum*, *Scutoptilum* et *Xyrodromeus* sont également considérés comme faisant partie de ce complexe (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1999; Gattolliat & Sartori, 2000b; Gattolliat, 2001b; in press b; c). D'autres genres possédant une seule intercalaire et deux rangées de dents n'ont pas été inclus dans ce complexe sans qu'aucune argumentation ne soutienne ce choix. Il s'agit notamment des genres *Afrobaetodes* et *Cloeon*.

- Le complexe *Bugilliesia* (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996b): Ce complexe regroupe des genres afrotropicaux ayant une importante protubérance à la base du deuxième segment des gonopodes. Le nombre de segments des gonopodes varie entre deux et trois. Ce complexe contient originellement les genres *Afrobaetodes*, *Bugilliesia*, *Kivua*, *Mutelocloeon*, *Potamocloeon* et *Rhithrocloeon*. Le genre *Cheleocloeon* a été inclus dans ce complexe (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997a; g; 1998b), puis exclus pour être mis dans le complexe *Centroptiloides* (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1999). Certains genres, tel *Dabulamanzia*, possèdent des gonopodes avec une protubérance, mais n'ont pas été inclus dans le complexe sans que ces cas soient discutés.

- Le complexe *Cloeodes* (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998f): Le statut du genre *Cloeodes* a été clarifié par Waltz et McCafferty (1987c; a; 1994). En se basant sur ces travaux, Lugo-Ortiz et McCafferty (1998f) ont regroupé autour de *Cloeodes* des genres possédant un arc de soies dans la partie proximale des tibias. Ce complexe pantropical inclut notamment les genres afrotropicaux *Crassabwa*, *Dabulamanzia* et *Nesydemius*. D'autres genres, en particulier afrotropicaux (*Demoulinia* et *Potamocloeon*), possèdent également cet arc de soies sur les tibias sans qu'ils soient inclus dans ce complexe.

- Le complexe *Baetis* (Waltz & McCafferty, 1987d): Parmi les genres caractérisés par des ailes antérieures avec deux intercalaires, une seule rangée de dents sur les griffes tarsales et l'absence de soies entre prosthéca et mola, Waltz et McCafferty (1987) ont regroupé au sein du complexe *Baetis* tous ceux qui possédaient un patch de soies sur la partie ventro-proximale des fémurs (villopore). Ce complexe regroupe à l'origine les genres *Acentrella*, *Baetiella*, *Baetis*, *Barbabaetis*, *Heterocloeon*, *Platybaetis* et *Pseudocloeon* (dans le sens *Labiobaetis*). Exception faite de l'Amérique du Sud, il peut être considéré comme cosmopolite (Lugo-Ortiz et al., 1999b). Les genres *Demoreptus*, *Gratia*, *Glossidion*, *Labiobaetis* et *Tanzaniella* ont été inclus ultérieurement dans ce complexe *Baetis* (Thomas, 1992; Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997f; c; 1998d). Seuls cinq genres afrotropicaux sont considérés comme faisant partie de ce complexe; il s'agit de *Baetis*, *Demoreptus*, *Glossidion*, *Labiobaetis* et *Tanzaniella*. La position phylogénétique des genres africains, qui étaient précédemment associés à *Baetis* mais qui ne possèdent pas de villopores n'a pas été redéfinie; c'est le cas notamment de *Pseudopannota* et d'*Ophelmatostoma*.

- Le complexe *Indobaetis* (Waltz et al., 1994): Parmi les genres qui ont été exclus du complexe *Baetis*, les genres *Alainites*, *Indobaetis* et *Takobia* se distinguent par un certain nombre d'apomorphies: paraprotectes se terminant en pointe, corps nettement comprimé latéralement et de nombreuses soies sur la face ventrale des glosses; ils forment ainsi une lignée phylogénétique claire (Waltz et al., 1994). Selon les mêmes auteurs, la position des genres *Dipheter* et *Nigrobaetis* ne peut toutefois pas être précisée, car ils ne possédaient pas les apomorphies susmentionnées, exception faite des soies sur la face dorsale des glosses chez *Nigrobaetis* (caractère que ces mêmes auteurs considèrent comme sujet à des homoplasies au sein des Baetidae). Se basant sur cette publication, Lugo-Ortiz et de Moor (2000a) considère que *Nigrobaetis* appartient au complexe *Indobaetis*.

- Le complexe *Cloeon*: De nombreux auteurs ont regroupé autour du genre *Cloeon* des lignées plus ou moins larges. Il est souvent fait référence au complexe *Cloeon*, aux Cloeonini ou encore aux Cloeoninae, sans qu'il soit possible en général de savoir de quelle classification il s'agit. Comme le genre *Cloeon* lui-même est présent en Afrique, il est trivial que le complexe *Cloeon* l'est aussi. Par contre, il est plus ardu de déterminer quels sont les autres genres qui y sont inclus. Les genres *Potamocloeon*, *Demoulinia* et *Rhithrocloeon* ont été érigés pour des

espèces précédemment attribuées au genre *Cloeon* ou *Centroptilum*. Leur position systématique n'a jamais été discutée.

Afin de réduire les confusions inhérentes aux multiples changements de niveaux taxonomiques des groupes, Kluge (1997) propose une nouvelle nomenclature mais aussi une nouvelle reconstruction phylogénétique des Baetidae. La famille des Baetidae (s.s.) rebaptisée Liberevenata se divise, selon le schéma ci-dessous, en trois niveaux taxonomiques. Cette reconstruction a été affinée ultérieurement, notamment en incluant une lignée pour le genre *Cloeodes* (Annexe 3, données non publiées accessibles sur internet).

1. Liberevenata

1.1 Palaeocloeoninae

1.2 Turbanoculata

1.2.1 Afroptilinae

1.2.2 Anteropatellata

1.2.2.1 Cloeoninae

1.2.2.2 Callibaetinae

1.2.2.3 Baetinae

La sous-famille des Palaeocloeoninae est monogénérique et monospécifique. Elle a été érigée pour des imagos fossiles retrouvés dans des résines datant du Crétacé supérieur. Il est donc logique que les genres actuels de Baetidae africaines appartiennent au groupe de sous-familles des Turbanoculata. Au sein des Turbanoculata, deux sous-familles sont reconnues: il s'agit des Afroptilinae et des Anteropatellata. Les Afroptilinae regroupent le genre *Afroptilum*, au sens de Gillies, 1990, et les genres afrotropicaux proches. Tous les autres genres appartiennent aux Anteropatellata. Ils se divisent en trois lignées: Cloeoninae, Callibaetinae et Baetinae telles qu'elles sont définies par Gillies (1991a).

Les Afroptilinae sont caractérisés au stade larvaire et imaginal par la suture tibio-patellaire présente seulement sur la seconde et troisième paires de pattes, ainsi que par des ailes antérieures avec une seule intercalaire. Les Anteropatellata ont, comme leur nom l'indique, des sutures tibio-patellaires sur toutes les paires de pattes et à tous les stades. Leurs ailes antérieures peuvent avoir une ou deux intercalaires. Kluge utilise également la forme des ébauches des gonopodes chez les larves matures comme critère de classification.

Le premier problème de cette classification réside dans le fait que le genre *Afroptilum* au sens de Gillies 1990 est polyphylétique. Il contient notamment des groupes, qui ont été par la suite élevé au niveau générique (*Dabulamanzia*, *Maliqua*...), qui possèdent des sutures tibio-patellaires sur les pattes antérieures.

D'autre part, l'interprétation des caractères et notamment de leur polarité est pour le moins audacieuse. Kluge (1997) considère l'absence de suture tibio-patellaire sur les protibias comme l'état plésiomorphique. La présence de cette suture chez les Anteropatellata serait le résultat d'une restauration secondaire, qui de plus apparaîtrait de manière indépendante dans plusieurs lignées. Il nous semble nettement plus probable que l'état primitif corresponde à la présence de cette suture et qu'elle se soit anastomosée de manière indépendante dans différentes lignées. Kluge (1997) indique également que les intercalaires simples de l'aile antérieure doivent être considérées comme plésiomorphiques, par conséquent que les intercalaires doubles représentent l'état dérivé. Cette polarisation va à l'encontre de l'évolution des ailes chez les Éphéméroptères qui tend vers la simplification et la réduction du nombre de

veines. D'autre part, il est possible d'observer au sein de certains genres (*Cloeodes* et *Callibaetis* par exemple) une réduction du nombre d'intercalaires.

Cette observation est notamment corroborée par les nombreux travaux de Gillies et de Lugo-Ortiz sur les Baetidae d'Amérique Centrale (Gillies, 1990b; Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996d). Ces arguments tendraient donc à prouver que la polarisation telle qu'elle est proposée par Kluge est erronée.

3. Application

L'analyse cladistique proposée a pour buts:

- de clarifier la position systématique des différents genres malgaches et africains
- de constituer des groupes de taxa et de connaître les apomorphies qui les caractérisent
- de tester la validité des différentes lignées proposées dans la littérature
- de déboucher sur une approche biogéographique pour mettre en évidence les relations entre la faune des Baetidae malgache et celle des autres plaques d'origine gondwanienne.

L'analyse cladistique et la reconstruction des cladogrammes ont été réalisées à l'aide du logiciel PAUP version 4.0b pour Mac (Swofford, 1998).

3.1 Le choix des unités systématiques

L'analyse cladistique porte sur l'ensemble des genres africains et malgaches de Baetidae, ainsi que quatre genres de Baetidae non afro-malgaches et deux out-groups pris dans des familles proches des Baetidae. Le choix de se focaliser sur les faunes africaine et malgache découle d'une constatation simple: tous les genres non endémiques à Madagascar sont présents en Afrique. De plus 75% d'entre eux ont une distribution limitée à Madagascar et à l'Afrique subsaharienne.

Tous les genres africains et malgaches, même ceux dont la validité est plus que discutable (*Nesydemius* et *Maliqua*), ont été inclus dans cette analyse. Le genre *Kivua* McCafferty et Lugo-Ortiz constitue la seule exception; c'est en effet l'unique genre pour lequel seul l'imago mâle est connue (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996b). Or, plus de 85% des caractères utilisés ne sont visibles qu'au stade larvaire, *Kivua* aurait trop de valeurs manquantes pour être inclus de manière satisfaisante dans notre analyse.

Au total, 40 genres afro-malgaches ont été inclus dans cette analyse (Annexe 4). Pour 29 d'entre eux, la larve et les imagos sont connues (seule l'imago femelle pour *Guloptiloides* et seule la subimago mâle pour *Edmulmeatus*). Pour chacun des genres, une seule espèce a été choisie. Le choix de l'espèce utilisée pour l'analyse cladistique a été déterminé par deux facteurs: il s'agit soit de l'une des espèces malgaches, soit de l'espèce type. L'avantage de choisir une espèce malgache est de pouvoir contrôler les caractères ambigus directement sur le matériel originel. La description du genre se base sur les caractères de l'espèce type; en cela, elle est donc un excellent candidat pour représenter les caractéristiques du genre. Le dernier critère qui intervient dans le choix de l'espèce est la connaissance des différents stades: il est préférable de prendre une espèce connue aux stades larvaire et imaginaires.

Comme la plupart des caractères utilisés ne varient pas au sein des genres, le choix de l'espèce représentative ne doit donc pas influencer de manière prépondérante le résultat de l'analyse.

Quatre genres de Baetidae, qui ne sont pas présents dans la région afro-malgache, ont été néanmoins inclus dans l'analyse; il s'agit des genres *Baetis* Leach (*Baetis fuscatus* Linné), *Callibaetis* Eaton (*Callibaetis floridanus* Banks), *Indocloeon* Müller-Liebenau (*Indocloeon primum* Müller-Liebenau), *Waltzoyphius* Lugo-Ortiz & McCafferty (*Waltzoyphius fasciatus* Lugo-Ortiz & McCafferty). Même si le concept actuel du genre *Baetis* a été très fortement restreint (Waltz et al., 1985; Waltz & McCafferty, 1987d; b; Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997c), il reste néanmoins le genre central d'une des plus importantes lignées baetidiennes. Sa présence dans cette analyse se justifie donc pleinement. Nous avons choisi, pour cette analyse, l'espèce type *Baetis fuscatus*, qui possède une répartition large en Europe. Les affinités du genre *Callibaetis* restent peu claires (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996d). Il possède toutefois

un nombre important de caractères primitifs qui laissent supposer qu'il occupe une position basale dans la phylogénie des Baetidae. Sa position dans le cladogramme peut donc être très informative sur la pertinence de notre analyse. Le genre *Indocloeon* présente d'importantes similitudes avec les genres afro-malgaches *Cheleocloeon* et *Delouardus*. Ce genre monospécifique a une répartition limitée au Sri-Lanka (Müller-Liebenau, 1982), il peut représenter de ce fait une composante orientale d'origine gondwanienne. *Waltzoyphius* est un genre monospécifique présentant une large répartition en Amérique du Sud. Il possède des caractéristiques peu courantes au sein des Baetidae (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1995). Toutefois, ces pièces buccales, en particulier ses mandibules, ont des caractéristiques communes avec celles du genre afro-malgache *Demoulinia*.

Ces quatre genres ne doivent pas être considérés comme des out-groups, mais comme des balises qui devraient nous aider à interpréter les différentes lignées dégagées par notre cladogramme. Elles sont également amenées à jouer un rôle important dans l'interprétation biogéographique du cladogramme. Le choix de ces 4 taxa comporte une part d'arbitraire; d'autres auraient également pu être inclus dans cette analyse.

Les familles des Siphonuridae et des Siphlaenigmatidae sont, comme nous l'avons déjà indiqué, les deux familles qui sont considérées comme les plus proches des Baetidae. Il en découle donc que les représentants de ces familles sont susceptibles de constituer d'excellents out-groups. La présence des Siphlaenigmatidae en Australie (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998c), par conséquent la description de *Siphlaenigma edmundsi* Lugo-Ortiz & McCafferty, s'étant révélée être une erreur, cette famille doit être considérée comme monospécifique. L'espèce type *Siphlaenigma janae* Penniket est donc utilisée comme outgroup. La systématique des Siphonuridae est encore relativement problématique, en particulier certaines sous-familles sont considérées par certains auteurs comme des familles à part entière. Pour contourner ce problème ainsi que pour des raisons d'accessibilité du matériel, nous avons choisi *Siphonurus* Eaton, le genre type de la famille de Siphonuridae, comme outgroup. Les caractères utilisés pour l'analyse varient peu au sein du genre *Siphonurus*, nous nous sommes néanmoins basés sur une espèce européenne: *S. aestivalis* (Eaton).

3.2 Le choix des caractères

Le choix des caractères joue un rôle déterminant dans la réussite de l'analyse cladistique à retracer les liens de parentés entre les taxa. Les caractères doivent présenter un maximum de variations tout en ayant un minimum d'homoplasies. Ils doivent être indépendants entre eux. Tous les caractères constants ou non informatifs (présent chez un seul OTU) ont été supprimés. Nous avons retenu 111 caractères (Annexe 5). La répartition entre caractères larvaires et adultes est très inégale: 93 caractères larvaires contre seulement 18 caractères adultes. Les pièces buccales et les pattes fournissent 70 % des caractères utilisés (près de 85% des caractères larvaires). Ceci pourrait être considéré comme un biais important, mais reflète surtout la grande diversité des adaptations possibles de ces organes. 21 caractères se rapportent aux mandibules, 14 au labium, 9 aux maxilles, 8 au labre et seulement 3 à l'hypopharynx. Le grand nombre de caractères liés aux mandibules s'explique par le degré d'adaptation important de ces pièces au régime alimentaire, mais aussi à la dissymétrie qu'il existe entre les mandibules gauche et droite. A l'inverse, la fonction de l'hypopharynx est la même quel que soit le régime alimentaire; il ne présente donc que peu de caractères utilisables.

Les caractères adultes portent essentiellement sur les ailes antérieures et postérieures, ainsi que sur les génitalia mâles. S'ils ne représentent que 15% du nombre total de caractères

utilisés, ils fournissent 75 % des caractères qui permettent de distinguer les Baetidae des Siphonuridae et des Siphonuridae. Nous avons essayé de trouver d'autres caractères chez les adultes, notamment en comparant la longueur relative des fémurs, tibias et tarses des pattes antérieures des imago mâles. Ces caractères n'ont toutefois pas donné les résultats escomptés. Si les différences semblent bien marquées entre certains taxa (par exemple dans la longueur relative des tarses), tous les intermédiaires existent rendant complètement arbitraire la division en classe.

Parmi les 111 caractères retenus, la majorité n'ont que deux états. Dans la mesure du possible, nous avons préféré considérer plusieurs caractères avec seulement deux états plutôt qu'un nombre réduit de caractères mais ayant de nombreux états. Ce choix facilite la polarisation des caractères. Lorsqu'un caractère a plus de deux états, il est généralement facile de déterminer quel est l'état primitif; par contre il est nettement plus ardu de savoir entre les caractères dérivés lequel est le plus dérivé. 39 caractères ont plus de 2 états: 25 ont 3 états, 12 ont 4 états et 2 ont 5 états.

L'autre étape cruciale consiste à ordonner et polariser les caractères. Le logiciel PAUP permet de polariser de trois manières différentes les caractères: méthode Dollo, méthode irréversible (Camin Sokal) ou en attribuant des poids différents pour passer de l'état primitif à l'état dérivé que pour la transformation inverse. Seules les méthodes Dollo et irréversible ont été utilisées pour cette analyse. 24 caractères ont été ordonnés selon la méthode Dollo. La méthode Dollo up ou down indique si la transformation se fait de 0 vers 1 ou de 1 vers 0; elle dépend simplement de la manière dont les états du caractère ont été codés. 40 caractères ont été considérés comme polarisés de manière irréversible. Parmi les 39 caractères qui comportent plus de 2 états, 16 ne sont ni ordonnés ni polarisés, 12 ne sont qu'ordonnés, 3 sont polarisés mais non ordonnés et 8 sont polarisés et ordonnés. Sur l'ensemble de la matrice, 35 caractères n'ont pu être ni polarisés ni ordonnés.

Nous avons pris l'option de donner à tous les caractères le même poids. Plusieurs alternatives étaient possibles. D'une part, nous aurions pu considérer que, le stade adulte étant très fortement sous représenté, ce biais pourrait être compensé par un poids supplémentaire. D'autre part, certains caractères liés à une adaptation particulière ne sont pas totalement indépendants; c'est le cas en particulier pour certains caractères liés directement à la vitesse du courant ou à un régime alimentaire particulier. Il aurait été possible de diminuer l'influence de ces caractères en leur donnant un poids moindre. Nous avons préféré ne pas pondérer les caractères pour ne pas augmenter la subjectivité de notre analyse: pourquoi donner un poids double plutôt que triple à un tel caractère par exemple? Doit-on pondérer les caractères qui sont strictement liés à une adaptation ou inclure également ceux qui le sont généralement? Notre choix nous permet de garder une certaine neutralité. Il est toutefois nécessaire de garder en tête les biais possibles que nous venons de signaler; ces derniers pourraient expliquer certains regroupements paraphylétiques.

3.3 Analyse cladistique

La matrice formée de 44 lignes et 111 colonnes a été utilisée pour les différentes analyses (Annexe 6). Les cladogrammes ont été obtenus à l'aide du logiciel PAUP version 4.0b pour Macintosh (Swofford, 1998). Nous avons procédé avec la même matrice de base à deux analyses distinctes: une première analyse "simple" avec tous les caractères non polarisés et

non ordonnés et une seconde analyse "polarisée et ordonnée" qui tient compte de la polarisation et de l'ordination des caractères (selon Annexe 7).

La taille de la matrice de base rend impossible l'utilisation d'une méthode exacte (exhaustive ou branch-and-bound) pour trouver l'arbre le plus parcimonieux. Nous avons donc dû utiliser une méthode heuristique, en l'occurrence la bissection et reconnection de l'arbre initial (TBR). Lorsque plusieurs arbres sont également parcimonieux, nous avons construit des arbres consensus à l'aide d'un consensus strict et d'un consensus majoritaire.

La longueur de l'arbre, ainsi que les indices de cohérence (CI) et de rétention (RI) ont été calculés.

Les méthodes du Bootstrap et du Jackknife ont été utilisées pour tester la solidité des nœuds des arbres obtenus. Ces méthodes sont surtout efficaces pour des données génétiques, mais nous avons quand même essayé de les appliquer à notre jeu de données. Chacun des tirages donne un arbre consensus. Nous avons construit un arbre consensus des arbres obtenus lors de chacun des cent tirages. Pour la méthode du Jackknife, nous avons pris 90 % des caractères de la matrice originelle; 11 caractères ont donc été éliminés aléatoirement lors de chaque tirage. L'arbre obtenu est le consensus majoritaire des 100 arbres consensus stricts obtenus lors de chacun des tirages.

3.4 Résultats

3.4.1 Analyse cladistique simple (non ordonnées ni polarisées)

Cette analyse donne 167 arbres également parcimonieux, d'une longueur de 680 pas (Annexe 8). L'arbre obtenu par un consensus majoritaire sur les 167 arbres les plus parcimonieux est représenté à la figure 14.

L'arbre qui serait mathématiquement le plus court possible avec les caractères donnés compteraient 166 pas, alors que l'arbre le plus long (arbre buissonnant) serait formé de 1159 pas.

Le CI des 167 arbres est de 0.244, alors que le RI est de 0.48.

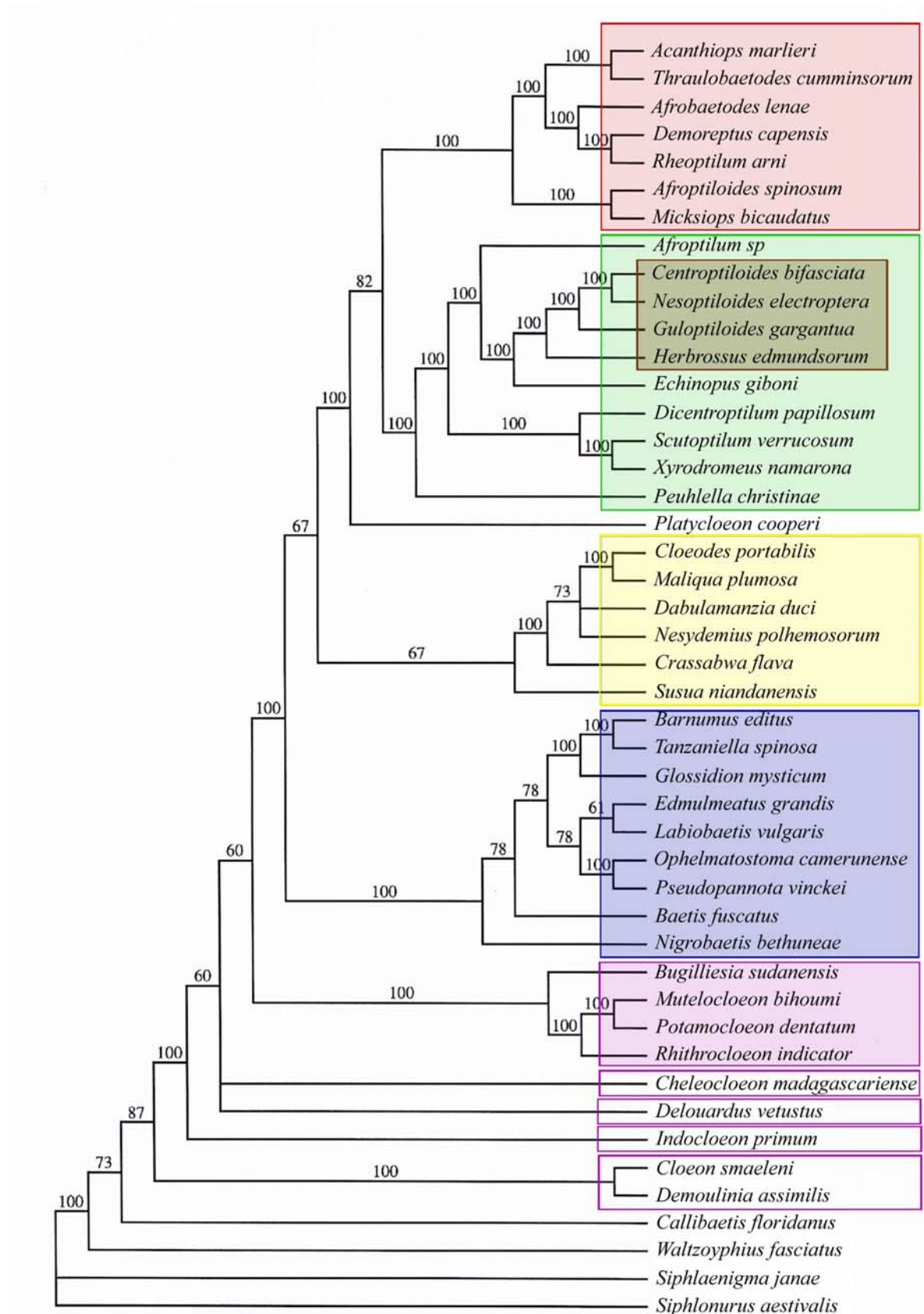


Figure 14: Arbre consensus majoritaire des 167 arbres les plus parcimonieux obtenus par l'analyse cladistique simple. Le nombre indique le pourcentage d'arbres qui présentent le regroupement concerné.

Cette analyse permet de mettre en évidence 5 groupes bien individualisés (pour la numérotation des nœuds et des branches, se référer à l'annexe 9):

1) Le groupe **rouge**:

- Il est formé de 7 OTU.
- Il est déterminé par le nœud 88.
- Groupe-frère du groupe vert
- Trois caractères soutiennent la branche 87-88:
 - car. 79 (marge postérieure du tergite 4 lisse)
 - car. 81 (marge distale des branchies lisse)
 - car. 90 (paracerque réduit à 1 ou 2 segments)

2) Le groupe **vert**:

- Il est formé de 10 OTU.
- Il est déterminé par le nœud 58.
- Groupe-frère du groupe rouge
- Quatre caractères soutiennent la branche 87-58:
 - car. 18 (protheca droite bifide)
 - car. 27 (marge externe des mandibules avec 1 soie perpendiculaire)
 - car. 58 (fémur avec une rangée subdorsale de soies présente)
 - car. 61 (marge dorsale des tibias avec des courtes soies)

3) Le groupe **jaune**:

- Il est formé de 6 OTU.
- Il est déterminé par le nœud 84.
- Groupe-frère du groupe (rouge+vert+*Platycloeon cooperi*)
- Quatre caractères soutiennent la branche 85-84:
 - car. 70 (tailles des dents très développées)
 - car. 71 (1 ou 2 dents hyperdéveloppées)
 - car. 93 (pterostigma avec 3-5 intercalaires)
 - car. 102 (3^{ième} segment des gonopodes en haricot)

Au sein du groupe jaune, un sous-groupe déterminé par la branche 84-83 se démarque nettement. Il est formé par 5 OTU et est soutenu par les caractères suivants:

- car. 3 (labre avec une rangée dorso-distale de 4-6 soies)
- car. 39 (apex dernier segment du palpe maxillaire pointu)
- car. 40 (soies épineuses de la couronne maxillaire absentes)
- car. 51 (forme du seg. 3 du palpe labial globuleux)
- car. 60 (tibia avec arc de soies subproximal)
- car. 90 (paracerque subégale aux cerques)
- car. 94 (aile post avec 3 nervures longitudinales)

4) Le groupe **bleu**:

- Il est formé de 9 OTU.
- Il est déterminé par le nœud 66.
- Groupe-frère du groupe (jaune + rouge + vert + *Platycloeon cooperi*)
- Sept caractères soutiennent la branche 79-66:
 - car. 6 (soies de la marge distale du labre multifides)
 - car. 44 (apex paraglosse avec 3 rangées de soies)
 - car. 45 (apex paraglosse plat)
 - car. 61 (marge dorsale des tibias avec des courtes soies)
 - car. 64 (marge dorsale des tarses avec des courtes soies)

car. 92 (aile antérieure avec deux intercalaires)
 car. 101 (troisième segment des gonopodes aussi long que large)

5) Le groupe **violet** (fond violet):

- Il est formé de 4 OTU.
- Il est déterminé par le nœud 69.
- Il se rattache à la base des 4 groupes susmentionnés.
- Six caractères soutiennent la branche 77-69:
 - car. 45 (apex paraglosse plat)
 - car. 90 (paracerque subégal aux cerques)
 - car. 98, 101 et 102 (gonopodes formés de deux articles)
 - car. 99 (processus sur le deuxième segment des gonopodes)

L'interprétation des relations entre les 5 OTU situés proche de la racine (cadre violet) est nettement plus ardue. Ils se rattachent successivement à la racine.

Le nombre élevé d'arbres également parcimonieux s'explique principalement par les relations peu claires entre les différents OTU qui forment le groupe bleu ainsi que la position mal définie du groupe jaune.

3.4.2 Analyse cladistique ordonnée-polarisée

Cette analyse ne donne que 2 arbres également parcimonieux, d'une longueur de 842 pas (Annexe 10). Ces deux arbres ne se distinguent que par la position relative de *Cloeon*. Le CI des 2 arbres est de 0.20, alors que le RI est de 0.69. La figure 15 représente l'arbre consensus strict de ces deux arbres également parcimonieux.

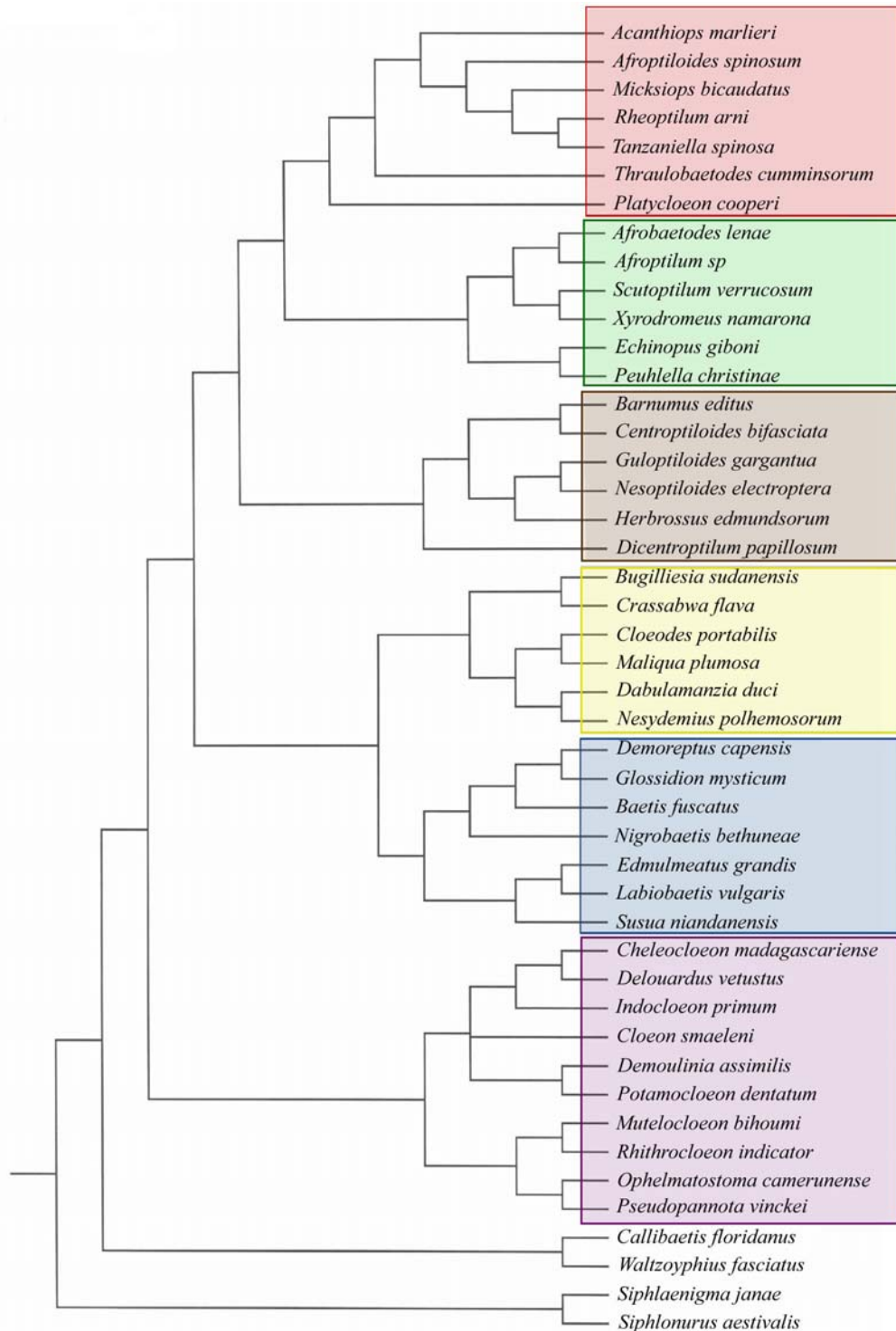


Figure 15: Arbre consensus strict des deux arbres les plus parcimonieux obtenus par analyse cladistique ordonnée-polarisée.

Cette analyse permet de mettre en évidence 6 groupes bien individualisés (pour la numérotation des nœuds et des branches, se référer à l'annexe 11):

1) Le groupe **rouge**:

- Il est formé de 7 OTU.
- Il est déterminé par le nœud 52.
- Groupe-frère du groupe vert
- Six caractères soutiennent la branche 58-52:

Quatre apomorphies:

- car. 50 (2^{ième} seg. du palpe labial avec une rangée de 1 à 4 soies)
- car. 81 (marge distale des branchies lisse)
- car. 87 (carène sur les tergites 6 à 9)
- car. 61 (marge dorsale des tibia sans soies)

Deux réversions ou plésiomorphies:

- car. 18 (protheca droite simple)
- car. 59 (rangée transverse de soies sur les fémurs absente)

2) Le groupe **vert**:

- Il est formé de 6 OTU.
- Il est déterminé par le nœud 57.
- Groupe-frère du groupe rouge.
- Deux apomorphies soutiennent la branche 58-57:
 - car. 6 (soies de la marge distale du labre multifides)
 - car. 34 (palpe maxillaire formé de deux segments)

3) Le groupe **brun**:

- Il est formé de 6 OTU.
- Il est déterminé par le nœud 63.
- Groupe-frère du groupe (rouge + vert).
- Six caractères soutiennent la branche 64-63:

Cinq apomorphies:

- car. 1 (forme du labre rond)
- car. 2 (labre deux fois plus large que long)
- car. 34 (palpe maxillaire formé de deux segments)
- car. 57 (marge dorsale fémur avec plus de 20 soies)
- car. 64 (marge dorsale tibia avec des courtes soies)

Une réversion ou plésiomorphie:

- car. 59 (rangée transverse de soies sur les fémurs absente)

4) Le groupe **jaune**:

- Il est formé de 6 OTU.
- Il est déterminé par le nœud 69.
- Groupe-frère du groupe bleu.

- Neuf caractères soutiennent la branche 76-69:

Huit apomorphies:

- car. 32 (palpe maxillaire subégal à la galéa-lacinia en longueur)
- car. 51 (forme du seg. 3 du palpe labial globuleux)
- car. 61 (marge dorsale des tibias sans soies)
- car. 68 (griffes tarsale avec une seule rangée de dents)
- car. 70 (dents des griffes tarsales de grande dimension)
- car. 93 (ptérostigma avec 3 à 5 intercalaires)
- car. 97 (aile postérieure de largeur standard)
- car. 102 (3^{ième} segment des gonopodes en haricot)

Une réversion ou plésiomorphie:

- car. 24 (rangée transverse de soies sur les fémurs absente)

5) Le groupe **bleu**:

- Il est formé de 7 OTU.
- Il est déterminé par le nœud 75.
- Groupe-frère du groupe jaune.
- Huit caractères soutiennent la branche 76-75:

Six apomorphies:

- car. 6 (soies de la marge distale du labre multifides)
- car. 9 (mandibule droite avec un seul jeu d'incisives)
- car. 23 (soies entre prosthéca et mola gauche absentes)
- car. 29 (superlingua pointue)
- car. 55 (villopore présent)
- car. 64 (marge dorsale des tibias avec des courtes soies)

Deux réversions ou plésiomorphies:

- car. 37 (dents maxillaires toutes de même direction)
- car. 60 (tibia sans arc de soies subproximal)

6) Le groupe **violet**:

- Il est formé de 10 OTU.
- Il est déterminé par le nœud 80.
- Groupe-frère du groupe formé par tous les groupes susmentionnés.
- Quatre caractères soutiennent la branche 87-86:

Trois apomorphies:

- car. 11 (Incisives droites à $\frac{3}{4}$ fusionnées)
- car. 94, 96 et 97 (aile postérieure absente)
- car. 95 (aile postérieure absente)

Un caractère non polarisé et non ordonné

- car. 101 (3^{ième} segment des gonopodes aussi long que large)

L'arbre consensus obtenu par la méthode du Bootstrap est très fortement irrésolu (Annexe 13). Les deux out-groupes sont séparés des Baetidae dans 89 % des arbres obtenus. Au sein de la lignée des Baetidae, seul 8 nœuds sont résolus. Dans plus de 90 % des arbres obtenus, *Cloeodes* est considéré comme le groupe frère de *Maliqua* et *Ophelmatostoma* comme celui de *Pseudopannota*. Une majorité des arbres considèrent que *Scutoptilum* est le groupe frère de *Xyrodromeus* et qu'*Edmulmeatus* est celui de *Labiobaetis*. La majorité des arbres obtenus ne permettent pas de séparer *Callibaetis* et *Waltzoyphius* des Baetidae afro-malgaches.

L'arbre consensus des 100 arbres consensus obtenus lors des tirages successifs par la méthode du Jackknife est nettement mieux résolu que celui obtenu par la méthode du Bootstrap (Annexe 14). Seules trois lignées sont soutenues, de manière assez faible (Jackknife entre 56 et 64%); elles correspondent respectivement au groupe brun, au groupe jaune et au groupe bleu. Tous les groupes frères qui ont pu être mis en évidence par la méthode du Bootstrap sont également associés dans plus de 80 % des arbres consensus obtenus par la méthode du Jackknife. La méthode du Jackknife permet de mettre en évidence trois nouveaux groupes frères: *Cheleocloeon* et *Delouardus*, *Mutelocloeon* et *Rhithrocloeon* ainsi que *Callibaetis* et *Waltzoyphius*. Comme ces groupes ne sont que faiblement soutenus, il est probable qu'ils soient masqués par des supports inférieurs à 50 % dans le Bootstrap.

3.5 Discussion

Les cladogrammes consensus des arbres les plus parcimonieux obtenus à l'aide des deux analyses ont une topologie très proche. Ils mettent en évidence de manière claire des groupes monophylétiques d'OTU. S'il existe des différences mineures dans la répartition des taxa au sein de ces groupes, il n'y a pas de contradiction majeure entre les deux cladogrammes. Ils divergent par contre dans la manière dont les groupes s'apparentent et surtout dans les caractères qui déterminent les groupes.

Des apomorphies propres aux Baetidae permettent de séparer au niveau de la racine les deux out-groupes (*Siphonurus* et *Siphlaenigma*) de l'ingroup (Baetidae). Le groupe monophylétique des Baetidae est notamment soutenu par les 8 caractères dérivés propres suivants: yeux en turban, pénis non sclérifié, ailes antérieures avec des veines intercalaires, la fourchette MA₁-MA₂ absente, les ailes antérieures et postérieures avec un nombre réduit de veines transverses; au stade larvaire, les ocelles latéraux situées au-dessus de la suture et l'apex des fémurs avec un lobe dorsal orienté ventralement.

Le genre *Callibaetis* est généralement considéré comme formant une lignée monophylétique (sous-famille des Callibaetinae), occupant une position basale au sein des Baetidae (Riek, 1973; Gillies, 1991a; Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996d). Dans nos deux cladogrammes, *Callibaetis* occupe également une position primitive. Dans l'analyse cladistique ordonnée-polarisée, il est le groupe frère de *Waltzoyphius* alors que dans l'analyse cladistique simple ces deux taxa forment deux lignées distinctes. Le choix des caractères et des taxa a été fait de manière explicite dans le but de déterminer les grandes lignées monophylétiques de la faune afro-malgache. Nous nous sommes donc focalisés sur certains caractères, éliminant volontairement d'autres caractères essentiels pour la compréhension de la phylogénie des faunes. De même, nous n'avons pris en compte qu'un nombre extrêmement réduit de taxa n'appartenant pas la faune afro-malgache. Il est donc normal que ces analyses clarifient la

position relative de *Callibaetis* et *Waltzoyphius* par rapport aux Baetidae afro-malgache, mais qu'elles ne permettent pas de connaître la position de *Waltzoyphius* par rapport aux Callibaetinae.

Le groupe rouge rassemble dans les deux analyses les genres qui présentent des adaptations rhéophiles marquées. Il s'agit en particulier de la réduction du paracérque, de la marge distale des sternites lisses, de la présence d'une carène plus ou moins développée et pour une partie des genres de rangées de fines soies sur les tibias et tarses. Au sein de la famille des Baetidae, ces caractères présentent un degré élevé de convergence. Ces adaptations sont apparues de manière indépendante dans des lignées distinctes. Ainsi des genres d'Asie du Sud-est (*Liebebiella*, *Platybaetis*, *Jubabaetis*, ...) présentent d'importantes similitudes avec ces genres africains, alors que d'autres caractères indiquent de manière claire qu'ils appartiennent à des lignées distinctes (Müller-Liebenau, 1980; Waltz & McCafferty, 1987d). Ceci explique que *Tanzaniella spinosa* est incluse dans ce groupe par l'analyse cladistique ordonnée-polarisée et que *Demoreptus capensis* l'est par l'analyse cladistique simple. Il est par contre tout à fait possible qu'*Acanthiops marlieri*, *Afroptiloides spinosum* et *Micksiops bicaudatus* aient un ancêtre commun proche qui possédait ces adaptations au courant (Barber-James & McCafferty, 1997; McCafferty et al., 1997; Gillies, 1999).

Dans les deux analyses, le groupe vert est le groupe frère du groupe rouge. La principale différence entre les deux arbres consensus réside dans l'inclusion du groupe brun dans le groupe vert lors de l'analyse cladistique simple. Dans l'analyse cladistique ordonnée-polarisée, seules deux apomorphies soutiennent le groupe vert. De plus, ces deux apomorphies sont sujettes à un degré élevé de convergence: la réduction de trois à deux segments du palpe labial et les soies multifides sur le bord du labre apparaissent dans la plupart des lignées du cladogramme. La robustesse de ce groupe est donc très faible. Il se définit plus par l'absence des caractères qui soutiennent le groupe rouge (adaptation au courant).

Les taxa carnivores forment le groupe monophylétique brun. Dans l'analyse cladistique simple, ils sont inclus dans le groupe vert, alors que dans l'analyse cladistique ordonnée-polarisée, ils sont considérés comme le groupe frère du groupe (vert+rouge). Dans l'analyse cladistique, *Dicentropilum papillosum* fait également partie du groupe brun. L'inclusion de ce taxon a comme conséquence une diminution importante du nombre d'apomorphies qui soutiennent ce groupe. Seule la largeur du labre et quelques caractères sur la setation des pattes permettent de séparer ce groupe. Le nœud 62, qui détermine le clade formé uniquement par les espèces carnivores, est lui nettement mieux soutenu. De nombreux caractères sont propres à ce groupe: labre couvert de très nombreuses fines soies, mais sans rangée sub-distale de soies, mandibules puissantes avec un seul jeu d'incisives.

Comme dans le cas du groupe rouge, les taxa du groupe brun sont regroupés par des apomorphies directement liées à une adaptation particulière, en l'occurrence leur régime alimentaire. Or, les autres genres carnivores de Baetidae, en particulier *Echinobaetis*, *Harpagobaetis* et *Raptobaetopus*, présentent les mêmes adaptations des pièces buccales (Müller-Liebenau, 1978; Mol, 1986; 1989; Gattolliat & Sartori, 2001). Toutefois, les espèces carnivores afro-malgaches possèdent également des caractères en commun qui ne sont pas liés à leur régime alimentaire. Ceci tendrait à indiquer que ces caractères pourraient être hérités d'un ancêtre commun et non être dû uniquement à des convergences. L'observation des caractères adultes rapproche de manière claire les genres *Dicentropilum*, *Centroptiloides* et *Nesoptiloides*. Ces trois genres ont des ailes antérieures maculées qui se resserrent apicalement. Les ailes postérieures de *Dicentropilum papillosum* et *Centroptiloides bifasciata* possèdent des caractères uniques: les deux éperons de la marge costale nettement

séparés, trois nervures longitudinales avec plusieurs nervules intercalaires libres (Crass, 1947b; Demoulin, 1970; Wuillot & Gillies, 1994). Outre leurs ailes postérieures identiques, ces deux taxa ont des gonopodes extrêmement semblables. Ces observations corroborent l'appartenance de *Dicentroptilum* au groupe brun, bien que ce taxa ne présente pas les caractéristiques liées au régime carnivore.

Chacun des groupes rouge, vert et brun n'est soutenu que par un nombre réduit de caractères propres. Le fait de regrouper ces groupes en une seule lignée permet de former un ensemble nettement mieux soutenu. En effet, les genres réunis au sein du groupe rouge l'étaient principalement à cause de leur adaptation au courant rapide. La fusion des groupes rouge et vert permet de soutenir cette lignée en se basant sur des caractères moins sujets aux convergences. Dans une moindre mesure, le même raisonnement peut être appliqué au groupe brun et ses adaptations au régime carnivore, toutefois la monophylie de ce groupe paraît moins sujet à controverse. L'arbre consensus issu de l'analyse cladistique simple inclus le groupe brun dans le groupe vert; ceci constitue un argument supplémentaire pour joindre le groupe brun au groupe (rouge+vert). La lignée (rouge+vert+brun) sera considérée comme la ligne verte (s.l.).

Le groupe jaune occupe une position différente dans chacun des deux cladogrammes. Dans l'analyse cladistique ordonnée-polarisée, il est le groupe frère du groupe bleu. Les 2/3 des arbres les plus parcimonieux obtenus par l'analyse cladistique simple associe le groupe jaune au groupe (vert+rouge), alors que les autres arbres donnent le groupe jaune comme étant le groupe frère du groupe bleu.

Comparativement aux groupes susmentionnés, le groupe jaune est mieux soutenu: neuf caractères, dont huit apomorphies, définissent le nœud 69. Parmi ces caractères, la présence d'une seule rangée de dents, la réduction du nombre de soie sur la marge dorsale des pattes, la présence d'un arc de soies dans la partie proximale des tibias et la forme globuleuse du palpe labial sont les plus à même de définir le groupe jaune.

Le groupe jaune est formé dans les deux analyses par six taxa. Toutefois les taxa qui les composent diffèrent. Cinq taxa (*Cloeodes portabilis*, *Crassabwa flava*, *Dabulamanzia duci*, *Maliqua plumosa* et *Nesydemius polhemusorum*) font à chaque fois partie du groupe jaune. Par contre, l'analyse cladistique simple inclus *Susua niandanensis* dans le groupe jaune alors que l'analyse cladistique ordonnée-polarisée l'associe au groupe bleu (voir ci-dessous), et d'autre part l'analyse cladistique ordonnée-polarisée inclus *Bugilliesia sudanensis* dans le groupe jaune. La position de ce taxon dans l'analyse cladistique simple sera discutée ultérieurement.

La composition, la position relative et les caractères propres du groupe bleu diffèrent entre les deux analyses. Sur les neuf taxa qui forment le groupe bleu dans l'analyse cladistique simple, seul 5 se retrouvent dans ce même groupe lors de l'analyse cladistique ordonnée-polarisée. Il s'agit de *Glossidion mysticum*, *Baetis fuscatus*, *Nigrobaetis bethunae*, *Edmulmeatus grandis* et *Labiobaetis vulgaris*. *Barnumus editus*, *Tanzaniella spinosa*, *Ophelmatostoma camerunense* et *Pseudopannota vinckei* sont rattachés à d'autres groupes lors de l'analyse cladistique ordonnée-polarisée. Leur position ainsi que les raisons de ce changement d'assignation sont discutées ultérieurement. *Demoreptus capensis* et *Susua niandanensis* ne sont associés au groupe bleu que lors de l'analyse cladistique ordonnée-polarisée.

Les caractères qui déterminent le groupe bleu ne sont pas tous les mêmes entre les deux analyses. Les caractères larvaires communs au groupe bleu de l'analyse cladistique simple ont une valeur phylogénétique relativement faible et sont fortement sujets à l'homoplasie. Les

caractères adultes semblent par contre plus robustes; il s'agit notamment du nombre d'intercalaires de l'aile antérieure et de la forme du troisième segment des gonopodes.

Le groupe bleu, tel qu'il est défini par l'analyse cladistique ordonnée-polarisée, s'appuie sur des caractères nettement plus fiables. Il s'agit en particulier des apomorphies et caractères propres suivants: incisives de la mandibule droite fusionnées en un seul jeu, absence de soies entre la prosthéca et la mola gauches, dents maxillaires toutes dirigées dans la même direction, villopore présent, suture tibio-patellaire présente et marge dorsale des tibias avec un nombre réduit de courtes soies. Il n'y a plus de caractères adultes qui soutiennent le groupe bleu. Ceci est dû en particulier à la présence d'*Edmulmeatus grandis* et de *Susua niandanensis* qui n'ont qu'une seule intercalaire à l'aile antérieure et le troisième segment des gonopodes allongé. La présence de ces deux taxa implique également que la réduction du nombre de rangées de dents des griffes ne soit pas un caractère dérivé propre au groupe bleu mais seulement à une partie de celui-ci.

Le groupe violet est le point de divergence principal entre les deux analyses.

Dans l'analyse cladistique simple, le groupe violet a été délimité en se basant sur les taxa qui forment le groupe violet de l'analyse cladistique ordonnée-polarisée. Il réunit tous les taxa situés à la base du cladogramme. Il est composé de lignées indépendantes; comme il n'inclut pas tous les descendants de ces lignées, il est paraphylétique. Au sein de ce groupe violet, deux lignées sont formées de plus d'un taxon. La première est constituée de 4 taxa: *Bugilliesia sudanensis*, *Mutelocloeon bihoumi*, *Potamocloeon dentatum* et *Rhithrocloeon indicator*. Elle regroupe tous les taxa qui possèdent des gonopodes avec un processus très développé sur le deuxième segment. Les gonopodes sont réduits à deux segments, à l'exception de *Potamocloeon dentatum* qui en possède trois. Mis à part le paracerque subégal aux cerques, les larves ne présentent que peu de caractères en communs qui confirmeraient l'appartenance des taxa à une même lignée.

La deuxième lignée est formée par *Cloeon smaeleni* et *Demoulinia assimilis*. Cette lignée est essentiellement soutenue par la présence d'un arc de soies dans la partie proximale des tibias et le troisième segment des gonopodes aussi long que large.

Le groupe violet forme une lignée monophylétique dans le cladogramme le plus parcimonieux de l'analyse cladistique ordonnée-polarisée. Ce groupe est supporté par un nombre réduit de synapomorphies. Il s'agit principalement de l'absence d'aile postérieure et de la dimension réduite du troisième segment des gonopodes. La plupart des taxa de ce groupe présentent des adaptations aux eaux calmes (pattes fines et allongées, réduction de la taille des soies de la marge dorsale des pattes) et des pièces buccales primitives (mandibules avec deux jeux d'incisives, présence de soies en prosthéca et mola). Comme ces caractères ne sont pas présents chez *Pseudopannota vinckei* et d'*Ophelmatostoma camerunense*, ils ne sont pas considérés comme des caractères propres à la lignée violette.

La discussion des différents groupes a permis de mettre en évidence que l'attribution de certains taxa à une lignée est problématique, soit parce qu'elle est nettement différente entre les deux analyses soit parce que le ou les taxa ne possèdent pas certains des caractères propres au groupe auquel ils sont rattachés.

Ainsi *Demoreptus capensis* et *Tanzaniella spinosa* sont associés dans une des analyses au groupe rouge et dans l'autre au groupe bleu. Cette double affinité s'explique aisément par le degré élevé d'adaptation aux courants rapides que présentent les larves de ces deux taxa. Comme nous l'avons déjà souligné, les Baetidae rhéophiles présentent des convergences de forme importantes (Müller-Liebenau, 1980; Waltz & McCafferty, 1987d; Gillies, 1991a;

Gattolliat & Sartori, 1999a; Gattolliat, 2000; 2001b). Leur habitus général est très semblable: corps aplati dorso-ventralement, longues pattes avec des rangées de fines soies sur la marge dorsale, présence d'une carène sur l'abdomen, réduction du paracerque et allongement des cerques. L'observation des pièces buccales (absence de soies entre prosthéca et mola, incisives fusionnées en un seul jeu chez *Demoreptus capensis*), des pattes (une seule rangée de dents sur les griffes tarsales, soies à l'apex des griffes absentes) et des adultes (ailes antérieures avec deux intercalaires, absence d'ailes postérieures) montre une affinité clairement marquée pour le groupe bleu. Il est donc très vraisemblable que le rattachement de *Demoreptus capensis* et *Tanzaniella spinosa* au groupe rouge est dû à des convergences et non à des caractères communs hérités d'un ancêtre proche.

L'appartenance des autres taxa au groupe rouge est moins sujette à caution pour deux raisons principales: d'une part aucune des deux reconstructions ne remet en cause leur appartenance au groupe rouge; d'autre part, ils ont en commun un certain nombre de caractères qui ne sont pas liés au courant.

Le genre *Barnumus* est rattaché dans l'analyse cladistique simple au groupe bleu, alors qu'il est inclus dans le groupe brun par l'analyse cladistique ordonnée-polarisée. Ses pièces buccales présentent d'importantes adaptations à un régime alimentaire carnivore. Certaines de ces adaptations peuvent être interprétées comme des convergences avec le groupe bleu; c'est le cas notamment de la fusion des incisives en un seul jeu, l'absence de soies entre prosthéca et mola et les dents des maxilles toutes dirigées dans le même sens. Ces adaptations sont également présentes chez la plupart des autres taxa du groupe brun. Outre les pièces buccales, la setation de la marge dorsale des fémurs, les griffes tarsales avec deux rangées de dents et des soies subapicales indiquent que *Barnumus editus* appartient bien au groupe brun. La connaissance du stade adulte permettrait sans doute de confirmer cette appartenance.

L'attribution d'*Ophelmatostoma camerunense* et de *Pseudopannota vinckei* à un groupe est mal aisée. Les adultes ont des ailes antérieures et des génitalia qui les apparentent de manière claire aux genres *Labiobaetis* ou *Baetis* (Gillies et al., 1990; Gillies, 1993; Gattolliat, 2001c). Les larves présentent par contre certaines affinités avec le groupe violet. Leurs pièces buccales hautement spécialisées (labre épaissi dorso-ventralement et couvert ventralement de fortes soies, palpe labial fortement déformé) rendent difficile l'attribution définitive à une lignée. Toutefois, si nous considérons que les caractères adultes subissent une pression de sélection moins forte que les caractères larvaires et qu'ils sont moins sujet à des convergences (Edmunds & Allen, 1966), il en découle que les similitudes qu'*Ophelmatostoma camerunense* et *Pseudopannota vinckei* présentent avec les genres *Labiobaetis* et *Baetis* impliquent que *Ophelmatostoma* et *Pseudopannota* occupent probablement une position basale au sein du groupe bleu ou constitue le groupe frère du groupe bleu.

Si *Ophelmatostoma camerunense* et *Pseudopannota vinckei* ne sont plus considérés comme faisant partie du groupe violet, un certain nombre de caractères peuvent dès lors être considérés comme étant propres au groupe violet; c'est en particulier le cas des pattes et des griffes tarsales allongées.

L'analyse cladistique simple met en évidence un groupe de quatre taxa (fond violet) quasi uniquement supporté par des gonopodes de formes inhabituelles. Trois des quatre taxa sont inclus par l'analyse cladistique ordonnée-polarisée dans le groupe violet, mais seulement deux d'entre eux (*Rhithrocloeon indicator* et *Mutelocloeon bihoumi*) sont considérés comme des groupes frères. *Potamocloeon dentatum* est le groupe frère de *Demoulinia assimilis*; or ce dernier possède des gonopodes non-transformés. Le quatrième taxon (*Bugilliesia sudanensis*) est associé au groupe jaune. Ces quatre taxa ne sont donc pas regroupés par l'analyse

cladistique ordonnée-polarisée. Ceci s'explique principalement par l'hétérogénéité des larves de ces quatre taxa, en particulier la larve de *Mutelocloeon bihoumi* qui est adaptée à une vie larvaire symbiotique dans les moules. Or plus de 85% des caractères que nous avons utilisés sont basés sur les larves. Les caractères sur les génitalia qui réunissent ces taxa n'ont donc pas suffisamment de poids pour contre balancer les caractères larvaires. Deux alternatives sont donc possibles: soit considérer que les génitalia complexes sont le résultat d'une convergence et les taxa qui possèdent ces caractères appartiennent à des lignées distinctes, soit estimer qu'une convergence est improbable au vu de la complexité de la structure et qu'elle ne peut donc qu'être héritée d'un ancêtre commun.

Les gonopodes formés de deux segments sont uniques parmi la famille des Baetidae, de plus ils possèdent une protubérance bien marquée sur le deuxième segment des gonopodes. Seul le genre atypique *Aturbina* possède également des génitalia aussi complexes (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996a). La brièveté du stade imaginal implique une pression adaptative relativement faible. Ceci donne donc d'autant plus d'importance à des caractères imaginaires dérivés propres, à plus forte raison lorsque ces caractères sont uniques et d'une grande complexité. Ces arguments tendraient à regrouper les genres *Bugilliesia*, *Mutelocloeon* et *Rhithrocloeon* au sein d'une même lignée. Le même raisonnement ne peut s'appliquer à *Potamocloeon* dont les génitalia sont formés de trois segments. Contrairement à la réduction du nombre de segments des gonopodes, la présence d'une apophyse sur la marge interne des gonopodes apparaît de manière indépendante dans plusieurs lignées distinctes (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996b; c; 1999; Gattolliat & Sartori, 2000a).

Malgré des adaptations larvaires très spécifiques, les larves ont certaines caractéristiques en commun. Les pattes sont élancées avec un nombre réduit de courtes soies sur la marge dorsale des fémurs et sans véritable rangée de soies sur la marge dorsale des tibias et tarses. Seul *Mutelocloeon bihoumi* possède des pattes courtes et glabres. Les mandibules de *Bugilliesia sudanensis*, *Mutelocloeon bihoumi* et *Rhithrocloeon indicator* ont leurs incisives fusionnées en un seul jeu et des soies entre la prosthéca et la mola. Cette combinaison d'un état primitif (soies entre prosthéca et mola) et d'un caractère dérivé (incisives fusionnées) est unique parmi les Baetidae afro-malgache. Ces caractères tendent, eux aussi, à associer *Bugilliesia*, *Mutelocloeon* et *Rhithrocloeon* au sein d'une même lignée.

Les larves de *Potamocloeon* montrent par contre des affinités bien marquées avec celles de *Demoulinia* et *Cloeon*. Les larves de ces trois genres ont des mandibules gauche et droite très similaires avec leurs incisives réunies en deux jeux clairement séparés et les tibias avec un petit arc de soies dans la partie proximale. De plus, la forme du labre est proche de celle de *Demoulinia*, les marges latérales des segments abdominaux sont dentées et les branchies sont doubles comme *Cloeon*. Notons également que l'habitus général, avec des pattes et des griffes tarsales allongées, des cerques et un paracerque subégaux, est très semblable entre ces trois genres.

Il est donc possible de réunir tant au stade larvaire qu'imaginal des caractères dérivés propres qui soutiennent le regroupement de *Bugilliesia*, *Mutelocloeon* et *Rhithrocloeon* au sein d'une même lignée. Le genre *Kivua* qui n'a pas été inclus dans nos analyses s'apparente très probablement à cette lignée (Gillies, 1985; 1988; Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996b). Le genre *Potamocloeon* qui était associé à ce groupe lors de l'analyse cladistique simple, est clairement apparenté au groupe violet. Si nous avons amené des arguments pour étayer ces relations, elles n'en demeurent pas moins des hypothèses qui devront être testées.

Les principales lignées issues de nos analyses ayant été discutées et clarifiées, il est possible de confronter la reconstruction phylogénétique qui en résulte (Fig. 16) avec les différentes classifications issues de la littérature.

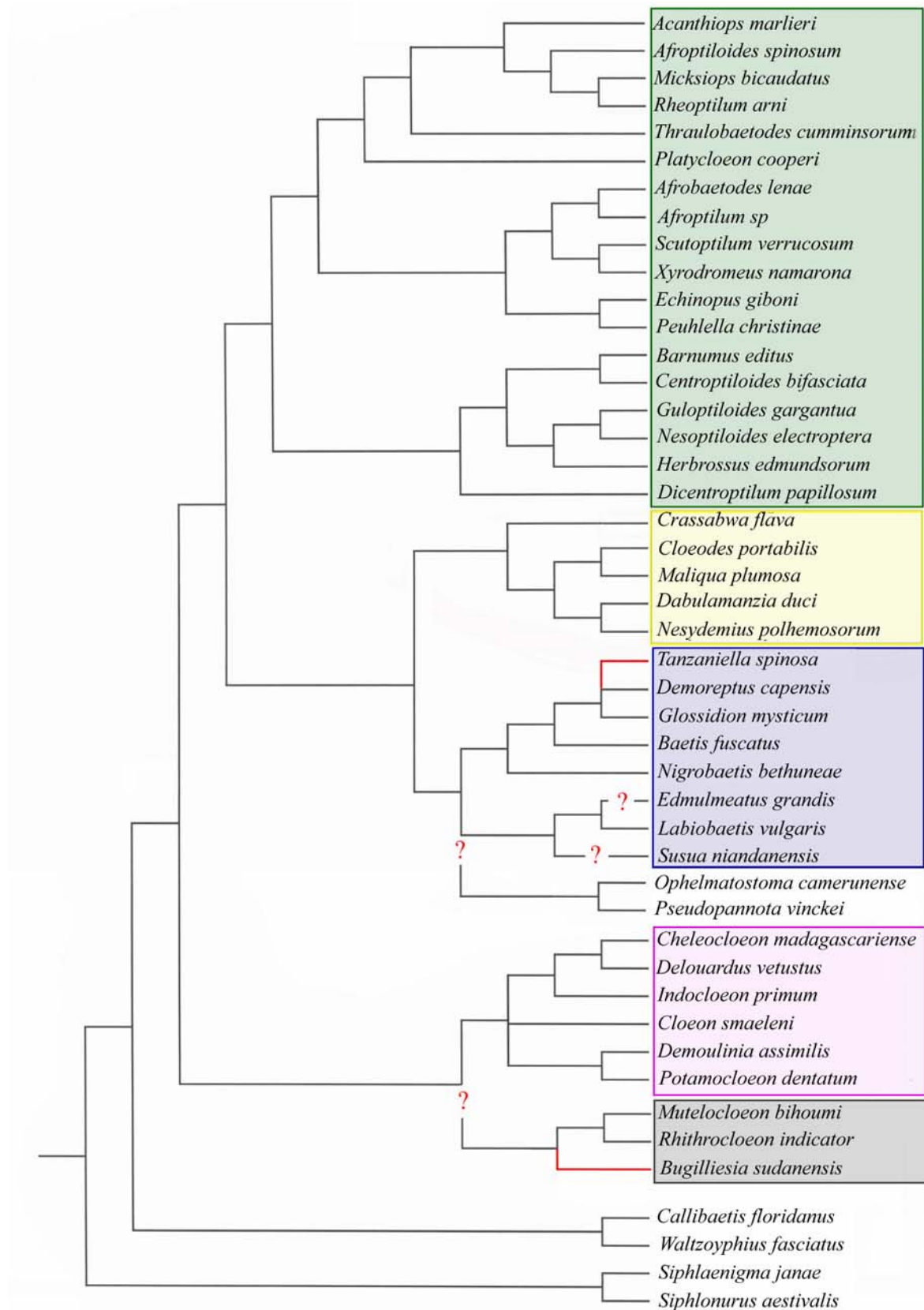


Figure 16: phylogénie des Baetidae afro-malgaches issue des cladogrammes des analyses simple et ordonnée-polarisée

La division classique des Baetidae en deux lignées (Riek, 1973; Landa & Soldán, 1985) opposant d'un côté les Baetinae (aile antérieure avec deux intercalaires, griffe tarsale avec une seule rangée de dents) et Cloeoninae (aile antérieure avec une seule intercalaire, griffe tarsale avec deux rangées de dents) s'avère trop simplificatrice et hautement polyphylétique. Les Cloeoninae regrouperait au moins deux lignées indépendantes (d'une part le groupe violet et d'autre part le groupe (rouge+vert+brun)). De plus, il ne serait pas possible d'attribuer le groupe jaune à l'une ou l'autre de ces deux lignées. Seul la lignée des Baetinae correspondrait à un groupe monophylétique de notre analyse (groupe bleu), ceci pour autant que nous options pour les transferts des genres *Pseudopannota*, *Ophelmatostoma*, *Demoreptus* et *Tanzaniella* dans le groupe bleu.

Pour les mêmes raisons, la phylogénie proposées par Gillies (1991) qui s'appuient sur trois lignées principales (Callibaetinae, Cloeoninae et Baetinae) ne peut être retenue (Tab. 1).

Les différents travaux de Waltz et McCafferty (Waltz & McCafferty, 1987b; Waltz et al., 1994) et Lugo-Ortiz et McCafferty (1996b; 1998f; a) permettent de diviser la faune Afro-malgache en six complexes de genres. Nous nous proposons de voir comment ces travaux peuvent être comparés à nos résultats.

Le complexe *Centropiloides* est défini par deux caractères: les ailes antérieures avec une seule intercalaire et les griffes tarsales avec deux rangées de dents. Il est restreint sans justification à 16 genres afro-malgaches; or de nombreux autres genres afro-malgaches et non africains possèdent ces caractères. La très grande majorité de ces 16 genres appartiennent aux groupes rouge, vert et brun; la lignée formée par ces trois groupes est monophylétique.

Le complexe *Centropiloides* peut donc être considéré comme étant équivalent à la lignée formée par les groupes rouge, vert et brun (vert s.l.). *Edmulmeatus* et *Susua* sont les seuls genres inclus dans le complexe *Centropiloides* qui ne fassent pas partie de la lignée (rouge+vert+brun). Le haut degré de spécialisation des pièces buccales d'*Edmulmeatus* pour un régime alimentaire unique au sein des Baetidae rend difficile la clarification de sa position systématique. La connaissance imparfaite du stade imaginal n'apporte pas d'arguments décisifs sur son appartenance à une lignée. Les ailes antérieures avec une seule intercalaire indiqueraient plutôt une affinité avec la lignée verte s.l. Outre les adaptations uniques des pièces buccales et l'absence de soies à l'apex des griffes tarsales, *Edmulmeatus* se distingue de tous les autres genres de la lignée verte s.l. par l'absence d'ailes postérieures et le deuxième segment du palpe labial avec une protubérance en forme de pouce. Dans l'état de nos connaissances, il n'est pas possible de placer de manière satisfaisante ce genre monospécifique. La position de *Susua* s'explique sans doute plus par les quelques affinités qu'il possède avec *Edmulmeatus*, que par des caractères communs avec les autres taxa du groupe bleu.

Le groupe jaune comprend les genres afro-malgaches *Crassabwa*, *Dabulamanzia* et *Nesydemius* et pantropical *Cloeodes*. Il correspond donc parfaitement au complexe *Cloeodes*. Comme nous l'avons déjà mentionné l'unique caractère sur lequel Lugo-Ortiz et McCafferty (1998a) se basaient pour ériger ce complexe (présence d'un arc de soies dans la partie proximale du tibia) s'avère être homoplasique. Les autres genres (*Cloeon*, *Demoulinia* et *Potamocloeon*) qui possèdent ce caractère appartiennent à une lignée suffisamment distincte pour que cet arc de soies ne puisse être hérité d'un ancêtre commun; il s'agit donc probablement d'une convergence. Comme c'est le cas pour la majorité des lignées de Baetidae, le complexe *Cloeodes* ne peut pas être caractérisé par un seul caractère propre

présent uniquement chez les représentants de ce complexe, il est nécessaire de réunir un ensemble de caractères qui sont présents chez les majorités des taxa.

Le complexe *Baetis* est inclus dans le groupe bleu. La présence du villopore sur les fémurs est considérée comme le caractère dérivé commun à tous les genres du complexe *Baetis* (Waltz & McCafferty, 1987d). Il constitue également une des apomorphies propres au groupe bleu. Tous les genres qui ne possèdent pas de villopore ont été exclus du complexe *Baetis* (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996g; 1998d). Il est toutefois admis qu'au sein d'un même genre du complexe *Baetis*, certaines espèces puissent avoir secondairement perdu leur villopore; c'est le cas en particulier pour le genre *Labiobaetis* où la plupart des espèces afro-malgaches n'ont pas de villopores (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997c; Lugo-Ortiz et al., 1999b; Gattolliat, 2001c). Si nous admettons que le villopore peut secondairement disparaître au sein d'un genre, il semble raisonnable de l'admettre au sein d'un groupe de genres. Il est donc arbitraire d'exclure du complexe *Baetis* tous les genres ne possédant pas de villopores. Moyennant cette extension du concept du complexe *Baetis* et en tenant compte des remarques concernant les genres *Demoreptus*, *Tanzaniella*, *Ophelmatostoma* et *Pseudopannota*, nous pouvons considérer que notre lignée bleue correspond au complexe *Baetis*.

Nigrobaetis a été assigné au complexe *Indobaetis*, sans que cette attribution soit justifiée (Lugo-Ortiz & De Moor, 2000a). Il constituerait donc le seul représentant de ce complexe en Afrique. Or, selon notre analyse, *Nigrobaetis* fait partie du groupe bleu et par extension du complexe *Baetis*. L'absence du villopore ne constitue pas un critère déterminant pour exclure un genre du complexe *Baetis*.

Le complexe *Bugilliesia* regroupe de manière arbitraire un certain nombre de genre ayant comme seul caractère commun une expansion plus ou moins marquée sur le second segment des gonopodes (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996b). Certains autres genres, qui possèdent de tels génitalia, n'ont pas été inclus dans ce complexe. Ce complexe ainsi défini ne correspond à aucune des lignées de notre analyse. Les genres qui le composent appartiennent de manière claire à des lignées distinctes (*Afrobaetodes* au groupe vert, *Potamocloeon* au groupe violet), le complexe *Bugilliesia* tel qu'il est originellement défini est paraphylétique. Par contre, si le complexe est restreint aux seuls genres possédant des génitalia formés de deux segments avec une expansion bien marquée (*Bugilliesia*, *Kivua*, *Mutelocloeon* et *Rhithrocloeon*), il forme alors une lignée monophylétique dont la position reste incertaine. Ce complexe peut soit être le groupe frère du groupe violet, soit occuper une position basale au sein du groupe violet. Au vu de la robustesse des caractères qui le déterminent, il s'agit bien là d'un groupe à part entière, nous le considérons dorénavant comme le groupe gris.

Les espèces lenticles réunies au sein du groupe violet (*Cheleocloeon*, *Delouardus*, *Indocloeon*, *Cloeon*, *Demoulinia* et *Potamocloeon*) forment une lignée monophylétique dont les caractéristiques correspondent au complexe *Cloeon* dans son acceptation la plus restreinte.

La reconstruction phylogénétique proposée par Kluge (Annexe 3) met en évidence 5 lignées. Chacune d'entre elles correspond de manière claire à l'un de nos groupes:

1222.1;2,2-2/1 Afroptilum/fl=Centroptiloides/g1 → groupe (vert+rouge+brun)

1222.1;2,2-2/2.1 Cloeon/fg1 → groupe violet

1222.1;2,2-2/2.2 Callibaetis/fg1 → groupe annexe

1222.1;2,2-2/2.3 Cloeodes/g1 → groupe jaune

1222.1;2,2-2/2.4 Baetis/fg6 (sine Callibaetis,Cloeon,Cloeodes)→ groupe bleu

Les principales lignées de Baetidae afro-malgache, telles qu'elles apparaissent dans les classifications proposées par Kluge et par McCafferty et ses co-auteurs ne présentent pas de contradictions majeures avec le résultat de nos analyses (Fig. 16). Le groupe gris n'apparaît que dans la classification de Kluge (Annexe 3). La manière dont ces lignées se regroupent est très différente entre la classification de Kluge et nos analyses. Ceci s'explique en grande partie par des choix contradictoires lors de la polarisation des caractères (suture tibio-patellaire et nombre d'intercalaires de l'aile antérieure).

Genres	McCafferty	Gillies ¹	Kluge	Etude présente
<i>Acanthiops</i>	Com. <i>Centroptiloides</i>			L. verte
<i>Afrobaetodes</i>	Complexe <i>Bugilliesia</i>	Cloeonini		L. verte
<i>Afroptiloides</i>	Com. <i>Centroptiloides</i>	Gen. <i>Afroptilum</i>	1.2	L. verte
<i>Afroptilum</i>	Com. <i>Centroptiloides</i>	Gen. <i>Afroptilum</i>	1.2	L. verte
<i>Barnumus</i>	Com. <i>Centroptiloides</i>			L. verte
<i>Bugilliesia</i>	Complexe <i>Bugilliesia</i>	Gen. <i>Afroptilum</i>	1.1	L. grise
<i>Centroptiloides</i>	Com. <i>Centroptiloides</i>	Cloeonini	1.2	L. verte
<i>Cheleocloeon</i>	Com. <i>Centroptiloides</i>	Cloeonini		L. violette
<i>Cloeodes</i>	Complexe <i>Cloeodes</i>		2.3	L. jaune
<i>Cloeon</i>		Cloeonini	2.1	L. violette
<i>Crassabwa</i>	Complexe <i>Cloeodes</i>	Gen. <i>Afroptilum</i>		L. jaune
<i>Dabulamanzia</i>	Complexe <i>Cloeodes</i>	Gen. <i>Afroptilum</i>		L. jaune
<i>Delouardus</i>	Com. <i>Centroptiloides</i>			L. violette
<i>Demoreptus</i>	Complexe <i>Baetis</i>			L. bleu
<i>Demoulinia</i>		Cloeonini		L. violette
<i>Dicentropilum</i>	Com. <i>Centroptiloides</i>	Gen. <i>Afroptilum</i>	1.2	L. verte
<i>Echinopus</i>				L. verte
<i>Edmulmeatus</i>	Com. <i>Centroptiloides</i>			
<i>Glossidion</i>	Complexe <i>Baetis</i>			L. bleu
<i>Guloptiloides</i>				L. verte
<i>Herbrossus</i>	Com. <i>Centroptiloides</i>			L. verte
<i>Kivua</i>	Complexe <i>Bugilliesia</i>	Cloeonini		L. grise
<i>Labiobaetis</i>	Complexe <i>Baetis</i>	Baetini	2.4	L. bleu
<i>Maliqua</i>	Complexe <i>Cloeodes</i>	Gen. <i>Afroptilum</i>		L. jaune
<i>Micksiops</i>	Com. <i>Centroptiloides</i>	Gen. <i>Afroptilum</i>		L. verte
<i>Mutelocloeon</i>	Complexe <i>Bugilliesia</i>		1.1	L. grise
<i>Nesydemius</i>	Complexe <i>Cloeodes</i>			L. jaune
<i>Nesoptiloides</i>	Com. <i>Centroptiloides</i>			L. verte
<i>Nigrobaetis</i>	Complexe <i>Indobaetis</i>	Baetini	2.4	L. bleu
<i>Ophelmatostoma</i>				L. bleu
<i>Peuhlella</i>	Com. <i>Centroptiloides</i>	Gen. <i>Afroptilum</i>		L. verte
<i>Potamocloeon</i>	Complexe <i>Bugilliesia</i>	Cloeonini	2.1	L. violette
<i>Pseudopannota</i>				L. bleu
<i>Platycloeon</i>	Com. <i>Centroptiloides</i>	Gen. <i>Afroptilum</i>		L. verte
<i>Rheoptilum</i>				L. verte
<i>Rhithrocloeon</i>	Complexe <i>Bugilliesia</i>	Cloeonini	1.1	L. grise
<i>Scutoptilum</i>				L. verte
<i>Susua</i>	Com. <i>Centroptiloides</i>	Gen. <i>Afroptilum</i>		
<i>Tanzaniella</i>	Complexe <i>Baetis</i>	Baetini		L. bleu
<i>Thraulobaetodes</i>	Com. <i>Centroptiloides</i>			L. verte
<i>Xyrodromeus</i>	Com. <i>Centroptiloides</i>			L. verte

Tableau 1: répartition des genres afro-malgaches entre les différentes lignées selon les classifications. Les cases laissées blanches indiquent que le genre n'a pas été attribué à une lignée.

¹Le genre *Afroptilum* est inclus dans la lignée des Cloeonini

4. Synthèse

Les différentes lignées peuvent être caractérisées de la manière suivante (les caractères proposés sont présents chez la plupart des taxa qui composent le groupe, ils ne sont pas forcément des apomorphies du groupe):

Groupe vert s.l. (vert+rouge+brun):

Caractères: soies entre prosthéca et mola droites présentes (secondairement régressées chez les genres carnivores), mandibule droite avec deux jeux d'incisives et mandibule gauche avec un seul jeu (secondairement fusionné en un seul jeu également à droite chez les genres carnivores), couronne de la maxille avec une dent tournée dans le sens opposé aux trois autres, palpe maxillaire formé de deux segments ne dépassant pas la longueur de la galéa-lacinia, palpe labial formé de trois segments, le second sans projection disto-latérale, marge dorsale des fémurs avec une rangée de nombreuses longues soies, suture tibio-patellaire absente sur la première paire de pattes, griffes tarsales avec deux rangées de dents (la seconde pouvant être partiellement ou complètement régressée), soies à l'apex des griffes tarsales présentes, aile antérieure avec une seule intercalaire, aile postérieure avec deux éperons (parfois un seul éperon de grande dimension), troisième segment des gonopodes de forme allongée.

Genres afro-malgaches inclus: *Acanthiops*, *Afrobaetodes*, *Afroptiloides*, *Afroptilum*, *Barnumus*, *Centroptiloides*, *Dicentropilum*, *Echinopus*, *Herbrossus*, *Guloptiloides*, *Micksiops*, *Nesoptiloides*, *Peuhlella*, *Platycloeon*, *Rheoptilum*, *Scutoptilum*, *Xyrodromeus*.

Groupe jaune:

Caractères: soies entre prosthéca et mola droites présentes, mandibule droite avec deux jeux d'incisives et mandibule gauche avec un seul jeu, couronne de la maxille avec une dent tournée dans le sens opposé aux trois autres, marge dorsale des fémurs avec un nombre réduit de soies de taille moyenne, arc de soies dans la partie proximale des tibias, suture tibio-patellaire absente sur la première paire de pattes, griffes tarsales avec une seule rangée de dents ou édentées, soies à l'apex des griffes tarsales absentes, aile antérieure avec une ou deux intercalaires, aile postérieure avec un seul éperon, troisième segment des gonopodes de forme allongée.

Genres afro-malgaches inclus: *Cloeodes*, *Crassabwa*, *Dabulamanzia*, *Maliqua*, *Nesydemius*

Groupe bleu:

Caractères: soies entre prosthéca et mola droites absentes, mandibules gauche et droite avec un seul jeu d'incisives, couronne de la maxille avec toutes les dents orientées dans la même direction, marge dorsale des fémurs avec un nombre réduit de soies, suture tibio-patellaire présente sur la première paire de pattes, griffes tarsales avec une seule rangée de dents, soies à l'apex des griffes tarsales absentes, aile antérieure avec deux intercalaires, ailes postérieures sans éperon souvent réduites ou absentes, troisième segment des gonopodes aussi long que large.

Genres afro-malgaches inclus: *Demoreptus*, *Glossidion*, *Labiobaetis*, *Nigrobaetis*, *Tanzaniella*.

Genres afro-malgaches probablement inclus: *Ophelmatostoma*, *Pseudopannota*.

Groupe violet:

Caractères: soies entre prosthéca et mola droites et gauches présentes, mandibule droite avec deux jeux d'incisives et mandibule gauche avec un ou deux jeux d'incisives, couronne de la maxille avec toutes les dents orientées dans la même direction, palpe maxillaire formé de deux ou trois segments toujours plus long que la galéa-lacinia, palpe labial formé de deux ou trois segments de forme élargie ou avec une projection disto-latérale, pattes longues et fines, marge dorsale des fémurs avec une rangée de courtes soies, suture tibio-patellaire absente sur la première paire de pattes, griffes tarsales avec deux rangées de nombreuses petites dents (pouvant être partiellement ou complètement régressées), soies à l'apex des griffes tarsales absentes, cerques courts, paracerque subégale aux cerques, aile antérieure avec une seule intercalaire, aile postérieure absente, gonopodes formés de trois segments, troisième segment généralement de taille réduite.

Genres afro-malgaches inclus: *Cheleocloeon*, *Cloeon*, *Delouardus*, *Demoulinia*, *Potamocloeon*.

Groupe gris:

Caractères: mandibules droite et gauche avec un seul jeu d'incisives, soies entre prosthéca et mola droites et gauches présentes, palpe labial formé de deux ou trois segments de forme élargie ou avec une projection disto-latérale, pattes longues et fines, marge dorsale des fémurs avec une rangée de courtes soies, suture tibio-patellaire absente sur la première paire de pattes, soies à l'apex des griffes tarsales absentes, aile antérieure avec une seule intercalaire, gonopodes formés de deux segments avec une très forte expansion latérale.

Genres afro-malgaches inclus: *Bugilliesia*, *Mutelocloeon*, *Rhithrocloeon*.

Dans l'état de nos connaissances, l'attribution à un groupe des genres *Edmulmeatus* et *Susua* ne peut être faite de manière satisfaisante.

D. Biogéographie des Baetidae afro-malgaches

1 Quelques notions de biogéographie¹⁴

La biogéographie est définie comme l'étude et la compréhension de la répartition des organismes vivants; la répartition d'un taxon est considérée comme le résultat de facteurs et processus présents et passés. Le but de la biogéographie peut être résumé dans cette question: Qui vit où et pourquoi?

La biogéographie historique a pour but de reconstituer l'histoire et l'évolution de la répartition des espèces à la surface du globe au cours des temps géologiques. Elle se base sur des facteurs historiques (dérive des continents, succession des glaciations) pour expliquer la répartition actuelle des taxa.

La biogéographie écologique s'attache aux mécanismes de cette évolution. Elle étudie les processus d'expansion (pouvoir de dispersion) et de disparition des taxa ainsi que des facteurs écologiques. Ceux-ci s'expriment par le biais des contraintes physiques de l'environnement (température, ensoleillement, acidité du sol, pluviométrie...), des limites physiologiques des organismes et de leur potentiel adaptatif.

Une troisième catégorie de facteurs influence la répartition des taxa: les facteurs biologiques. Ils incluent les relations interspécifiques comme la compétition, la prédation ou le parasitisme.

La biogéographie est donc interdisciplinaire, puisqu'elle s'appuie sur des domaines aussi différents que la paléontologie, la géologie, l'écologie et la phylogénie.

1.1 La biogéographie descriptive

C'est une observation ancienne et triviale que chaque taxon animal et végétal est présent sur un territoire délimité. Ainsi chaque région de la Terre possède des associations animales et végétales qui lui sont propres. Comme c'est le cas pour beaucoup d'autres sciences, les Grecs et les Romains posent les premiers jalons de la biogéographie. Ils sont conscients que les espèces ne sont pas réparties uniformément et que certains facteurs environnementaux ont une influence directe sur leur répartition (Simpson, 1969).

Pendant longtemps, la biogéographie est confinée à la description de la répartition des flores et des faunes, à la délimitation de vastes régions où la biodiversité est plus homogène (autrement dit à la biogéographie descriptive). Pour Linné (1707-1778), toutes les espèces animales et végétales sont issues d'un «paradis terrestre» (L'Eden de la Genèse) situé sur l'équateur et comportant des montagnes élevées où pouvaient vivre les espèces des régions polaires. Les différentes espèces se seraient ensuite dispersées à la surface du globe, au fur et à mesure que les terres émergeaient. Linné considère donc que toutes les régions qui ont un climat identique doivent posséder des faunes identiques.

On retrouve cette même idée de dispersion chez **Buffon** (1707-1788), pour qui toutes les faunes devaient posséder une **origine commune** à partir d'un **centre de dispersion** situé dans l'hémisphère nord. Les espèces se seraient ensuite modifiées progressivement en migrant vers l'équateur sous l'effet de l'environnement et de la nourriture. Cette idée de modification due à la dispersion, généralement attribuée à Darwin, doit en fait être créditée à Buffon et ses

¹⁴ D'après Humpries et Parenti, 1999; Cox et Moore, 1993 et divers sites internet (sauf indications contraires)

contemporains. A partir de ce principe, appelé "loi de Buffon", il est possible d'expliquer à la fois les différences et les similitudes existantes entre des faunes et des flores géographiquement éloignées. Cuvier, Latreille et Humbolt s'attachent à comparer les faunes et flores tropicales d'Afrique et d'Amérique du Sud; ils constatent leurs dissemblances et leurs points communs.

Le botaniste **de Candolle** (1778-1841) permet de faire des progrès considérables à la biogéographie. Il sépare les facteurs externes (température, lumière, humidité...) qui déterminent l'habitat d'un taxon (qu'il nomme **station**) de l'aire de distribution globale du taxon (qu'il nomme **habitation**). Il distingue donc les facteurs écologiques des facteurs historiques. Il en conclut que les espèces avaient originellement une distribution réduite, puis ont colonisé secondairement de nouveaux territoires. Il indique également que les espèces cosmopolites sont des exceptions. Il les considère comme peu informatives; elles prouvent seulement que la dispersion existe. Il met en évidence trois moyens de dissémination: l'air, l'eau et les animaux (y compris l'homme!). En se basant sur les différentes régions d'"endémisme" caractérisées par des flores spécifiques, de Candolle détermine 20, puis 40 régions botaniques qui sont encore reconnues actuellement. Si certains genres ont une distribution limitée à une région, d'autres sont présents dans des régions fortement disjointes. Pour l'expliquer, il considère que les montagnes constituent des barrières entre les régions et rejette l'idée qu'elles sont des centres d'origines des taxa. Il s'oppose également vivement à l'immutabilité des espèces et pense que l'origine des espèces est due à des forces extérieures encore inconnues.

1.2 Biogéographie narrative

Au cours du XIX^{ème} siècle, une nouvelle interprétation des distributions disjointes se dégage, grâce au botaniste et explorateur britannique **Hooker** (1817-1911). Partant du principe qu'un taxon n'apparaît qu'une seule fois, la similarité entre des faunes appartenant à des régions disjointes est due à une **isolation des régions postérieure à l'existence des taxa** et non pas à des dispersions répétées. Ainsi, Hooker pense que les similarités observées entre les flores des îles très éloignées du Pacifique, ainsi qu'entre celles de la Nouvelle-Zélande et de l'Amérique du Sud, ne peuvent s'expliquer que si toutes ces terres ont été réunies au sein d'un seul continent plus grand que l'Océan Pacifique. En se basant sur les données paléontologiques disponibles, Hooker propose que des changements majeurs (des terres remplacées par des mers, des vallées remplacées par des montagnes) ont dû se produire récemment comparativement à l'âge des groupes biologiques. Il amène donc deux éléments majeurs pour comprendre la biogéographie: les organismes et les continents changent au cours du temps. Il entrevoit l'importance de profondes modifications de la géographie dans l'explication de la répartition des espèces.

Charles **Darwin** et Alfred **Wallace** remettent à l'honneur le rôle prépondérant des **dispersions aléatoires** dans l'origine de la répartition actuelle des espèces. Pour Darwin (1809-1882), les groupes taxonomiques sont plus récents que les régions qu'ils habitent. Il admet toutefois que des variations du niveau de la mer ainsi que la présence d'îles, qui sont actuellement submergées, pourraient avoir facilité les migrations de certaines espèces. La similarité des faunes européennes et des Îles Britanniques s'explique par le fait que ces deux surfaces ne formaient qu'un bloc jusqu'à récemment. Toutefois, la présence d'un même taxon dans des zones géographiquement très éloignées est considérée comme le résultat d'un pouvoir de dispersion élevé, et non comme la preuve que ces zones sont issues d'un même super-continent. Contrairement à de Candolle, qui ne considère le pouvoir de dispersion que pour

les espèces largement répandues, Darwin pense que la dispersion aléatoire, puis l'isolation sont le moteur essentiel de la spéciation et de l'endémisme. La migration aléatoire, reconstituée pas à pas en se basant sur les fossiles, est considérée comme le seul processus historique intéressant de la biogéographie. Seuls les groupes facilement fossilisables peuvent servir de support fiable aux études biogéographiques. Les modes de dispersion étant différentes d'un groupe taxonomique à l'autre, chaque étude donne un résultat différent; la biogéographie des taxa remplace la biogéographie des régions.

Wallace a d'abord une approche similaire à celle de Candolle, privilégiant la recherche des taxa endémiques et des régions d'endémisme, puis en déterminant les relations entre régions afin de pouvoir en tirer une histoire géographique. En considérant les relations entre les régions biogéographiques comme étant comparables à des relations de parentés, Wallace est le premier à avoir une approche analytique de la biogéographie. Il opte ultérieurement pour une approche darwinienne en considérant que la migration avec modification est le processus clé de la répartition des taxa.

Il distingue deux causes principales pour expliquer les distributions discontinues: il y a eu soit une dispersion au travers d'une barrière préexistante, puis isolation des populations (hypothèse de la dispersion); soit une dispersion d'un taxon sur une très grande aire, puis extinction des populations intermédiaires (par exemple par l'érection d'obstacle physique), entraînant la formation de deux populations séparées, évoluant vers deux espèces différentes (hypothèse de la vicariance). Deux écoles se forment, soutenant chacune l'une des deux hypothèses. Actuellement, il est évident que dans la majorité des régions biogéographiques, les deux processus ont eu lieu indépendamment et rendent compte de la complexité des distributions.

Les taxa ont colonisé des régions au-delà de leur répartition d'origine. La question qu'il faut dès lors résoudre est de savoir d'où est originaire un groupe donné ainsi que quand et comment il a occupé sa distribution actuelle. Répondre à cette question revient à déterminer le centre d'origine du groupe. Treize caractères ont été établis pour déterminer les **centres d'origines** (selon Cain, 1944 in Humphries & Parenti, 1999):

- Localisation de la plus grande variété de formes du taxon
- Localisation de la plus grande dominance et densité du taxon
- Localisation des formes les plus primitives
- Localisation des formes les plus développées physiquement
- Localisation des aires où la productivité du taxon est maximum
- Continuité et convergence des lignes de dispersion
- Localisation de la dépendance la plus stricte à un milieu précis
- Identification des lignées évolutives et des radiations à partir du centre d'origine
- Indication du centre d'origine selon les affinités écologiques
- Indication du centre d'origine en suivant les éventuelles migrations annuelles
- Indication du centre d'origine en se basant sur la phénologie générale
- Augmentation du nombre de gènes dominants dans le centre d'origine
- Concentricité des répartitions

Simpson (1969) propose une interprétation des principaux **ponts** et **routes de courses d'obstacles** qui expliqueraient la répartition actuelle des mammifères (Fig. 17). Hormis le pont reliant l'Amérique du Nord et l'Eurasie, aucun autre pont terrestre n'aurait existé en dehors de ceux qui sont présents actuellement. Le détroit de Béring, qui constituerait le pont principal entre l'Amérique du Nord et l'Eurasie, n'aurait permis le passage qu'aux espèces adaptées aux climats tempérés ou froids.

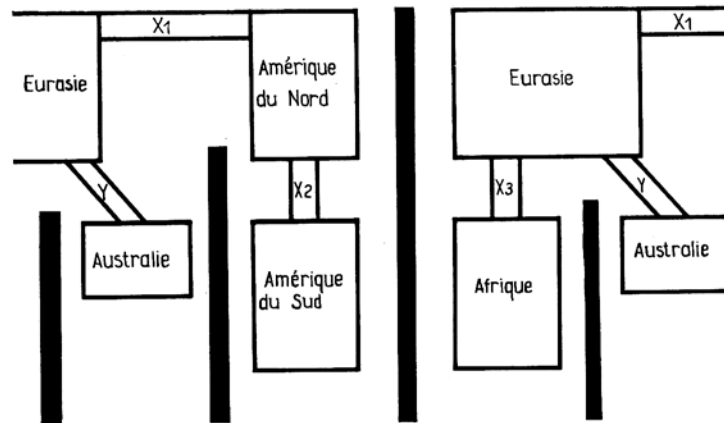


Figure 17: Ponts et routes de courses d'obstacles selon Simpson (1969). X1, 2, 3: principaux ponts et corridors; Y: route de courses d'obstacles variables; barres noires: obstacles constants durant le Cénozoïque (- 60 M.a.)

Si la plupart des biogéographes de la première moitié du XX^{ème} siècle (Cain, Simpson...) interprètent la structure des distributions en se basant sur des scénarios de dispersion, **Croizat** biogéographe vénézuélien, s'attache à la congruence des distributions des espèces de groupes très différents. Croizat admet la notion de dispersion, mais refuse catégoriquement son côté aléatoire. Il met en évidence des voies de dispersion communes à de nombreux taxa non apparentés (Vertébrés, Mollusques ou plantes). Il pense que la surface du globe est sillonnée d'**artères** ou de **pistes généralisées** communes à l'ensemble des êtres vivants; ces pistes suivent les grandes structures géologiques de la terre (Fig. 18). Cette recherche de structures communes à la majorité des être vivants est à la base de sa théorie de la **pangéographie**. Il tente d'englober l'ensemble des taxa à disposition pour déterminer les homologues globales entre les régions; il en donne une dimension statistique. En cela, Croizat s'oppose directement à la biogéographie darwinienne qui ne s'appuie que sur un nombre réduit de groupes qui permettent de reconstruire empiriquement l'histoire. Croizat part du principe que la tectonique change mais pas la dispersion. Ainsi les principales régions biogéographiques ne correspondent pas forcément à nos continents actuels recomposés. Si le concept élaboré par Croizat est juste, il manque toutefois une méthode rigoureuse pour mettre en évidence les homologues des faunes.

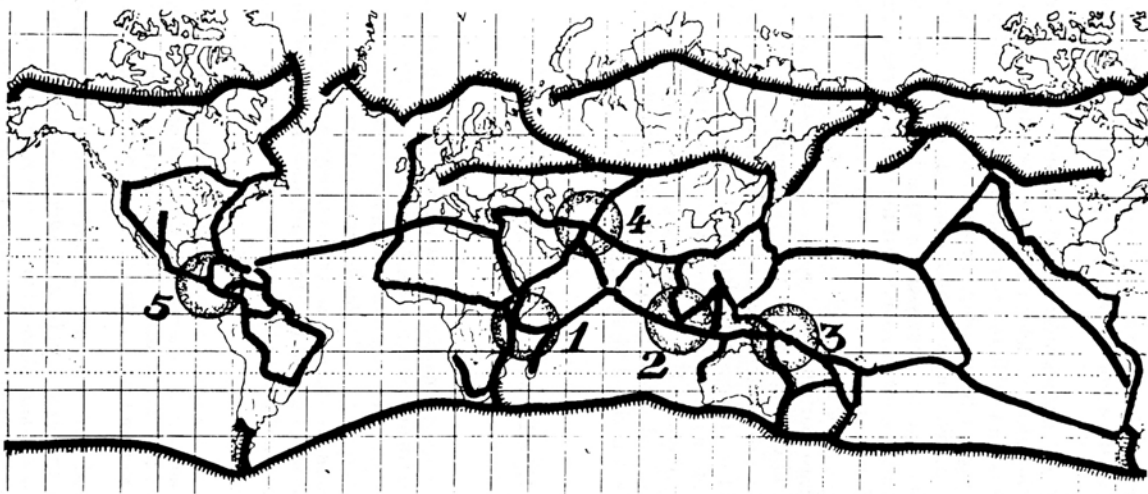


Figure 18: Principales pistes généralisées selon Croizat (1958 in Humphries & Parenti, 1999). Lignes: pistes généralisées; lignes hachurées: pistes australes et boréales. Cercles: principaux nœuds biogéographiques.

1.3 Biogéographie analytique

Durant les années 60 et 70, deux pas déterminants sont franchis qui permettent un véritable développement méthodologique de la biogéographie: la tectonique des plaques et l'utilisation des méthodes cladistiques. La tectonique des plaques est issue de la théorie de la **dérive des continents** de **Wegener**. Au début du XX^{ième} siècle, Wegener postule que toutes les plaques continentales ont été réunies en un seul super-continent qu'il appelle la Pangée. La subdivision de la Pangée débute au cours du Mésozoïque et perdure jusqu'à nos jours. Cette théorie s'appuie en particulier sur une concordance entre les côtes de l'Afrique et de l'Amérique du Sud (Fig. 19). Il y a aussi une concordance entre les structures géologiques à l'intérieur des continents. La situation géographique actuelle des deux continents montre la distribution cohérente des anciens blocs continentaux (boucliers) ayant plus de 2 G.A. (milliards d'années).

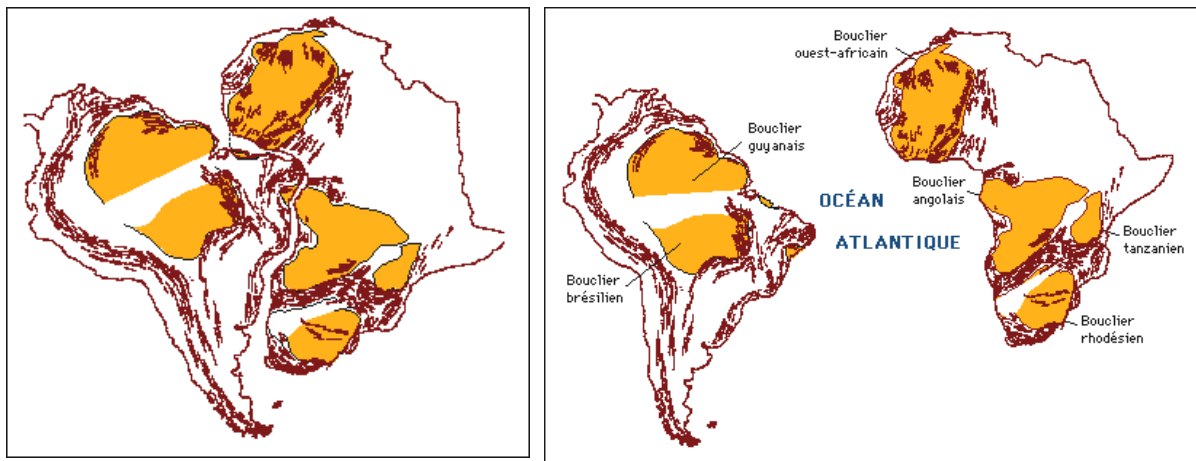


Figure 19: Correspondance des structures entre l'Amérique du Sud et l'Afrique

Croizat et les biogéographes darwiniens de son époque rejettent (ou ignorent) la théorie de la dérive des continents de Wegener. Malgré toutes les évidences qui soutiennent cette théorie, il faut attendre les travaux des géophysiciens des années 1960 pour que la dérive des continents, conceptualisée sous la forme de la tectonique des plaques, soit acceptée et serve d'alternative à la migration aléatoire de Darwin ou dirigée de Croizat.

Les relations entre les taxa endémiques de régions biogéographiques différentes peuvent être utilisées pour déterminer les relations entre ces aires géographiques. Si la ressemblance des faunes est donc considérée comme le signe d'une parenté étroite, les relations entre les différentes régions biogéographiques peuvent être mises en évidence grâce à la **cladistique**. La distribution des taxa entre les différentes régions lors de l'analyse cladistique biogéographique est équivalente à l'état des caractères lors de l'analyse cladistique classique. La méthode mise au point par **Platnick et Nelson** (1978) combine la cladistique hennigienne avec la méthode pangéographique de Croizat. Elle consiste à construire dans un premier temps un cladogramme des taxa, puis de remplacer les taxa par les régions biogéographiques dans lesquelles ils sont présents (Burckhardt, 2000). Le cladogramme ainsi obtenu, appelé **cladogramme de l'aire des taxa**, reflète les liens existants entre les régions biogéographiques. Lorsque toutes les branches issues d'un même nœud ont la même

distribution, elles sont remplacées par une seule branche. Le cladogramme résultant est désigné sous le terme de **cladogramme simplifié des aires des taxa**. Ce cladogramme permet de faire une analyse cladistique biogéographique. Les relations historiques existant entre les différentes régions sont exprimées dans un **cladogramme général des aires**. Plusieurs programmes permettent de reconstruire ce cladogramme général à partir du cladogramme simplifié des aires des taxa. Pour cette étude, nous emploierons le programme Component 2.0 qui utilise des fichiers Nexus; il s'agit du même type de fichier que pour le programme PAUP utilisé pour l'analyse cladistique (Page, 1993).

Plusieurs cladogrammes, correspondant à des groupes taxonomiques différents, peuvent être ainsi comparés. Le succès de ces comparaisons dépendra de la manière dont les facteurs communs influencent l'évolution et la distribution des groupes taxonomiques.

Le cas idéal serait constitué par un groupe faunistique où chaque taxon est endémique d'une seule région et où toutes les régions possèdent un taxon. Dans la réalité, plusieurs problèmes peuvent apparaître, en particulier lorsque certaines régions sont absentes dans un ou plusieurs cladogramme ou avec des taxa à large répartition. Il est trivial de constater que si un groupe taxonomique est absent d'une région, il ne peut fournir d'information sur les liens de parenté de cette région. Le problème se pose par contre lorsqu'il est nécessaire de combiner différents cladogrammes possédant des valeurs manquantes.

Les taxa à large aire de répartition introduisent une redondance en représentant plus d'une fois chacune des régions. De plus, les raisons qui font qu'un taxon a une répartition large ne sont pas nécessairement les mêmes. Pour résoudre ce problème, Nelson et Platnick (1981, in Humphries & Parenti, 1999) introduisent 2 hypothèses, appelées respectivement assumption 1 et assumption 2. Une troisième hypothèse, appelée assumption 0, a été émise ultérieurement par Zandee et Ros (1987, in Humphries & Parenti, 1999). Chacune de ces trois hypothèses traite de manière différente les espèces largement répandues. L'assumption 1 part du principe que si un taxon X est présent dans deux régions distinctes A et B, nous pouvons considérer qu'il s'agit en fait de deux sous-taxa X1 et X2 qui occupent respectivement les régions A et B. Les régions des cladogrammes ainsi reconstruits peuvent être soit monophylétiques soit paraphylétiques. L'assumption 1 implique que seules des extinctions et des spéciations sont à l'origine des répartitions actuelles.

L'assumption 2 considère que la répartition de chaque espèce peut être due soit à une spéciation, une extinction, une dispersion ou une vicariance. Les régions des cladogrammes ainsi reconstruits peuvent être monophylétiques, paraphylétiques ou polyphylétiques.

L'assumption 0 ou analyse de parcimonie de Brooks (BPA) considère les espèces à large répartition comme étant des synapomorphies pour les différentes régions incluses dans la distribution. Le groupe formé par ces différentes régions est donc monophylétique.

La biogéographie analytique adopte donc une approche hypothético-déductive, par opposition à la biogéographie darwinienne qui est inductive. La biogéographie analytique s'attache à reconstituer les relations biogéographiques, elle ne prétend pas reconstruire une histoire biogéographique et ne tente pas de localiser l'origine des lignées. Elle poursuit donc des buts opposés à la biogéographie darwinienne qui tente, en se basant sur les fossiles, de reconstituer la dispersion des taxa puis de localiser l'origine d'une lignée.

2 La biogéographie insulaire¹⁵

La notion fondamentale qui soutient la biogéographie insulaire est bien sûr l'île. Or, il n'existe pas un seul type d'île, mais une multitude qui diffèrent par leur forme et leur taille, leur géologie, leurs caractéristiques environnementales et leur origine.

Le biogéographe retient trois types principaux d'îles:

Iles continentales: elles sont le résultat d'une séparation récente ou ancienne avec un continent. Leur origine est donc la croûte continentale. La nature et l'origine des roches qui les composent peuvent être variables. Trois facteurs déterminent de manière prépondérante la composition faunistique: l'ancienneté de l'île, sa distance minimale avec un continent et la connexion récente avec d'autres masses terrestres, notamment lors des variations du niveau des océans qui se sont produits durant le quaternaire (1.8 millions d'années BP)

Iles océaniques: elles se sont formées sur la croûte océanique; leur origine est volcanique (basaltique). Elles sont liées aux failles océaniques, aux points chauds ou aux zones de subduction. Elles n'ont jamais été liées aux continents.

Iles écologiques: de nombreux biotopes terrestres peuvent être considérés comme des îles biologiques du fait des conditions environnementales drastiquement différentes des biotopes environnants (oued dans le désert, forêt au milieu de prairies...).

Williamson (1981 in Whittaker, 1998) considère que la manière dont la diversité évolue est plus importante que l'origine de l'île. Il définit comme océaniques les îles pour lesquelles l'évolution (spéciation) est plus rapide que l'immigration et comme continentales les îles pour lesquelles l'immigration est plus rapide que l'évolution. Ainsi, suivant le groupe étudié, une même île pourrait être soit océanique soit continentale.

Les changements environnementaux intervenus durant le Pléistocène et l'Oligocène (Quaternaire) ont eu une influence considérable sur la composition faunistique et floristique actuelle. Si ces changements sont plus particulièrement marqués dans les zones proches des pôles, ils ont eu également des effets très importants dans les zones intertropicales: des études palynologiques ont montré d'importantes variations de la flore des Iles Galápagos durant ces 10 000 dernières années dues principalement à des modifications de la pluviométrie.

2.1 Endémisme et spéciation

De nombreuses îles possèdent un taux d'endémisme élevé. Il convient toutefois de différencier deux types d'endémisme. Un grand nombre d'endémiques appartiennent à des groupes qui avaient auparavant une distribution nettement plus grande. Ils se sont éteints ou ont évolué de manière significative dans le reste de leur distribution. Le terme **paléo-endémique** est utilisé pour ces taxa reliques. A l'inverse, certains taxa ont évolué in situ, pour donner des lignées distinctes. On parle alors de **néo-endémique**. Cette division est bien sûr extrêmement réductrice, dans la mesure où de nombreuses espèces sont issues de lignées largement répandues mais ont également évolué in situ. Le taux d'endémisme varie d'une lignée à l'autre. Ainsi sur la majorité des îles, les escargots terrestres montrent un taux d'endémisme de plus de 90%. Les Drosophiles de l'archipel d'Hawaii constituent un autre exemple bien connu. L'archipel compte plus d'un millier d'espèces toutes endémiques. A l'inverse, sur 285 espèces

¹⁵ D'après Whittaker, 1998

de Rhopalocères connues des îles de l'océan Pacifique, plus de la moitié sont également présentes sur un continent.

Le concept d'endémisme est intimement lié aux mécanismes de spéciation, et par corollaire aux mécanismes d'extinction. Trois types de processus peuvent aboutir à la création d'une nouvelle espèce. Une espèce évolue progressivement en une nouvelle espèce au cours du temps. Cette évolution implique la disparition de l'espèce ancestrale. Ce mécanisme est appelé **anagenèse**. Lorsque l'espèce ancestrale ne donne pas qu'une seule espèce, mais deux espèces ou plusieurs espèces, il s'agit d'une **cladogenèse**. Il y a **anacladogenèse**, lorsque l'espèce ancestrale survit à la spéciation sans modification notable.

La spéciation peut être observée du point de vue géographique ou mécanique; ces deux points de vue sont interdépendants. D'un point de vue géographique, deux populations qui ont leurs distributions qui se superposent au moins partiellement sont dites **sympatriques**; elles sont **allopatriques** lorsque que leurs distributions sont séparées. Par analogie, lorsque la nouvelle entité apparaît dans la même zone que l'original, la spéciation est dite sympatrique et à l'inverse la spéciation est appelée allopatrique si la nouvelle entité et l'original ont des distributions séparées. La spéciation peut avoir lieu dans la zone de contact (zone d'hybridation) de deux populations, elle est alors considérée comme **parapatrique**. Dans le cas des îles, les spéciations sont généralement, mais pas nécessairement, de type allopatrique (distribution discontinue entre le continent et l'île).

Si l'on s'attache à examiner les mécanismes de spéciation plutôt que les circonstances géographiques, il est évident que différents processus sont en cause. Les mécanismes qui aboutissent à une spéciation dite allopatrique ou géographique peuvent être synthétisés de la manière suivante: une barrière géographique empêche le flux génétique au sein d'une population. Les deux sous-populations ainsi formées évoluent de manière indépendante au point d'être considérées comme deux espèces distinctes. Même si la barrière disparaît mettant fin à l'isolation des deux populations, il n'y a pas d'hybridation possible entre les deux populations. En fait, dans le cas d'une île qui est séparée de la plaque principale, la population insulaire possède une diversité génétique moindre. Elle est donc nettement plus sujette au phénomène de goulot d'étranglement (bottleneck). L'effet de la dérive génétique et la pression sélective sont les moteurs pour une différenciation rapide entre les deux sous-populations.

La spéciation **compétitive** apparaît lorsqu'une partie de la population exploite une niche écologique sensiblement différente. Le cas se produit notamment lorsqu'une nouvelle ressource, par exemple alimentaire, s'offre à une population. Une partie de celle-ci peut développer une spécialisation qui la rendra plus apte à se procurer la ressource convoitée. En effet, il vaut parfois mieux se spécialiser dans la conquête de l'une des deux ressources (la nouvelle ou l'ancienne) plutôt que de tenter de s'approprier les deux de front. A terme, la population peut finir par se scinder en deux espèces spécialisées, l'une par rapport à l'ancienne ressource et l'autre, par rapport à la nouvelle. Ce type de spéciation pourrait se produire en une centaine de générations; elle serait nettement plus rapide qu'une spéciation géographique qui requerrait entre 1 et 10 millions d'années (Rosenzweig, 1995 in Whittaker, 1998).

La **polyploïdie** est une augmentation du nombre de chromosomes chez les individus. Elle peut résulter d'un doublement des chromosomes propres à une espèce (autopolyploïde) ou de l'hybridation entre deux espèces avec conservation des jeux de chromosomes des deux espèces (allopolyploïde). Il s'agit d'un mécanisme de spéciation courant chez les plantes, puisque plus de 25% des espèces végétales seraient allopolyploïdes. Il est également courant

chez les arthropodes. Il est nettement plus rare chez les amphibiens et n'a jamais été constaté chez les mammifères et les oiseaux. Ce mode de spéciation est quasiment instantané.

Parmi les formes courantes d'évolution insulaire, il faut remarquer la perte de la capacité à voler. Ce phénomène s'observe principalement chez des insectes et des oiseaux vivant sur des îles isolées. Les taxa incapables de voler sont donc issus d'espèces ayant une bonne capacité de dispersion. Deux hypothèses ont été avancées pour expliquer cette incapacité. D'une part les individus qui ont perdu leur pouvoir de dispersion risquent moins d'être disséminés loin de leur pool génétique. D'autre part, la capacité à voler n'est plus forcément sélectionnée comme un avantage (par exemple en l'absence de prédation). Au contraire, elle peut être considérée comme un désavantage si l'on considère l'énergie investie dans le maintien et l'utilisation de la musculature liée aux ailes. Il est intéressant de remarquer que la perte du vol est apparue de manière indépendante chez les 17 espèces de Rallidae inaptes au vol.

Un autre phénomène courant est le gigantisme ou le nanisme des espèces insulaires. Les exemples les plus connus sont les tortues géantes, les *Aepyornis* de Madagascar et les rongeurs pour le gigantisme; les canards, les lézards et les ruminants pour le nanisme. Les deux évolutions peuvent apparaître à premier abord comme contradictoire. Les principaux facteurs invoqués pour expliquer cette évolution sont l'absence de prédation (pour le gigantisme), la faible quantité de nourriture à disposition (pour le nanisme), la compétition sexuelle (présente ou absente).

2.2 Modèles de spéciation

Il existe trois modèles de spéciation qui expliquent la majorité des cas de micro-évolution et de néo-endémisme sur les îles.

La spéciation peut se faire sans ou avec très peu de radiations (**anagenèse**). L'évolution morphologique est souvent très rapide, elle n'est accompagnée que de faibles changements génétiques. Le moteur de cette évolution est l'adaptation d'un nombre réduit de colonisateurs à un nouveau milieu. Les rapides changements environnementaux particulièrement marqués sur les îles, survenus durant le quaternaire, contribuent également à cette dynamique. La cladogenèse est beaucoup plus rare que l'anagenèse.

Le second modèle, appelé le **cycle des taxa**, se base sur la constatation que chaque espèce présente dans les îles des phases d'expansion et de régression. Le cycle comporte quatre étapes.

- 1) Une espèce continentale s'établit sur une île ou un archipel. Elle présente une expansion rapide généralement dans des habitats perturbés ou dans les zones côtières. L'espèce possède un pouvoir de dispersion élevé.
- 2) Le colonisateur étend sa niche écologique originelle et colonise de nouveaux habitats. Il évolue graduellement vers une ou plusieurs formes locales. Il devient de moins en moins compétitif dans son milieu originel face à de nouveaux colonisateurs.
- 3) La ou les espèces sont des endémiques de plus en plus spécialisées. Leur pouvoir de dispersion diminue et leur distribution se fragmente. Ils sont remplacés dans leur milieu originel par de nouveaux colonisateurs.
- 4) Le stade final est atteint lorsque les espèces sont devenues des endémiques extrêmement spécialisés avec une distribution relictuelle. Ces espèces ont un taux d'extinction très élevé.

L'une des raisons fondamentales du succès des colonisateurs est qu'ils n'ont pas sur l'île de prédateurs et de parasites. Ils sont capables de prospérer malgré la présence de forme locale qui se sont adaptés durant une longue période aux conditions de l'île. Les espèces locales présentent généralement une évolution contre adaptative suite à la présence des nouveaux immigrants.

Le modèle le plus spectaculaire est la **radiation**. L'espèce colonisatrice va rapidement évoluer en une multitude de nouvelles espèces. Un des facteurs principaux qui explique la radiation est la disponibilité de niches écologiques non exploitées. La spécialisation rapide pour une nouvelle niche écologique d'une partie d'une lignée entraîne une **radiation dite adaptative**. Les exemples les plus connus de cette radiation adaptative sont les Fringillidés des Galápagos et les Drosophiles d'Hawaii. L'adaptation à de nouvelles niches écologiques n'impliquent pas forcément une spéciation; cela dépend de la plasticité de l'espèce.

Toutes les radiations ne sont pas nécessairement adaptatives. La radiation peut se produire dans des niches écologiques très semblables, mais avec un habitat très fragmenté. Il s'agit alors d'une radiation non-adaptative allopatrique.

Les circonstances biogéographiques dans lesquels les radiations ont lieu peuvent être relativement distinctes. Les phénomènes de radiation ont généralement lieu dans des îles de grandes dimensions situées à la limite de l'aire de répartition des lignées. Le nombre faible de colonisateurs facilite la diversification in situ. D'autre part, l'absence de certaines lignées permettent l'exploitation par d'autres taxa de la niche écologique laissée vacante. La grande radiation des araignées et des Carabidés à Hawaii et en Polynésie s'explique notamment par l'absence des fourmis. En un même lieu, toutes les lignées ne présentent pas nécessairement le même taux de radiation. La spéciation par radiation est généralement un phénomène rapide.

Les trois modèles présentés s'attachent principalement à expliquer les modes de spéciation des nouveaux colonisateurs. Or il existe un autre moteur important de spéciation: les changements environnementaux. Les îles sont sujettes à des changements de leur degré d'isolation, de leur dimension, du niveau de la mer ou des variations climatiques. Ces changements peuvent nécessiter de rapides adaptations chez les lignées présentes ou impliquer leur extinction.

Un des facteurs extrêmement difficile à évaluer est le taux de spéciation. Toute généralisation semble vouée à l'échec. Cependant l'étude de quelques cas particuliers permet d'avoir quelques indications de l'échelle. Ainsi une étude sur une espèce de lézard (*Anolis sagrei*) a démontré qu'il était possible d'observer, sur une période de 10 à 14 ans, des différences adaptatives significatives entre des populations introduites sur des îlots différents. Il ne s'agit toutefois pas de spéciation complète mais de simple micro-évolution. D'autres exemples peuvent être fournis par des espèces strictement endémiques d'îles récentes. Septante espèces d'abeilles sont endémiques de Tahiti, alors que l'île ne serait vieille que d'un million d'années. 25 espèces de Drosophiles ne sont présentes que sur une seule île de l'archipel d'Hawaii qui n'aurait qu'entre 0.6 et 0.7 million d'années. Ceci démontre que d'importantes spéciations peuvent avoir lieu durant le quaternaire. Le taux de spéciation n'est toutefois pas constant sur une île donnée. Il diminue au cours du temps en raison du nombre toujours plus élevé d'espèces présentes par colonisation, puis par spéciation des premiers arrivants. Les phénomènes de spéciation par radiation ne semblent en particulier se produire que dans les premiers temps après la colonisation.

2.3 Théorie de l'équilibre de la biogéographie insulaire

Durant ces 40 dernières années, un grand nombre de recherches en biogéographie ont porté sur la biodiversité insulaire, s'intéressant notamment au rapport existant entre la surface de l'île et le nombre d'espèce, ainsi qu'aux facteurs influençant le nombre d'espèces présentes sur une île. Cet intérêt pour la biodiversité insulaire trouve son origine dans une théorie développée par MacArthur et Wilson: la théorie de l'équilibre de la biogéographie insulaire. Elle a été publiée dans un premier temps dans un article appelé "an equilibrium theory of insular zoogeography" (MacArthur & Wilson, 1963), puis a été développée dans leur livre "the theory of island biogeography" (MacArthur & Wilson, 1967). Parmi une multitude d'idées et de théories incluses dans ce livre, le concept central est la **théorie de l'équilibre**. La théorie de l'équilibre insulaire combine les facteurs d'immigration et d'extinction. Ces deux facteurs influencent directement le nombre total d'espèces. Ce nombre tend à devenir constant pour une île donnée à l'équilibre. Il résulte de la balance entre le taux d'immigration et le taux d'extinction (Fig. 20). Cet équilibre est donc dynamique puisque qu'il est la combinaison de deux taux qui sont à priori non nuls. Il implique donc un "turn-over" constant des espèces.

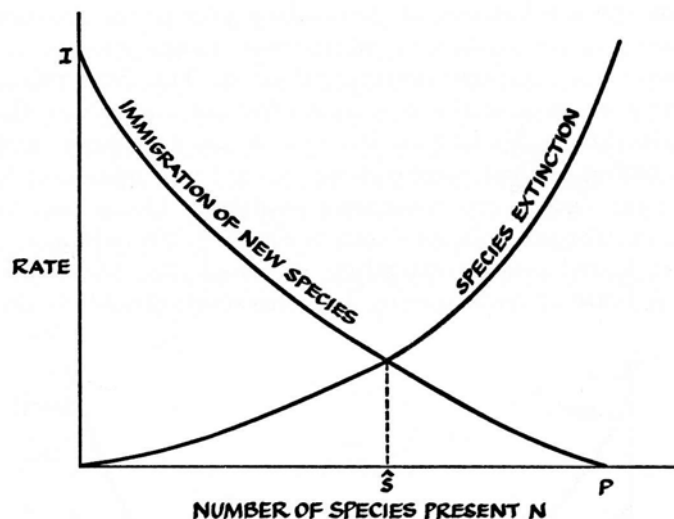


Figure 20: Modèle de l'équilibre pour une seule île. Le nombre d'espèces à l'équilibre correspond à l'intersection entre le taux immigration et le taux d'extinction

La théorie de l'équilibre insulaire postule que le taux de colonisation est initialement très élevé, car l'île possède un grand nombre de niches écologiques libres permettant l'installation des espèces ayant une capacité de dispersion suffisante. Ce taux va ensuite graduellement diminuer puisque la probabilité que les nouveaux arrivants appartiennent à une espèce déjà établie devient de plus en plus grande et d'autre part les niches écologiques libres sont de plus en plus rares. A l'inverse, le taux d'extinction est initialement nul puis va augmenter progressivement (Fig. 21). Il semble logique que le taux d'extinction augmente en relation directe avec le nombre d'espèces présentes.

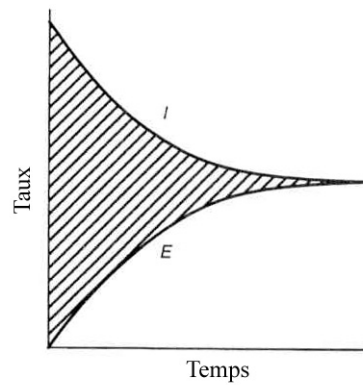


Figure 21: Intégration au cours du temps des différents taux d'immigration et d'extinction. I = Immigration; E = extinction

Le taux d'immigration est directement influencé par la position de l'île; plus l'île est proche de la masse continentale plus le taux d'immigration est élevé. Ceci s'explique aisément: plus une île est située proche de la source, plus la probabilité qu'une propagule (nombre suffisant d'individus appartenant à une espèce donnée pour former une population stable) atteigne l'île est élevée.

La taille de l'île affecte directement le taux de survie d'une espèce. Plus une île est vaste, plus le nombre d'habitats est élevé, et plus la population qui peut potentiellement s'établir est importante. A l'inverse, une île de petite taille n'offrira qu'un nombre restreint d'habitats et ne pourra supporter que des populations réduites, augmentant ainsi le risque d'une extinction (Fig. 22).

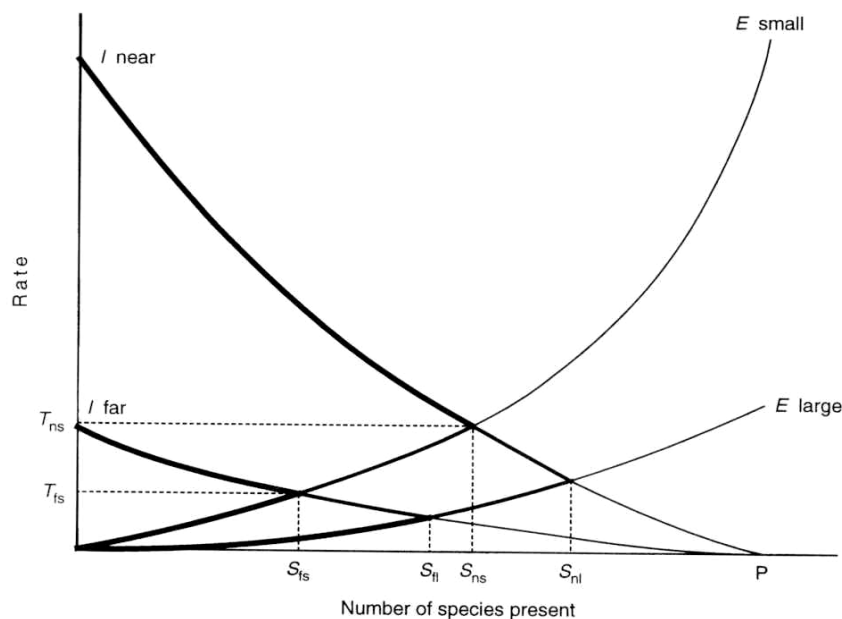


Figure 22: Modèle de la théorie de l'équilibre appliqué à différentes îles. S = nb d'espèces; T = Turn-over; I = taux d'immigration; E = taux d'extinction.

Preston (1962 in Gilbert, 1980) a montré qu'il existait une relation directe entre le nombre d'espèces présent sur une île et sa superficie. MacArthur et Wilson (1963; 1967) ont formalisé cette relation: pour une lignée particulière et pour une région donnée, il existe une fonction simple qui exprime cette relation:

$$S = C A^z$$

S est le nombre d'espèces d'un taxon donné sur une île, A est l'aire de cette île, C et z sont des coefficients. La valeur de C dépend du taxon étudié et de la région; il est donc considéré comme constants lorsqu'on étudie la diversité d'un taxon sur un ensemble d'îles proches et dont les conditions environnementales sont similaires; z représente la pente de la courbe de la diversité; elle est liée à la probabilité qu'une espèce puisse atteindre l'île.

Cette fonction peut être exprimée sous forme de logarithme, permettant de déterminer la valeur des paramètres C et z par une simple régression linéaire:

$$\text{LogS} = z \text{ LogA} + \text{LogC}$$

La théorie de l'équilibre insulaire a été testée dans de nombreux cas, avec des prédictions plus ou moins bonnes. Les équations ont été affinées afin de rendre compte de nombreux facteurs négligés par MacArthur et Wilson (présence d'un nombre d'espèces minimum, interaction entre les espèces,...). Ces modifications ne remettent pas en cause le fondement de la théorie, mais se contentent de l'ajuster à des cas particuliers.

Un grand nombre d'études se sont basées sur le modèle proposé par MacArthur et Wilson. Dans un premier temps, ce modèle a généré un grand enthousiasme. La théorie de l'équilibre a été appliquée à de nombreux écosystèmes autres que les îles océaniques, notamment pour modéliser l'effet de la fragmentation de l'habitat (forêt américaine). Toutefois, à partir des années 1970, plusieurs travaux ont remis en cause la validité de la théorie, ou tout du moins de ces fondements mathématiques.

Afin de démontrer la robustesse de la théorie de l'équilibre, Gilbert (1980) reprend toutes les études qui ont permis d'étayer ou contredire cette théorie. Il postule que, pour que ce modèle puisse être appliqué sans équivoque, il est nécessaire que:

- Il existe une relation étroite entre l'aire des îles et le nombre d'espèces qu'elles contiennent.
- Pour qu'une île soit à l'équilibre, le nombre d'espèces doit rester constant au cours du temps.
- Pour qu'il ait un équilibre dynamique il est nécessaire qu'une fraction importante des espèces change au cours du temps (turn-over).

La relation entre la superficie d'une île et sa diversité n'est pas aussi évidente qu'elle pourrait paraître au premier abord. Les exemples pris par MacArthur et Wilson ont été soigneusement sélectionnés pour coller au modèle de Preston. La majorité des études passées en revue par Gilbert (1980) ne présente pas une relation aussi claire. Les travaux sur la stabilité du nombre d'espèces sont toutes sujet à d'important biais (pression humaine sous estimée, événements naturels qui rompent l'équilibre tel que des incendies) et à des contradictions évidentes (une immigration importante malgré la présence de sous-espèces endémiques à l'île). Le phénomène de turn-over des espèces n'a pas pu être démontré. Le taux d'extinction est trop faible pour être mesurable. Les extinctions fréquentes sont généralement dues au fait que la taille du système est trop réduite pour inclure le processus étudié dans sa totalité (l'espèce merle devient éteinte dans un système limité à un pommier à chaque fois qu'un individu s'envole de l'arbre).

Il apparaît rapidement que la théorie de l'équilibre reste insuffisamment validée pour permettre son application généralisée aux nombreux problèmes de biogéographie, écologie et conservation de la Nature. La grande majorité des études ultérieures n'ont pas permis de vérifier la théorie de l'équilibre; la diversité biologique d'une île est la résultante d'un nombre trop élevé de facteurs particuliers à chaque île pour qu'il soit possible de le modéliser de

manière si aisée. L'usage qualitatif du concept de l'équilibre insulaire peut s'avérer utile; une approche quantitative est par contre à éviter (Gilbert, 1980).

Plusieurs raisons empêchent l'utilisation de la théorie de l'équilibre insulaire dans le cas des Baetidae malgaches. Cette théorie ne peut s'appliquer à une île d'une si grande dimension. D'autre part, l'immigration, si nous admettons qu'elle existe, est un phénomène trop ponctuel pour être mesurable.

2.4 Modèle synthétique de l'évolution insulaire

Au vu de la complexité des facteurs externes qui influencent la composition faunistique et floristique d'une île, il n'est pas possible d'expliquer la biogéographie des îles à l'aide d'un modèle unique. Le diagramme élaboré par Whittaker (1998) nous offre une synthèse de l'effet des principaux facteurs (isolation de l'île et capacité de dispersion, superficie de l'île, diversité des habitats, changements environnementaux,...) sur l'évolution générale d'un écosystème insulaire (Fig. 23); les axes représentent la superficie et l'isolement des îles.

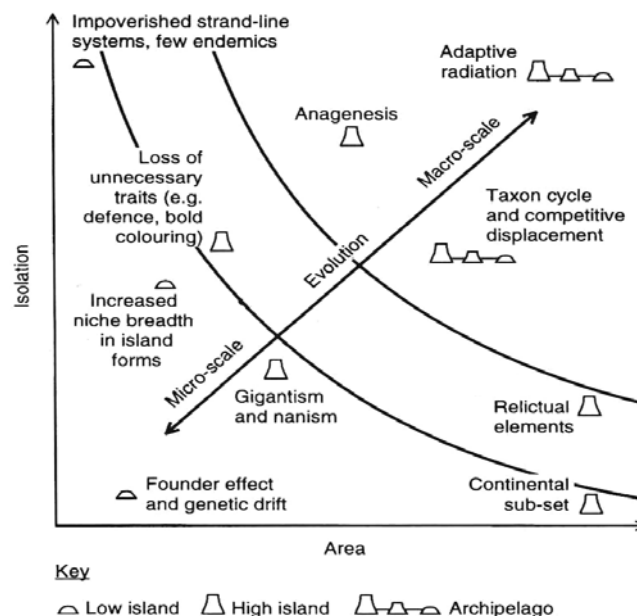


Figure 23 Modèle conceptuel de l'évolution des îles (d'après Whittaker, 1998)

La première constatation est que le degré d'isolation a un effet très différent suivant la taille de l'île.

Ce diagramme tente de rendre compte, selon les circonstances géologiques, quelle est l'évolution la plus probable. La capacité de dispersion a une influence directe sur l'échelle du diagramme. Elle joue un rôle prépondérant dans les modèles de spéciation, en déterminant quels sont les taxa qui sont capables de coloniser un milieu et surtout lesquels en sont incapables. La lecture du diagramme peut se faire de différentes manières. La taille des îles est bien sûr un facteur déterminant. Les îles de petite dimension présentent toujours une diversité et un niveau d'endémisme inférieur à celui des îles de plus grande taille. La dérive génétique a un effet négatif sur la diversité des petites îles proches des continents. Quant à celles qui se trouvent très éloignées des continents, elles sont très sensibles aux changements environnementaux. Les populations ne disposent pas d'un potentiel suffisant pour pouvoir s'adapter à des fluctuations rapides, entraînant un appauvrissement du système avec un

nombre d'espèces endémiques faible. Les espèces endémiques de ce type d'île ont une niche écologique nettement plus large que les espèces originelles, ce qui leur permet de mieux supporter les perturbations du milieu.

Les îles de grandes dimensions situées à proximité des masses continentales ont un taux d'endémicité très faible, les échanges fréquents avec le continent minimisent les risques d'extinction, mais limitent également la possibilité d'évolution propre et de dérive génétique. Les grandes îles qui ont un degré d'isolement légèrement supérieur peuvent posséder des taxa relictuels qui ont disparus du reste de leur distribution. Le degré d'évolution le plus élevé s'observe sur les îles isolées de grandes tailles. Si l'évolution y est très importante, la diversité spécifique n'augmente pas sensiblement; le mode principal de spéciation est alors l'anagenèse. Les radiations adaptatives et le cycle des taxa sont surtout présents dans les archipels isolés.

En se basant sur le taux d'évolution, il est possible de distinguer trois zones principales dans ce diagramme: une zone de micro-évolution, de quasi-absence d'évolution, et de macro-évolution. Au sein même d'une de ces zones, des facteurs très différents peuvent entraîner les mêmes effets sur des systèmes insulaires. Ainsi, la micro-évolution s'explique, suivant le type d'île, soit par une extension de la niche écologique des taxa suite à l'appauvrissement du système (petite île éloignée), soit par une dérive génétique (petite île proche), soit par un flux important depuis le continent source qui empêche une évolution plus importante (grande île proche). A l'inverse la macro-évolution peut être le résultat d'une évolution par anagenèse (grande île éloignée), une radiation adaptative (archipel éloigné) ou un cycle des taxons (archipel moyennement éloigné). Entre les deux processus de macro-évolution et micro-évolution se trouve une zone intermédiaire où les espèces ne présentent presque pas de processus d'évolution.

3 Etude Biogéographie des Baetidae malgaches

3.1 Biodiversité

Notre étude a permis de recenser 54 espèces et 22 genres décrits de Madagascar. Si le nombre de genres est relativement proche de la réalité, le nombre d'espèces est encore nettement sous-estimé pour deux raisons principales. Deux des genres les plus abondants et probablement les plus diversifiés à Madagascar (*Afroptilum* et *Dicentropilum*) n'ont pas fait l'objet d'une étude complète; seul quatre espèces ont été décrites (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998a; Gattolliat et al., 1999). Ce seraient vraisemblablement près d'une dizaine d'espèces qui resteraient à décrire dans ces deux genres. D'autre part, même si l'effort d'échantillonnage est considérable, il est évident que des espèces très peu abondantes ou à l'écologie particulière n'ont pas forcément été capturées. A cause de leur difficulté d'accès, certaines régions de Madagascar restent très peu échantillonnées voire totalement inconnues; il s'agit notamment de la presqu'île de Masoala, du Sambirana et du Tsaratanana. Or, de part leur topologie et la typologie de leur hydrosystème, ces régions sont susceptibles de posséder des faunes à la fois originales et diversifiées (Gibon, 2001).

La faune mondiale des Baetidae compte actuellement plus de 700 espèces réparties en 92 genres. Il est évident que notre connaissance des nombreuses faunes baetidiennes est encore très lacunaire et que ces valeurs sous-estiment largement la réalité. Seules les estimations pour les faunes d'Europe occidentale et d'Amérique du Nord peuvent être considérées comme bonnes (McCafferty, 2001; Sartori, 2001). Les faunes de l'Amérique du Sud, de l'Afrique subsaharienne et de l'Australie ont été localement bien travaillées mais possèdent encore de grandes régions non-prospectées (Campbell, 2001; Elouard, 2001; Pescador et al., 2001). La région la moins bien connue est probablement l'Asie (Soldán, 2001).

Région	Nb genres	% genres endémiques	Nb espèces	Sources
Madagascar	22	40	54	Etude présente
Afrique subsaharienne	31	58	128	(Elouard & Vololomboahangy, 1992) + compilation personnelle
Afrique du Nord	9	0	25	(Thomas, 1998)
Amérique du Sud	28	63	98	Hubbard, Pescador & Molinieri, données non publiées
Amérique du Nord	21	19	154	(McCafferty, 1996)+ compilation personnelle
Asie	25	43	220	(Soldán, 2001) + (Bae, 2001) + (Dudgeon, 1999)
Europe Occidentale	9	14	52	Compilation des faunes de France, Allemagne, Autriche, Suisse, Espagne et pays scandinaves
Australie	8	44	20	Campbell & Hubbard données non publiées + compilation personnelle
Monde	92		700	Estimations personnelles

Tableau 2: Diversités générique et spécifique, et taux d'endémisme des différentes régions biogéographiques

Malgré toutes ces restrictions, certaines comparaisons peuvent être menées en se basant sur le tableau 2. Plus d'un cinquième des genres de Baetidae, actuellement recensés, sont présents à Madagascar et près d'un quinzième du nombre total d'espèces de Baetidae sont endémiques de Madagascar.

Avec 31 genres, l'Afrique est la région qui présente la plus grande richesse générique. Madagascar possède une diversité générique égale à celle de l'Amérique du Nord mais légèrement moindre que l'Amérique du Sud ou l'Asie. L'Europe, l'Afrique du Nord et l'Australie ont une faune nettement plus pauvre.

Les faunes de l'Afrique subsaharienne, de l'Amérique du Sud et du Nord comptent deux à trois fois plus d'espèces que la faune malgache. Madagascar et l'Europe occidentale possèdent un nombre très proche d'espèces. Avec seulement une vingtaine d'espèces, l'Australie et l'Afrique du Nord présentent une diversité spécifique très faible.

Ces quelques chiffres suffisent à eux seul à rendre compte de la diversité des Baetidae à Madagascar. Il n'est pas abusif de prétendre que Madagascar possède une diversité égale à celle d'un continent et ceci malgré une superficie 30 à 70 fois plus petite que celle des autres continents.

Le taux d'endémisme générique permet de séparer les régions biogéographiques en deux catégories. D'une part, les régions qui possèdent un taux d'endémisme élevé: Madagascar, Afrique subsaharienne, Amérique du Sud, Asie et Australie. D'autre part, les régions qui ont un taux faible voire nul: Europe, Afrique du Nord, Amérique du Nord. L'endémicité est donc très élevée dans les régions formées par des plaques issues totalement ou partiellement du Gondwana. Ce taux est faible dans les régions issues uniquement de la Laurasie. La famille des Baetidae posséderait donc une origine gondwanienne.

Le taux d'endémicité de l'Afrique et de Madagascar ne paraît pas de prime abord supérieur à celui des autres régions. Par contre, si nous ne considérons plus Madagascar et l'Afrique comme des régions indépendantes mais comme une seule entité, le taux d'endémicité s'élève alors à plus de 90%! Ce résultat indique clairement que les faunes africaines et malgaches sont intimement liées et que les similitudes qu'elles présentent sont le résultat d'une évolution commune.

En s'appuyant sur le tableau 2, il est donc possible de définir trois principaux centres de diversité et d'endémicité (centre d'évolution): la région afro-malgache, l'Amérique du Sud et l'Asie. La région afro-malgache s'avère posséder à la fois la faune la plus riche et surtout la plus isolée. L'Amérique du Sud peut être considérée comme le second centre d'importance pour les Baetidae. Elle possède également une grande diversité. Son endémicité est par contre moins élevée, ceci est en grande partie dû aux genres présents à la fois en Amérique du Sud et du Nord. La majorité des genres communs entre ces deux régions provient d'une dispersion depuis la zone néotropicale vers la zone néarctique (McCafferty et al., 1992; McCafferty, 1998). L'Amérique du Sud doit donc être considérée comme le centre d'origine pour les genres néotropicaux et panaméricains (Edmunds, 1979). L'Asie a une position particulière: une partie des plaques qui la forme sont d'origine gondwanienne (Inde), alors que la majeure partie est laurasienne. Elle montre néanmoins une faune à la fois riche et originale.

L'Australie possède une faune propre, mais très peu diversifiée. Elle peut donc être considérée comme un centre de spéciation secondaire pour les Baetidae.

3.2 Affinités des espèces et des genres malgaches

53 des 54 espèces de Baetidae sont strictement endémiques de Madagascar. *Cloeon smaeleni* est l'unique espèce malgache, non seulement de Baetidae mais aussi d'éphémères, à ne pas être endémique de Madagascar. Sa distribution inclut toute l'Afrique subsaharienne où elle est une des espèces les plus communes et les plus largement distribuées (Demoulin, 1970; Gillies, 1980). Gillies (1985) la considère également comme présente au Sud Yémen (Fig. 24).



Figure 24: Distribution de *Cloeon smaeleni*

Les genres de Baetidae présents à Madagascar ont principalement deux types de distribution: 9 genres sont endémiques et 10 genres ont une répartition limitée à la région afro-malgaches (Fig. 25).

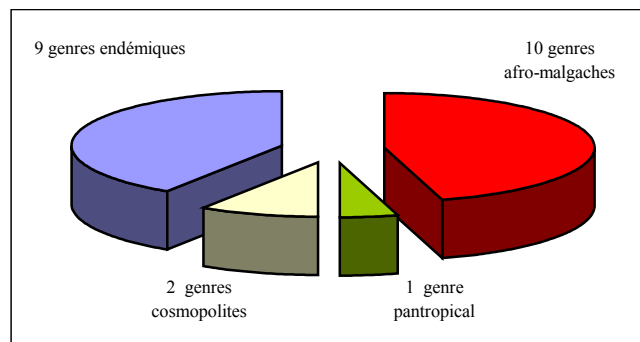


Figure 25: Différents types de répartition des genres malgaches

Seul deux genres (*Cloeon* et *Labiobaetis*) ont une distribution presque cosmopolite et un genre (*Cloeodes*) est présent dans toutes les zones tropicales (Fig. 26). Cela signifie que tous les genres malgaches non endémiques sont présents en Afrique (Fig. 25).

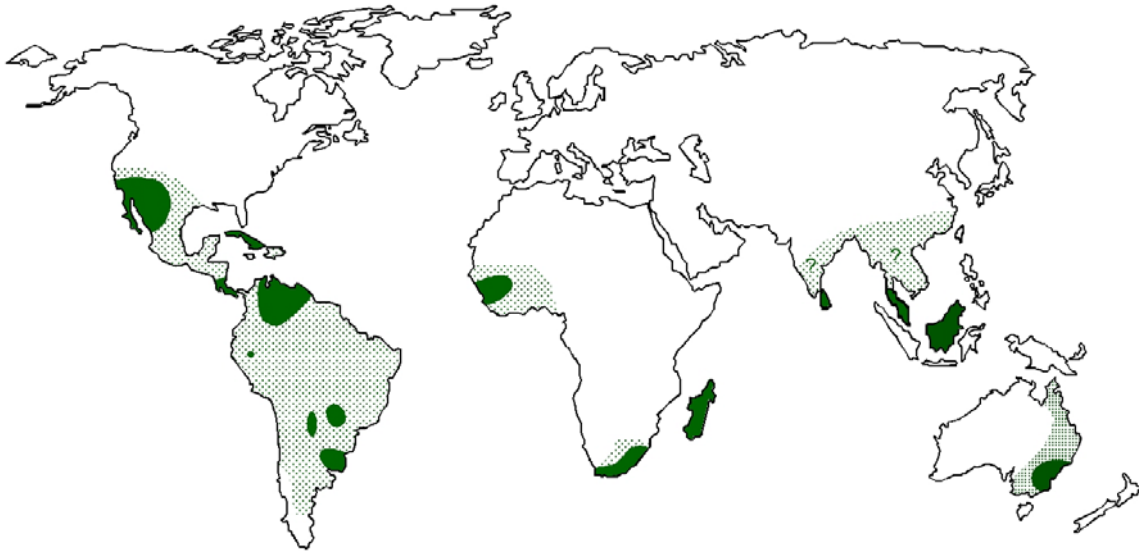


Figure 26: Distribution du genre *Cloeodes*: vert plein données de la littérature, vert pointillé distribution prévisible

Selon les données géophysiques issues de la tectonique des plaques, Madagascar devrait présenter des affinités nettes avec les faunes des masses continentales qui formaient le plateau du Dekkan, en particulier l'Inde et l'Australie. Or il apparaît que les composantes orientale et australe ne jouent qu'un rôle mineur; seul les genres à large distribution lient ces différentes faunes (Fig. 27). Les affinités génériques mettent par contre très fortement en évidence les relations étroites qui lient les faunes africaine et malgache. Avec treize genres en commun, ce sont très nettement les faunes les plus proches. Comme le laissait présager les relations géophysiques, les faunes malgache et néotropicale sont très dissemblables; elles n'ont qu'un seul genre pantropical en commun.

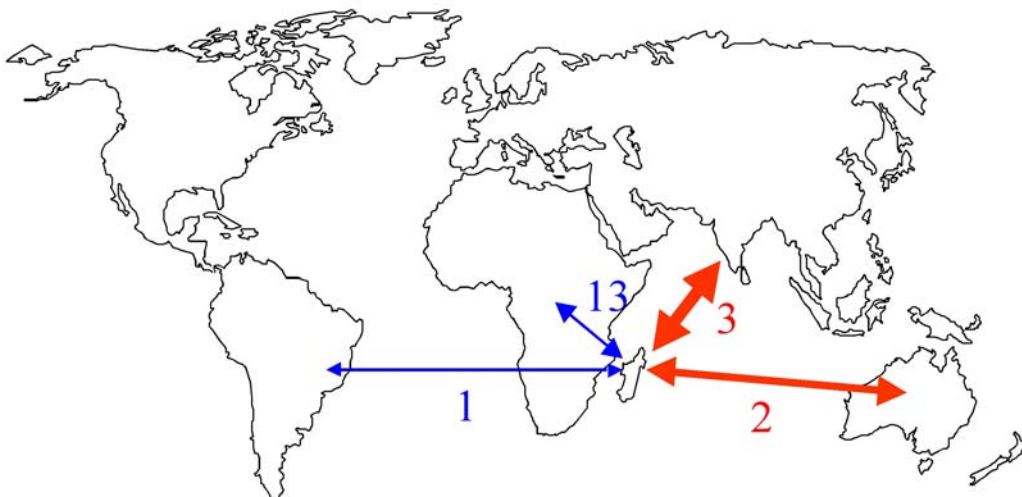


Figure 27: Nombre de genres en commun: l'épaisseur des traits indique le degré d'affinité entre les différentes masses continentales en se basant sur les événements géologiques

Cette contradiction entre les données géophysiques et les affinités faunistiques est claire pour les Baetidae. S'agit-il d'un phénomène unique au sein des Ephéméroptères et des autres groupes faunistiques?

Les différentes lignées de la faune malgaches peuvent avoir plusieurs origines. Trois facteurs principaux expliquent ces affinités différentes (Betsch & Cassagnau, 1996):

- L'âge du Phylum
- Les contraintes environnementales
- La capacité de dispersion

D'un point de vue biogéographique, les lignées anciennes (présentes avant la séparation des blocs du Gondwana) et ayant un potentiel de dispersion faible sont les plus informatives et les plus facilement interprétables.

Comme nous l'avons déjà souligné, les Ephéméroptères sont donc d'excellents candidats pour tenter de mettre en lumière les relations entre les différentes zones géographiques. L'hypothèse que les Ephéméroptères aient pu coloniser des plaques continentales entières, tel que Madagascar, après la séparation du Gondwana est considérée comme très improbable (Sartori et al., 2000). Des migrations ne sont peut-être pas totalement à exclure à priori; mais une faune, aussi riche et diversifiée que celle de Madagascar, ne peut être issue d'une succession improbable d'événements de colonisation. Au sein des Ephéméroptères, les affinités entre les faunes africaine et malgache sont évidentes, les composantes orientales et océaniques sont nettement moins marquées (Sartori et al., 2000). De plus, les faunes africaines et malgaches présentent des similarités aussi bien dans les lignées faiblement représentées (Heptageniidae) que dans leurs lacunes (Siphonuroidea). La majorité des lignées d'éphémères présente donc le même type d'affinité que les Baetidae.

Les composantes orientales de la faune malgache, même minoritaires, ne doivent cependant pas être tenues pour négligeables. Ainsi, la famille des Palingeniidae présente une distribution qui inclut Madagascar, l'Inde, l'Asie du Sud-est et l'Europe; elle est par contre absente d'Afrique. Cette lignée représente donc clairement une composante orientale de la faune malgache. L'hypothèse, émise par Edmunds (1975), d'une extinction de cette famille en Afrique continentale semble très peu probable au vu des exigences écologiques des représentants de cette famille (Sartori et al., 2000). La famille des Tricorythidae, bien que présente en Afrique, pourrait être également une composante orientale de la faune malgache (Edmunds, 1979).

Les Trichoptères représentent l'autre grand groupe d'insectes aquatiques à capacité de dispersion réduite. La faune d'Afrique subsaharienne des Trichoptères semble avoir subi un isolement profond. Elle est marquée par des lacunes importantes (absence de groupes majeurs tel que les Rhyacophilidae et sous-représentation d'autres tels que les Limnephilidae). Madagascar et l'Afrique sub-saharienne montrent une grande similitude à la fois des taxa en commun et des lacunes. La composante orientale se limite à deux genres communs (*Setodes* et *Potamyia*) (Gibon, 2001).

Parmi les autres groupes, dont la systématique est relativement bien connue et qui peuvent être considérés comme informatifs d'un point de vue biogéographique, nous retiendrons les scorpions, les microarthropodes du sol et les fourmis. D'autres groupes tels que les Drosophiles ou les Rhopalocères présentent des affinités évidentes avec l'Afrique. Mais au vu de leur capacité de dispersion élevée, il n'est pas possible de séparer l'effet de l'immigration

des similitudes dues à une faune ancestrale commune datant d'avant la séparation des deux blocs (Bernardi, 1996; Lachaise et al., 1996).

Les scorpions malgaches appartiennent à deux familles anciennes qui avaient une distribution gondwanienne antérieure à l'éclatement du super-continent. Tous les genres sont primitifs et archaïques; certains n'existent plus ailleurs. Les affinités sont quasiment exclusivement afrotropicales; un seul genre appartenant à une lignée très primitive présente des affinités avec l'Inde et le Sri-Lanka (Lourenço, 1996).

Plusieurs groupes de microarthropodes du sol et de la litière sont très archaïques et ont une capacité de dispersion très faible. Une étude a été menée sur les relations biogéographiques de certains insectes aptérygotes (Protoures, Diploures et Collembolés), des Myriapodes (Pauropodes) et des Crustacés terrestres (Ostracodes) (Betsch & Cassagnau, 1996). Tous les groupes, sauf les Ostracodes, présentent des affinités orientales ou océaniques nettes (Protoures: affinités indo-australiennes; Diploures: affinités indo-malaises; Pauropodes: affinités océaniques; Collembolés: pantropicales et indo-malaises). Les composantes afrotropicales sont présentes dans toutes les lignées; elles sont minoritaires, mais non négligeables. Les Ostracodes montrent par contre une très nette affinité avec l'Est et le Sud du continent africain. Leur origine aquatique pourrait avoir facilité une colonisation postérieure à la séparation des blocs et expliquerait ce lien.

La faune des fourmis malgaches a été étudiée par Fisher (1996). Cette étude a permis de montrer que cette faune est très fortement apparentée à la faune africaine et ceci également chez des taxa qui ont la plus faible capacité de dispersion (absence de reines ailées et formation de nouvelle fourmilière par bouturage). Cette affinité est bien marquée au niveau générique (9 genres présents en Afrique et à Madagascar mais pas en Inde, contre 3 genres présents en Inde et à Madagascar mais pas en Afrique). Elle est encore plus flagrante si on compare les groupes d'espèces, et non plus les genres. L'un des autres faits marquants est le taux d'endémisme très faible que présente la faune myrmécologique indienne. L'une des explications envisagées serait des extinctions dues soit à la dérive rapide de l'Inde, soit à la compétition avec des taxa asiatiques nettement plus évolués et plus agressifs (tel que les fourmis voyageuses qui sont absentes de Madagascar).

Pour caractériser les différentes faunes malgaches, nous ne pouvons que reprendre les constations générales faites par Paulian (1996). La faune malgache est aussi remarquable par ses lacunes que par ses richesses. Elle montre à l'équilibre des combinaisons différentes de celles observables dans des milieux similaires en Afrique ou en Asie. Cette constatation s'applique aussi bien aux mammifères qu'aux insectes aquatiques. D'un point de vue biogéographique, l'essentiel de la faune malgache présente d'indiscutables affinités éthiopiennes, les éléments orientaux étant minoritaires. Elle montre donc des affinités en contradiction directe avec les données géophysiques. Les microarthropodes du sol constituent la seule exception: ils montrent des affinités orientales et océaniques claires. Comme les données tectoniques ne peuvent être remises en cause, il est nécessaire de trouver une autre explication.

Parmi les lignées dont nous avons tenu compte, les microarthropodes du sol forment le groupe le plus primitif et celui dont les capacités de dispersion sont les plus faibles. Ils doivent donc être considérés comme les meilleurs indicateurs biogéographiques. Pourquoi, dès lors, les autres lignées ne présentent-elles pas les mêmes affinités? Trois hypothèses peuvent être envisagées:

- Les groupes présentaient une distribution limitée avant la séparation; cette distribution englobait l'Afrique et Madagascar, mais pas l'Inde ou d'autres parties du Gondwana.
- Il y a eu des extinctions à large échelle qui ont entraîné la disparition de ces groupes sur une partie des plaques gondwaniennes. Ces extinctions seraient postérieures à la séparation du Gondwana.
- Les groupes sont plus récents que nous ne l'imaginions et leur capacité de dispersion est supérieure à celle envisagée. Madagascar n'est donc pas considéré, pour ces groupes, comme un isolat. Les affinités afro-malgaches sont donc dues à des colonisations secondaires de l'Afrique vers Madagascar ou de Madagascar vers l'Afrique.

Aucune des trois explications ne peut être écartée à priori; chacune est vraisemblable au moins pour une partie des groupes considérés. De plus, ces hypothèses ne s'excluent pas mutuellement. Dans le cas particulier des Baetidae, nous verrons dans la suite de ce chapitre quels seront les éléments qui permettront de privilégier l'une d'entre elles.

3.3 Biogéographie analytique

3.3.1 Cladogramme des aires des taxa

L'analyse biogéographique analytique requiert un cladogramme des taxa. Nous prenons en compte les mêmes taxa que pour l'analyse cladistique et utilisons la reconstruction phylogénétique obtenue précédemment (Fig. 16). Nous avons retenu huit régions biogéographiques: Madagascar, Afrique du Sud, Afrique de l'Ouest, Afrique de l'Est, Afrique du Nord, Europe, Inde, Amérique, Nouvelle Zélande. Le choix de ces régions est directement lié aux choix des taxa; elles correspondent à leur aire de répartition. Nous avons divisé le continent africain en quatre régions. Cette division peut paraître arbitraire. Elle correspond en fait aux faunes pour lesquels il existe des travaux récents et suffisamment complets (Elouard, 2001):

- Afrique de l'Ouest: matériel récolté et décrit par Elouard, Wuillot et Gillies (ORSTOM, Bamako, Mali) (Gillies, 1985; 1988; 1989; 1990a; Elouard et al., 1990; Elouard & Hideux, 1991b; a; Wuillot & Gillies, 1993a; b; 1994)
- Afrique du Sud: Synthèse par Demoulin (Demoulin, 1970) des importants travaux en systématique fait au milieu de XX^{ième} siècle par Barnard (1940), Crass (1947a et b) et Kimmins (1949); et récemment les travaux de révision menés par McCafferty et son équipe (Barber-James & McCafferty, 1997; Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997c; 1998a; Lugo-Ortiz & De Moor, 2000b; a; Lugo-Ortiz et al., 2001).
- Afrique de l'Est: matériel récolté et décrit par Gillies de Tanzanie et des régions limitrophes (Gillies, 1985; 1991a; b; 1992; 1993).
- Afrique du Nord: Compilation des données et descriptions de nouvelles espèces par Thomas (Thomas & Soldán, 1989; Thomas et al., 1992; Thomas & Gagneur, 1994; Thomas, 1998).

La première étape de l'analyse cladistique consiste à créer, à partir du cladogramme des taxa, un cladogramme de l'aire des taxa (Annexe 15). Le cladogramme des aires des taxa peut être simplifié en regroupant les taxa frères ayant la même distribution (figure 28):

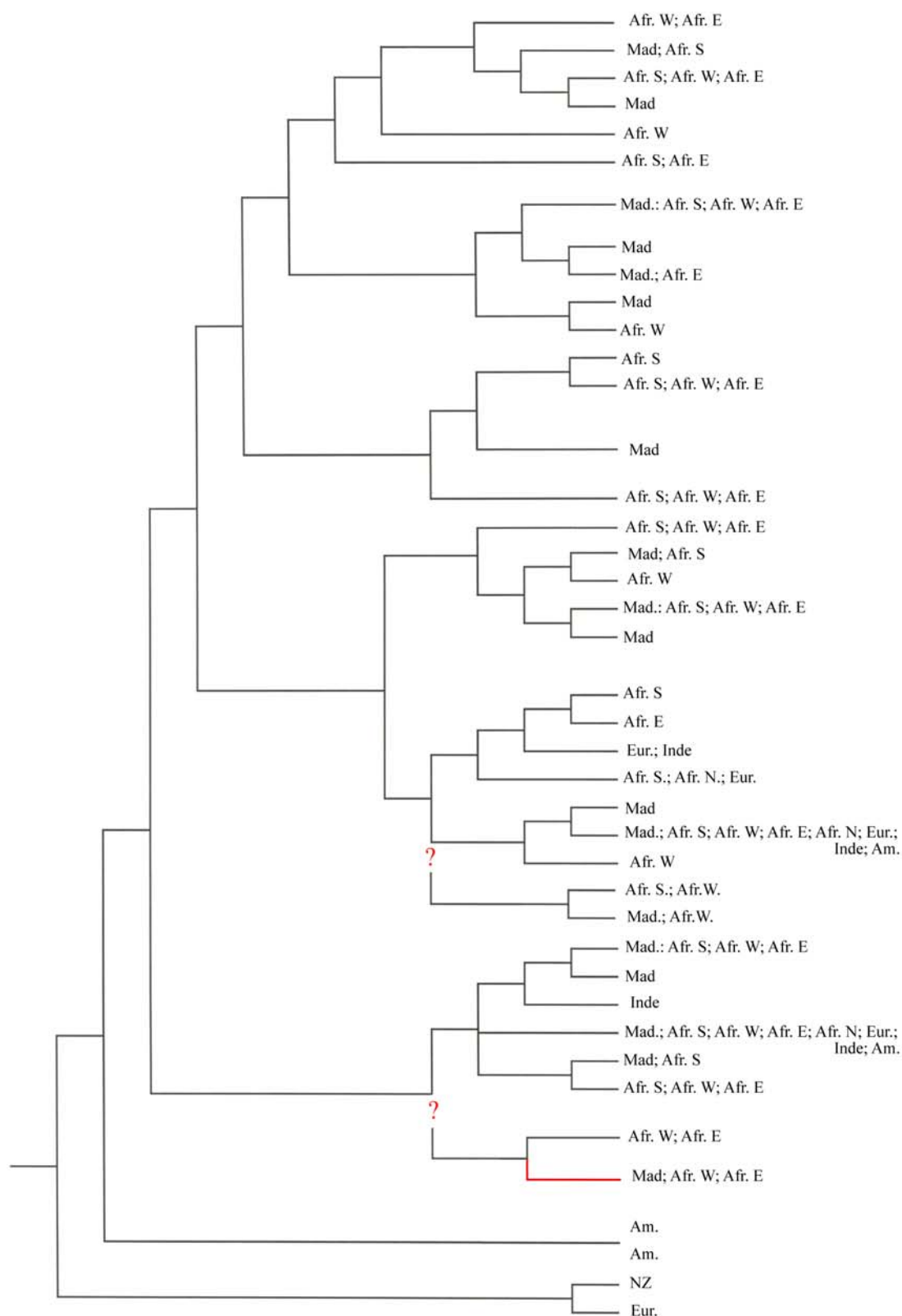


Figure 28: Cladogramme des aires des taxa simplifié: Mad.= Madagascar; Afr. W.= Afrique de l'Ouest; Afr. E.= Afrique de l'Est; Afr. S. Afrique du Sud; Afr. N.= Afrique du Nord; Eur.= Europe; Am. Amérique; NZ= Nouvelle Zélande.

Le cladogramme des aires des taxa permet de connaître la distribution de chacune des lignées issues de l'analyse cladistique.

La lignée verte a une distribution strictement limitée à la région afro-malgache. Au sein de cette lignée, chacune des trois sous-lignées (symbolisées dans la figure 15 par les couleurs rouge, verte et brune) présente également chacune une distribution afro-malgache. Cette lignée inclus à elle seule la moitié des genres afro-malgaches. Elle doit donc être considérée comme une des composantes principales de cette faune.

La lignée grise n'est composée que de trois genres. L'évolution très poussée des génitalia en font une lignée très particulière dont la distribution est restreinte à la région afro-malgache.

La lignée violette est composée essentiellement de taxa afro-malgaches. *Indocloeon* est le seul genre de cette lignée absent de la région afro-malgache; il pourrait de ce fait être considéré comme une des rares composantes d'origine gondwanienne de la faune du sous-continent indien. *Cloeon* appartient également à cette lignée. Sa distribution est quasi-cosmopolite, il est juste absent de la région néotropicale. Cette distribution très large est à mettre en relation avec son pouvoir de dispersion exceptionnellement élevé pour un Baetidae.

La lignée jaune correspond au complexe *Cloeodes* tel qu'il a été défini par Lugo-Ortiz et McCafferty (1998f), puis élargi à *Maliqua* et *Bernerius* (McCafferty, 2000). Outre les genres afro-malgaches, cette lignée inclus également le genre pantropical *Cloeodes* et le genre néotropical *Bernerius*. Elle montre une distribution large avec une diversité importante dans la région afro-malgache.

La lignée bleue est la plus hétérogène, elle regroupe aussi bien des genres africains, afro-malgaches que quasi-cosmopolites. De nombreux autres genres, notamment paléarctiques et orientaux, qui n'ont pas été inclus dans cette analyse, appartiennent très vraisemblablement à cette lignée. La majorité des taxa connus du sous-continent indien sont rattachés à cette lignée (Hubbard & Peters, 1978; Müller-Liebenau & Hubbard, 1985). *Labiobaetis* est le seul genre présent à Madagascar qui appartienne clairement à cette lignée. Or *Labiobaetis* est subcosmopolite. Ces éléments tendraient à indiquer que cette lignée a une origine extérieure à la région afro-malgache. Elle présenterait par contre des centres secondaires de spéciation en Afrique continentale; cette spéciation aurait permis la formation des genres africains *Pseudopannota*, *Demoreptus*, *Glossidion*, *Ophelmatostoma* et *Tanzaniella*. Madagascar se situerait donc en limite de répartition de cette lignée. Plusieurs hypothèses sur l'expansion de cette lignée en Afrique continentale et à Madagascar peuvent être envisagées, en particulier sur le moment où ces colonisations se sont produites. Ces hypothèses seront discutées ultérieurement.

3.3.2 Cladogramme général des aires

Deux arbres également parcimonieux ont été obtenus par l'analyse cladistique biogéographique (Figs 29 et 30). Les résultats sont identiques quelle que soit l'hypothèse retenue, concernant les taxa à large répartition (Assumption 0, 1 ou 2). Cela signifie que les arbres obtenus sont suffisamment robustes pour ne pas être influencés par des biais inhérents aux taxa à large spectre.

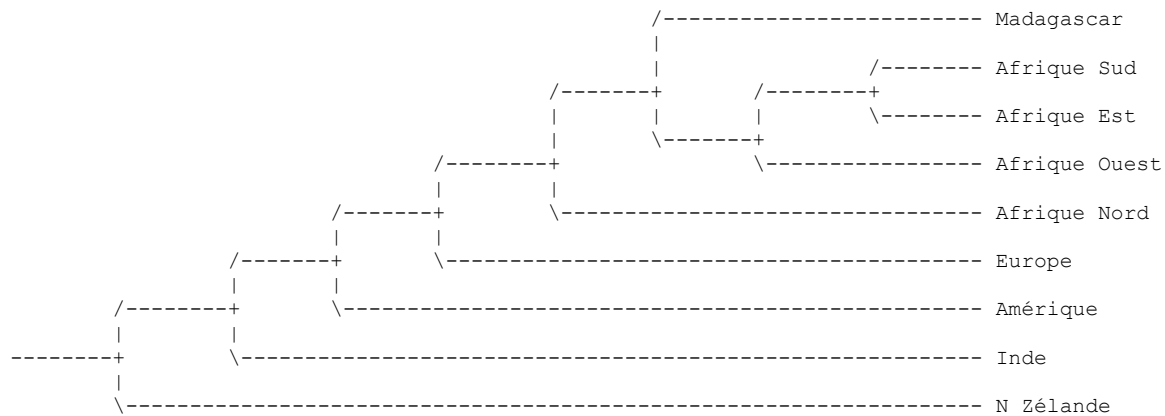


Figure 29: Cladogramme général des aires (premier arbre obtenu avec l'ensemble des taxa).

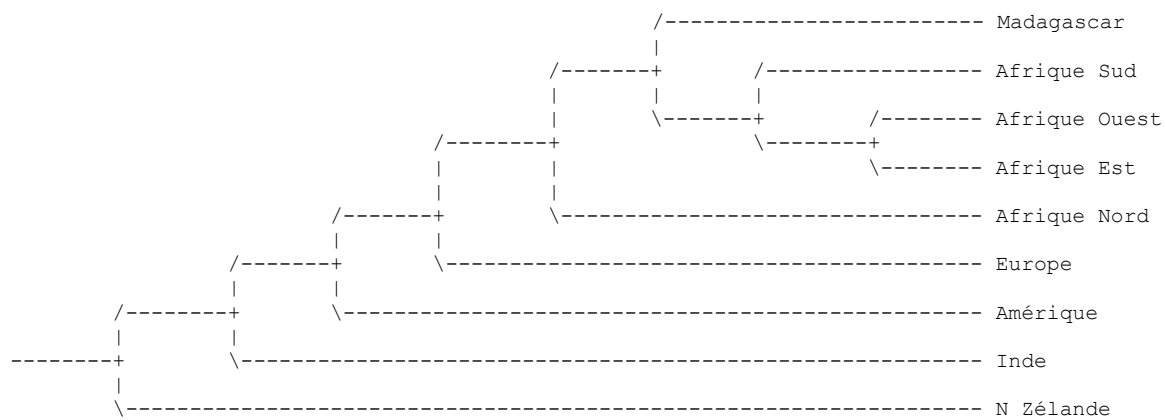


Figure 30: Cladogramme général des aires (deuxième arbre obtenu avec l'ensemble des taxa).

Seul le groupe frère de l'Afrique de l'Est diffère entre ces deux arbres: dans le premier arbre l'Afrique du Sud est le groupe frère de l'Afrique de l'Est, alors qu'elle est remplacée par l'Afrique de l'Ouest dans le second. Toutefois, dans les deux arbres, les régions qui composent l'Afrique subsaharienne forment un groupe monophylétique. Madagascar est le groupe frère du clade "Afrique subsaharienne". L'Afrique subsaharienne présente donc plus d'affinité avec Madagascar qu'avec l'Afrique du Nord. Les autres régions viennent ensuite se rattacher l'une après l'autre. Cette analyse ne permet toutefois de préciser les relations entre les autres régions (Europe, Amérique, Inde, Nouvelle-Zélande). Les taxa utilisés pour cette analyse ont été choisis afin de pouvoir mettre en évidence les différentes composantes de la faune malgache. Ils ne sont donc pas suffisamment représentatifs des faunes paléarctiques ou néotropicales pour pouvoir émettre des hypothèses sur les relations existantes entre ces faunes.

Le même type d'analyse peut être fait sur une partie seulement des taxa. Ainsi, si nous ne prenons en compte que la lignée verte, les relations obtenues entre les différentes régions sont strictement identiques à celles obtenues avec l'ensemble des taxa (Figs 29 et 30).

Par contre, si nous n'incluons que les lignées jaune et bleu dans l'analyse cladistique biogéographique, les trois cladogrammes les plus parcimonieux obtenus (Figs 31, 32 et 33) diffèrent partiellement de ceux obtenus avec l'ensemble des caractères (Figs 29 et 30).

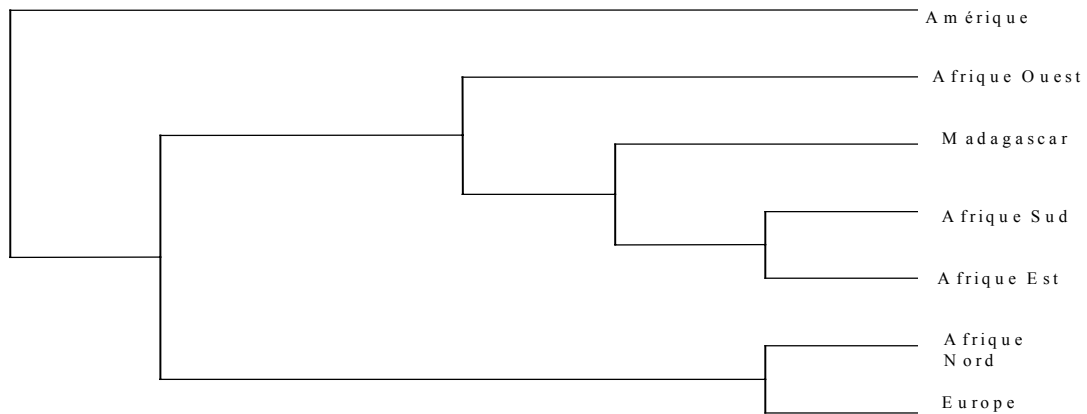


Figure 31: Cladogramme général des aires (premier arbre obtenu avec les taxa des lignées bleu et jaune).

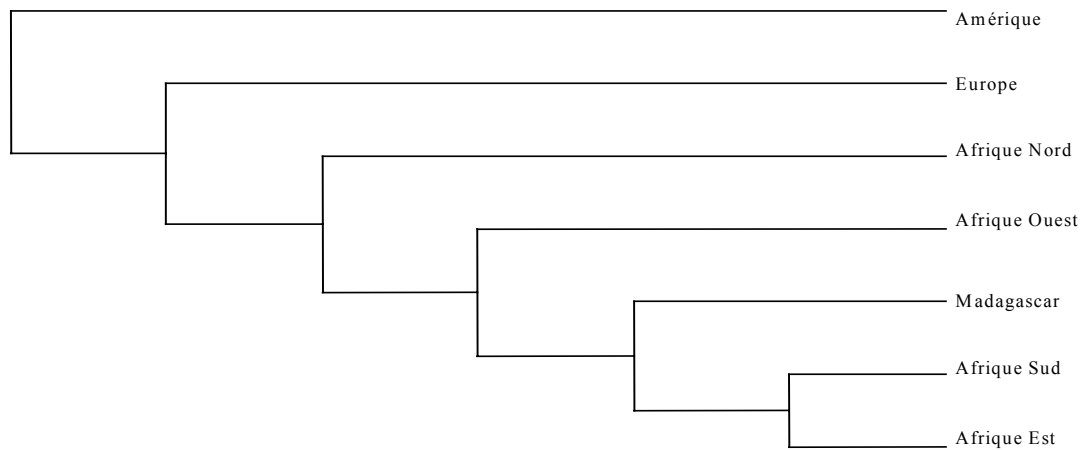


Figure 32: Cladogramme général des aires (deuxième arbre obtenu avec les taxa des lignées bleu et jaune).

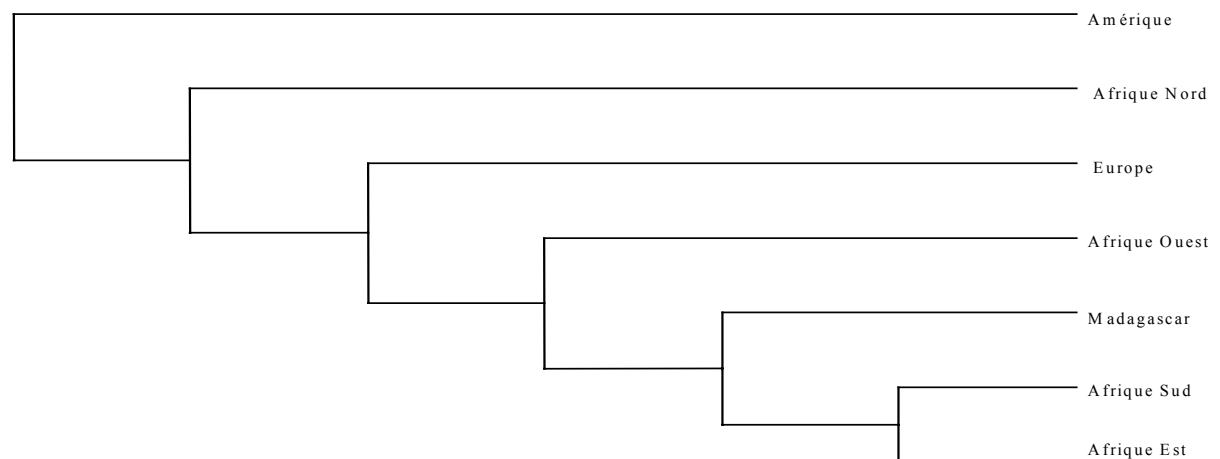


Figure 33: Cladogramme général des aires (troisième arbre obtenu avec les taxa des lignées bleu et jaune).

Les trois cladogrammes diffèrent principalement par la position relative de l'Europe et de l'Afrique du Nord. Or, comme nous l'avons déjà indiqué, notre étude ne nous permet pas d'analyser la position relative des régions autres que Madagascar et l'Afrique subsaharienne. Pour notre analyse, ces trois cladogrammes peuvent donc être considérés comme identiques. Comme dans le graphe 29, l'Afrique du Sud est le groupe frère de l'Afrique de l'Est. Madagascar se rattache ensuite au groupe (Afrique du Sud + Afrique de l'Est). Contrairement aux résultats obtenus avec l'ensemble des taxa (Figs 29 et 30), l'Afrique subsaharienne ne forme donc pas un groupe monophylétique puisque Madagascar présente plus d'affinités que l'Afrique de l'Ouest avec le groupe (Afrique du Sud + Afrique de l'Est). L'Afrique subsaharienne et Madagascar forment par contre un groupe monophylétique.

L'Afrique sub-saharienne et Madagascar forment donc une entité biogéographique claire. Tous les cladogrammes construits avec l'ensemble des genres, ou seulement avec un nombre restreint de lignées, considèrent Madagascar comme le groupe frère des régions composant l'Afrique sub-saharienne. Les différents cladogrammes généraux des aires apportent donc une interprétation des relations entre les différentes régions biogéographiques cohérente avec les observations que nous avons faites au sein des différentes lignées.

3.4 Endémisme

Comme nous l'avons indiqué précédemment, neuf des 22 genres et 53 des 54 espèces sont endémiques de Madagascar.

3.4.1 Endémisme générique

La lignée verte comporte 6 genres endémiques à Madagascar, 5 genres afro-malgaches et 7 genres endémiques de l'Afrique subsaharienne. Cela signifie que les 2/3 des genres de cette lignée sont présents à Madagascar et que 1/3 des genres sont endémiques de cette île (Fig. 34).

Seulement trois genres considérés actuellement comme endémiques n'appartiendraient pas à la lignée verte (Fig. 34). Cette affirmation doit cependant être fortement nuancée et le cas de chacun de ces genres étudié individuellement.

Nesydemius serait le seul genre endémique de la lignée jaune. Or, nous avons déjà étudié la validité de ce genre dans le chapitre taxonomique et nous sommes arrivés à la conclusion que *Nesydemius* doit être considéré comme un synonyme de *Dabulamanzia*, la validité même de l'espèce type *Nesydemius polhemusorum* étant remise en cause. De ce fait, la lignée jaune ne posséderait plus de genres endémiques: tous les genres auraient soit une distribution afro-malgache (*Dabulamanzia*), strictement africaine (*Crassabwa*) ou pantropicale (*Cloeodes*).

Sur les dix genres qui composent la lignée bleue, seul le genre *Edmulmeatus* serait endémique de Madagascar. Ce ne sont ni la validité du genre, ni son endémicité qui sont ici remises en cause, mais bien son appartenance à la lignée bleue. Comme nous l'avons détaillé dans le chapitre cladistique, la position phylogénétique d'*Edmulmeatus* est très difficile à déterminer. Les deux analyses cladistiques l'associent clairement au genre *Labiobaetis*, les caractères adultes indiquent par contre qu'il n'appartient pas à la lignée bleue.

Le statut du genre *Delouardus* n'a pas pu être définitivement clarifiée. Dans l'état de nos connaissances, il ne nous est pas possible de savoir s'il s'agit d'un genre valide. Que cette

lignée soit primitive et considérée comme synonyme de *Cheleocloeon* (voir discussion du genre) ou qu'il s'agisse bien d'un bon genre, *Delouardus* représente bien un groupe d'espèces archaïques de la lignée violette qui est propre à Madagascar.

Seule la lignée verte posséderait donc des genres endémiques non-équivoques; les autres genres de cette lignée sont endémiques soit de l'Afrique soit de la région afro-malgache. Les lignées grises, bleues et jaunes sont composées de genres ou d'une majorité de genres endémiques de l'Afrique continentale ou de la région afro-malgaches. La lignée bleue se différencie très nettement des autres: elle ne possède qu'un seul genre endémique à la région afro-malgache et qui soit présent à Madagascar (*Pseudopannota*). Tous les autres genres endémiques à la région afro-malgache ne sont présents qu'en Afrique continentale (*Demoreptus*, *Glossidion*, *Ophelmatostoma* et *Tanzaniella*)

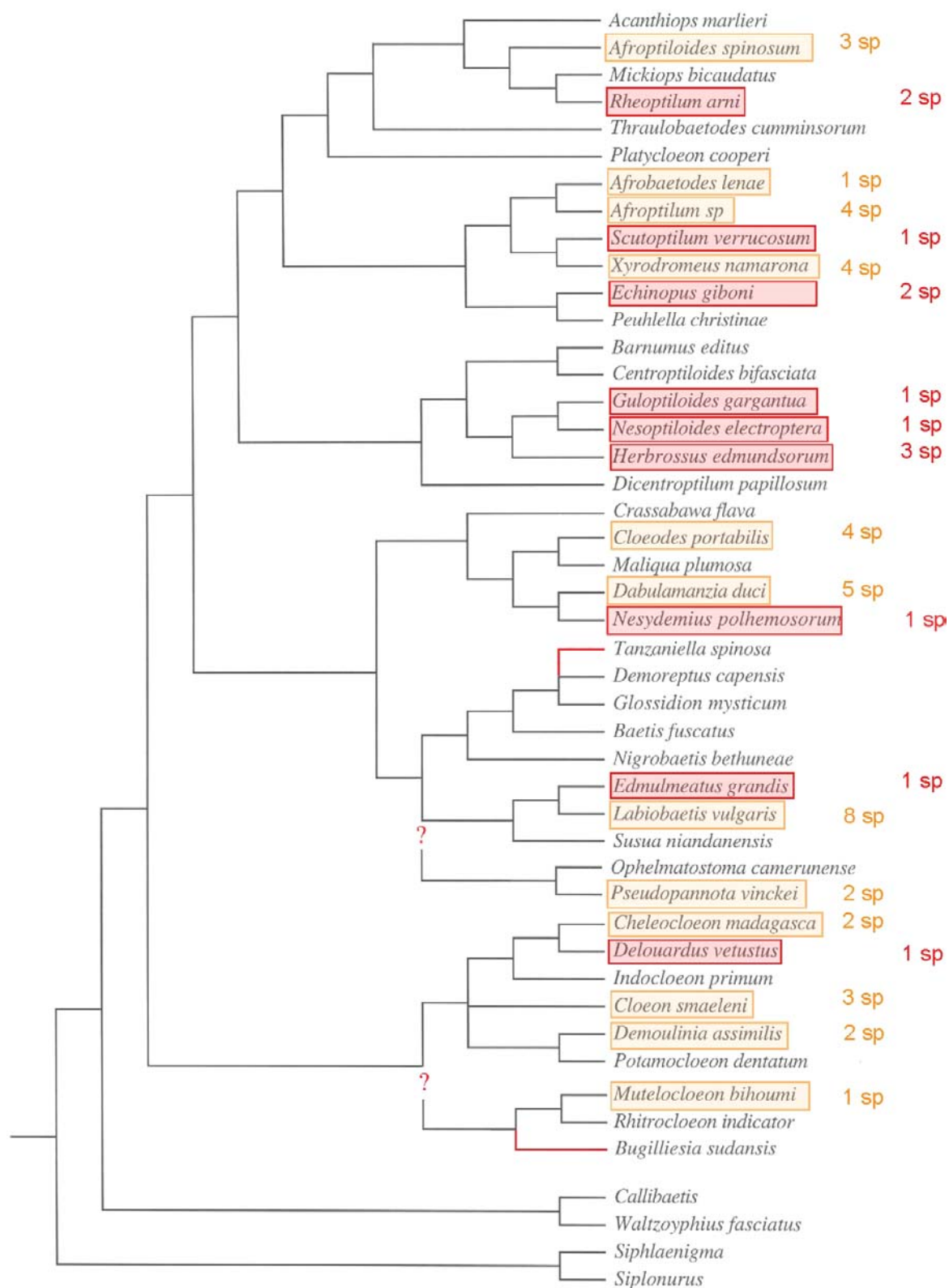


Figure 34: En rouge genres endémiques de Madagascar; en orange genres présents à Madagascar. Colonne de droite nombre d'espèces malgaches de chaque genre.

3.4.2 Processus d'évolution

Il est généralement relativement malaisé de déterminer avec certitude le type d'évolution qui a permis la formation de genres endémiques, en particulier s'il s'agit de néo-endémisme ou de paléo-endémisme.

Un nombre important de genres endémiques possèdent un régime alimentaire inhabituel chez les Baetidae. C'est le cas notamment des genres carnivores (*Guloptiloides*, *Nesoptiloides* et *Herbrossus*) et herbivore (*Edmulmeatus*). L'adaptation très marquée pour racler les diatomées, bien que nettement plus courant chez les Baetidae, peut également faire partir de cette catégorie (*Rheoptilum* et *Scutoptilum*). L'adaptation à une nouvelle niche écologique, en l'occurrence l'exploitation d'une nouvelle source de nourriture, peut être, dans ces cas, considérée comme le moteur de l'évolution. Il s'agit alors de mécanismes de spéciation de type compétitif. Ce mécanisme de spéciation a été grandement favorisé par l'absence des compétiteurs dans cette niche écologique. Les genres carnivores de Baetidae exploitent la niche écologique qui est occupée ailleurs par les Plécoptères carnivores (en particulier les Perlidae) et des Trichoptères carnivores; or ces lignées sont absentes à Madagascar. La quasi-absence des autres lignées de Plécoptères serait également une des raisons qui expliqueraient le succès des espèces racleuses de diatomées (Gattolliat & Sartori, 2000a; Gattolliat, 2001a; b).

Notre étude cladistique a montré que les cinq genres carnivores, présents dans la région afro-malgache, appartiennent tous à une même lignée. Aucun des cinq genres n'est présent à la fois en Afrique et à Madagascar. Trois hypothèses peuvent être avancées pour expliquer cet endémisme:

- Les cinq genres sont issus d'un seul genre ayant une très large répartition incluant Madagascar et l'Afrique. Suite à des mécanismes de radiations rapides apparus indépendamment après la séparation de l'Afrique et de Madagascar, de nouvelles espèces sont apparues. Elles se sont rapidement spécialisées au point de donner des genres distincts.
- Un genre ou plusieurs genres carnivores étaient présents dans la région afro-malgache. Ils ont évolué de manière rapide par radiation à Madagascar après la séparation de l'Afrique et de Madagascar. Les nouveaux genres malgaches ont rapidement supplanté le ou les genres primitifs moins compétitifs.
- Les genres actuellement endémiques de Madagascar avaient une répartition nettement plus large. Un nouveau genre africain est apparu en Afrique, après la séparation entre l'Afrique et Madagascar. Il est rentré en compétition avec les anciens genres, entraînant l'extinction des ces derniers.

L'étude du régime alimentaire et de l'aire de répartition des cinq genres carnivores devraient permettre de discuter de la validité de ces hypothèses. Les trois genres malgaches (*Guloptiloides*, *Nesoptiloides* et *Herbrossus*) se nourrissent essentiellement de jeunes larves de Baetidae; durant les premiers stades larvaires, ils consomment également des larves de Chironomidae et de Simuliidae. Chaque genre, voire même chaque espèce au sein des genres, a un régime alimentaire différent. Ils ne rentrent donc pas en compétition directe pour une même niche écologique, ce qui explique que les genres soient sympatriques (Gattolliat & Sartori, 2001). *Nesoptiloides* et *Herbrossus* ont une distribution large à Madagascar, alors que *Guloptiloides* semble être présent que dans un nombre restreint de rivières (Annexe 2).

Centroptiloides se nourrit essentiellement de larves de Simuliidae; la proportion de Baetidae augmente légèrement avec l'âge de la larve (Agnew, 1962). Il possède une distribution très

large qui recouvre l'ensemble de l'Afrique subsaharienne. Le deuxième genre carnivore africain (*Barnumus*) semble avoir une répartition très limitée (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998a). Nous n'avons aucune information sur son régime alimentaire; il est considéré comme carnivore au vu des adaptations similaires de ces pièces buccales avec celles des autres genres carnivores.

Au vu des écologies différentes des genres malgaches et africains, il est très peu probable que ces trois genres malgaches aient pu entrer en compétition avec les deux genres africains au point d'entraîner l'extinction de l'une des lignées soit à Madagascar soit en Afrique. D'autre part, la large répartition de *Nesoptiloides* et *Herbrossus* à Madagascar et de *Centroptiloides* en Afrique montrent bien la réussite de ces genres. Ils ne sont pas confinés à des conditions environnementales très strictes et ont de ce fait une valence écologique relativement large, ce qui rend d'autant plus improbable une extinction à grande échelle.

L'hypothèse la plus probable est donc que les différents genres carnivores sont issus d'un processus d'évolution rapide par radiation à partir d'un genre à large répartition. S'il est très probable que ce genre était déjà de grande taille, il n'est par contre pas possible de savoir s'il possédait déjà un régime au moins partiellement carnivore. Le genre *Dicentroptilum* pourrait être l'ancêtre commun de tous les genres carnivores; mais il pourrait tout aussi bien s'agir d'un genre carnivore proche de *Centroptiloides*. Il aurait évolué par anacladogenèse en Afrique pour donner d'une part le genre *Centroptiloides* sous sa forme actuelle et d'autre part *Barnumus*. La forme ancestrale de *Centroptiloides* aurait évolué par radiation à Madagascar, donnant un nombre important de genres carnivores, dont au moins trois ont survécu jusqu'à nos jours.

Les adaptations complètement insolites et uniques des pièces buccales d'*Edmulmeatus* montrent clairement qu'il s'agit d'un cas de néo-endémisme. Comme il ne nous est pas possible de clarifier les groupes frères d'*Edmulmeatus*, nous ne pouvons donc déterminer si ce genre est apparu par un processus de cladogenèse ou d'anagenèse.

Scutoptilum, *Rheoptilum* et *Echinopus* possèdent des apomorphies qui permettent de les différencier des autres genres de la lignée verte, ils présentent également un certain nombre de caractères qui les rapprochent de manière claire des genres primitifs de la lignée, en particulier d'*Afroptilum*. Ces trois genres ont donc évolué pour s'adapter à des niches écologiques nouvelles (courants rapides et/ou raclage des diatomées). Ces adaptations ont comme conséquence une répartition restreinte et fragmentée; ces genres sont donc plus sujets à l'extinction que ne le sont des genres à large répartition. Il est probable que ces genres aient évolué à partir d'un ou de plusieurs genres primitifs, probablement par anacladogenèse, pour occuper des niches écologiques laissées libres par l'absence de certaines lignées à Madagascar (par exemple *Rheoptilum* occupe la niche écologique laissée libre par l'absence à Madagascar du genre sud-africain *Demoreptus*). *Scutoptilum*, *Rheoptilum* et *Echinopus* sont donc très probablement des genres néo-endémiques de Madagascar.

Le genre *Delouardus* rassemble les espèces les plus primitives de *Cheleocloeon* s.l. Ces espèces ont suffisamment peu évolué pour que nous puissions considérer qu'il s'agit d'un cas de paléo-endémisme: les espèces ont évolué en Afrique pour donner le genre *Cheleocloeon* s.s.

Exception faite de *Delouardus* qui présente un certain archaïsme, les genres malgaches endémiques sont donc des néoendémiques spécialisés; ils sont issus d'une évolution in situ permettant de coloniser une niche écologique particulière. Le processus de spéciation ne semble pas avoir entraîné l'extinction des genres préalablement présents ou une compétition avec ces derniers.

3.4.3 Réussites des genres endémiques

Un tiers des genres malgaches est donc endémique de cette île, il est intéressant de connaître leur succès comparativement à des genres qui ont une distribution plus large. Nous avons retenu trois paramètres pour caractériser leur "réussite": leur diversité spécifique, leur distribution et leur abondance.

La diversité spécifique des genres endémiques est très faible: six des neuf genres sont monospécifiques, deux ont deux espèces et un seul possède trois espèces. Les genres endémiques comptent en moyenne 1.4 espèce par genre. En comparaison, seulement deux genres non endémiques ne possèdent qu'une seule espèce décrite de Madagascar. Les genres non-endémiques comptent en moyenne 3.1 espèces par genre. De plus, la majorité des espèces répertoriées, mais non décrites, appartiennent à des genres non-endémiques (*Afroptilum*, *Xyrodromeus* ou *Bugilliesia*). Les genres endémiques présentent donc à Madagascar une diversité nettement plus faible que les genres non-endémiques. Exception faite du genre *Herbrossus*, nous n'observons pas de phénomènes marqués de spéciation au sein des genres endémiques. Les mêmes observations peuvent être faites sur le continent africain où la plupart des genres endémiques sont monospécifiques (*Acanthiops*, *Micksiops*, *Thraulobaetodes*, *Barnumus*, *Tanzaniella*, *Susua*, *Ophelmatostoma*...) et les genres les plus diversifiés ne sont pas endémiques (*Afroptilum*, *Labiobaetis*, *Cloeon*,...).

La répartition des genres endémiques est essentiellement limitée au domaine de l'Est, ainsi qu'aux parties limitrophes des autres domaines. La grande majorité des genres endémiques sont présents dans des zones qui étaient encore récemment recouvertes de forêts tropicales humides. Comme il s'agit d'un des écosystèmes malgaches les plus anciens, il serait possible d'en déduire que les genres endémiques sont les plus primitifs (puisque'ils sont inféodés aux milieux les plus anciens). Une telle interprétation doit être considérée, dans ce cas, comme une spéculation hasardeuse pour deux raisons principales. D'une part, cette distribution limitée s'explique principalement par des facteurs topologiques et topographiques. Le domaine de l'Est offre une grande diversité de milieux. A l'inverse la partie occidentale de l'île est essentiellement composée de rivières larges peu diversifiées; cette grande homogénéité des niches écologiques ne permet pas l'établissement d'une faune variée. D'autre part, la faune du domaine de l'Est comprend aussi bien des genres non endémiques qu'endémiques. Chez les Caenidae et les Tricorythidae, les genres primitifs, respectivement *Madecocercus* et *Madecassorythus*, sont endémiques et inféodés aux rivières situées en forêts primaires; à l'inverse les genres évolués, respectivement *Caenis* et *Tricorythus*, ont une répartition très large et sont liés aux grandes rivières de savanes et aux milieux dégradés (Elouard et al., sous-pressé). Contrairement à ce nous observons dans ces deux familles, il n'y a donc pas, chez les Baetidae une correspondance directe entre d'une part zone forestière primaire - genres endémiques et d'autre part zone dégradée - genres non endémiques.

Exception faite des genres *Scutoptilum* et *Echinopus* dont la distribution est extrêmement localisée, les autres genres endémiques ont une répartition large. Les genres *Herbrossus* et *Nesoptiloides* sont les seuls à avoir une distribution presque continue, les autres genres ont

une répartition fragmentée (répartition relativement large dans un nombre réduit de bassins éloignés: *Rheoptilum*) voir très fragmentée (présents dans un nombre réduits de stations appartenant à des bassins différents: *Edmulmeatus*, *Guloptiloides*) (Annexe 2).

Nous n'avons mené aucune prospection quantitative ou semi-quantitative à Madagascar. Toutefois, les différences d'abondance sont suffisamment marquées pour que nous puissions tirer quelques généralités (sur la base des observations sur le terrain, ou du nombre d'individus récoltés lors d'une campagne). La plupart des genres endémiques de Madagascar exploitent une niche écologique particulière, souvent relativement étroite. Si cette spécialisation très poussée a pour effet une répartition très localisée, elle permet aussi une abondance élevée par absence de compétiteurs (*Edmulmeatus* dans les herbiers à *Hydrostachys* des grandes rivières ou *Rheoptilum* sur les dalles rocheuses avec un courant rapide). Malgré leur position plus élevée dans le réseau trophique, les genres carnivores sont généralement assez abondants.

Echinopus, *Scutoptilum* et dans une moindre mesure *Delouardus* sont à la fois peu fréquents et peu abondants. Le nombre réduit d'individus capturés pourraient être lié à la très petite taille des larves (*Echinopus* et *Scutoptilum*) ou au choix des milieux prospectés (*Delouardus*).

La majorité des genres endémiques montrent donc une diversité faible, une niche écologique restreinte mais une abondance élevée lorsque les conditions environnementales leurs sont favorables. Ils ont évolué pour coloniser des niches écologiques encore non exploitées; ils ne sont donc pas en compétition avec d'autres genres et n'ont pas, à plus forte raison, entraîné l'extinction de lignées déjà existantes.

3.4.4 Diversité spécifique

Huit des 22 genres présents à Madagascar sont monospécifiques. Cela signifie que ces genres ont principalement évolué par anagenèse. Il faut bien sûr tenir compte du fait que toutes les espèces de certains genres ne sont pas encore connues ou simplement décrites; cela signifie que parmi les genres que nous avons considérés comme monospécifiques, certains possèdent une voire plusieurs espèces non décrites. Les genres monospécifiques sont principalement des genres endémiques. Certains genres très spécialisés, tel *Guloptiloides* ou *Edmulmeatus*, ont évolués très rapidement, mais de manière unidirectionnelle. Malgré leur distribution très fragmentée, les populations isolées ne présentent pas de différences morphologiques. Une des explications à cette très grande stabilité serait que lorsqu'un taxon a atteint un niveau de spécialisation très élevé, il lui est quasi impossible de poursuivre son évolution: toute modification serait sélectionnée négativement. Les genres carnivores afro-malgaches illustrent cette hypothèse. Tous les genres carnivores sont monospécifiques, exception faite de *Herbrossus*. Or, *Herbrossus* est le seul genre à n'être que partiellement carnivore; c'est également celui qui présente les adaptations morphologiques les moins marquées. Cette spécialisation moins poussée lui a permis de conserver un potentiel évolutif. Les trois espèces ont adopté des stratégies alimentaires différentes, qui ont permis une évolution sympatrique des trois espèces (Gattolliat & Sartori, 2001).

Afrobaetodes est le seul genre non-endémique à être, de manière quasiment certaine, monospécifique. L'espèce malgache ne présente que quelques différences mineures avec les espèces africaines (Gattolliat & Sartori, 1999a). Le degré élevé de spécialisation (branchies annexes, position ventrale des branchies abdominales,...) d'*Afrobaetodes* doit être tenu comme le facteur principal de la stabilité du genre.

Parmi les espèces qui présentent une certaine diversité à Madagascar, deux cas principaux peuvent être distingués. D'une part, des genres qui ont une grande diversité à Madagascar comme en Afrique (*Afroptilum*, *Afroptiloides*), ainsi que dans d'autres régions (*Labiobaetis*, *Cloeon*); d'autre part des genres qui possèdent une richesse spécifique plus élevée à Madagascar qu'en Afrique (*Dabulamanzia*, *Cloeodes*).

Le genre *Labiobaetis* possède une grande diversité spécifique dans les différentes régions biogéographiques: il compte une dizaine d'espèces en Afrique, ainsi qu'en Asie du Sud-est et en Océanie. Les huit espèces présentes à Madagascar n'appartiennent pas à une lignée distincte qui aurait subi un processus de radiation. Elles ne possèdent pas de caractères propres qui pourraient être interprétés comme des apomorphies héritées d'un ancêtre commun proche. Certaines espèces présentent plus de similarité avec des espèces d'Afrique continentale; c'est le cas notamment de l'espèce la plus abondante *Labiobaetis vulgaris* qui est extrêmement proche de l'espèce africaine *L. vinosus* (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997c); de même l'espèce la plus dérivée *L. fabulosus* présente plus de similitudes avec *L. elouardi* (Gillies, 1993) qu'avec des espèces malgaches (Gattolliat, 2001c).

Avec plus d'une vingtaine d'espèces valides, *Cloeon* présente une diversité extrêmement élevée en Afrique; il ne possède par contre que trois espèces à Madagascar. Les espèces malgaches présentent moins d'affinités entre elles qu'elles n'en présentent pour les espèces africaines (Gattolliat & Rabeantoandro, 2002). *Cloeon smaeleni* est la seule espèce non endémique de la grande île. Le fait que cette espèce soit commune à Madagascar et à l'Afrique implique soit qu'elle a colonisé Madagascar récemment, soit qu'il existe encore actuellement un flux génétique entre ces deux régions.

A l'inverse les genres *Cloeodes* et *Dabulamanzia* présentent une plus grande diversité à Madagascar qu'en Afrique. De plus, les espèces malgaches possèdent des caractères propres qui indiqueraient qu'elles sont issues d'une même lignée. Chacun des deux genres possède une espèce qui s'est adaptées pour racler les diatomées (Gattolliat & Sartori, 2000a; Gattolliat, 2001a). Il est probable que les espèces de ces deux genres se soient formées par un processus de radiation en partie adaptative.

Il est beaucoup plus difficile d'interpréter les processus de spéciation qui ont eu lieu chez les genres qui n'ont que deux espèces à Madagascar. Il n'est généralement pas possible de déterminer s'il s'agit d'une anagenèse (deux espèces ancestrales évoluent indépendamment pour donner deux nouvelles espèces) ou d'une cladogenèse (les deux espèces sont issues d'une espèce ancestrale commune). Il est cependant possible de trancher dans un certain nombre de cas. Les deux espèces de *Pseudopannota* appartiennent à deux sous-genres différents (Gattolliat, in press a); elles sont donc issues de deux processus de spéciation distincts (donc deux anagenèses distinctes). A l'inverse, *Demoulinia insularis* est nettement plus proche de l'espèce africaine que de l'autre espèce malgache; il s'agirait dans ce cas d'une évolution de type anacladogenèse.

4 Etude comparative des faunes des îles de la partie occidentale de l'Océan Indien

La partie occidentale de l'Océan indien comporte un certain nombre d'îles et d'archipels de taille et d'origine très différentes. Nous avons retenu pour cette comparaison l'archipel des Comores, l'archipel des Seychelles ainsi que La Réunion et Maurice (archipel des Mascareignes). Le choix de ces îles se justifie pour deux raisons principales. D'une part, ce sont les principales îles qui entourent Madagascar. D'autre part, leurs cours d'eau ont été prospectés lors d'une mission menée par l'hydrobiologiste autrichien Starmühlner (1979). Seuls les Leptophlebiidae ont fait l'objet d'une étude systématique (Peters, 1980), les autres familles d'Ephéméroptères récoltées n'ont été déterminées que très sommairement. La plupart des identifications pour les Baetidae ne dépassent pas le niveau familial. Toutefois, leur présence et leur abondance fournissent déjà une précieuse information.

4.1 Géologie des îles

Les îles étudiées ont des âges, des origines et des positions géographiques très différentes. Or, ce sont justement ces facteurs qui sont susceptibles d'influencer profondément la composition et la richesse faunistique.

4.1.1 Les Seychelles

L'archipel des Seychelles est formé d'une centaine d'îles. Seul la moitié des îles sont habitées. La surface de l'ensemble des îles est de 277 km². L'île principale de l'archipel est Mahé; elle fait approximativement 26 km de long sur 6 km de large pour une superficie de 142.5 km². Elle représente à elle seule la moitié de la surface émergée. Les autres îles d'une certaine importance sont l'île Praslin (50 km²) et l'île de la Digue (20 km²) (Starmühlner, 1979).

Les îles de l'archipel des Seychelles ont une origine continentale (granitique). Cette plaque est issue, tout comme Madagascar et l'Inde, de la dislocation du super-continent Gondwana vers -165 M.a. (Battistini, 1996). Le fragment de croûte continentale qui constitue les Seychelles actuelles s'est détaché du sous-continent indien, il y a environ -60 M.a., soit juste avant que l'Inde commence son déplacement rapide vers le Nord et qu'elle entre en collision avec l'Eurasie (Fröhlich, 1996). Les granites gris de Mahé sont datés de -536 M.a., mais il s'agit de l'âge de la roche; l'âge des îles, elles-mêmes, est encore inconnu (Battistini, 1996). La plupart des îlots coralliens qui forment la majorité des îles des Seychelles sont, par contre, très jeunes; ils datent de la fin de la dernière transgression flandrienne (vers -6000 ans).

Les différentes îles granitiques ne sont en fait que la partie émergée d'un grand plateau très accidenté. L'île de Mahé possède une petite chaîne montagneuse avec des sommets compris entre 450 et 911 m d'altitude. Les collines centrales de Praslin et la Digue atteignent des altitudes comprises entre 300 et 380 m.

L'expédition menée par Starmühlner a prospecté dans les trois principales îles: 22 stations sur Mahé, 2 stations sur Praslin et 1 sur la Digue. Tous les types de milieu ont été échantillonnés, depuis les rivières rapides (plus de 1 m/s) sur dalle granitique aux milieux lenticules.

4.1.2 Les Comores

L'archipel des Comores comporte quatre îles principales: Grande Comore, Anjouan, Mohéli et Mayotte. Il est situé dans la partie nord du canal du Mozambique. La superficie totale de l'archipel est de 2170 km². Avec environ 60 km de long sur 20 km de large pour une superficie de 1024 km², Grande Comore est la plus grande île. Elle est située à 280 km à l'Est de l'Afrique et 460 km à l'Ouest de Madagascar. Anjouan est la deuxième île. Elle a une forme triangulaire; sa superficie est de 424 km². Anjouan est distante de 350 km de Madagascar et de 400 km de l'Afrique.

Les Comores sont des îles volcaniques essentiellement basaltiques issues d'un même point chaud. Elles émergent de profondeurs supérieures à 3500 mètres. Mayotte est la plus ancienne des quatre Comores; elle a commencé à se former entre 15 et 8 M.a. et son activité volcanique aurait perduré jusqu'au Quaternaire (Battistini, 1996). Elle est formée de hautes collines émoussées (600 m d'altitude); le sol est ferralitique rouge, résultant de l'altération des basaltes. Anjouan est nettement plus montagneuse, le point culminant est situé à 1595 m. L'âge obtenu pour les plus vieilles coulées est de 5.0 M.a (Battistini, 1996).

Mohéli est une longue crête rocheuse escarpée (50 km de long pour une largeur maximale de 20 km). Le point culminant est situé à 790 m.

La Grande Comore est l'île la plus récente des quatre îles. Elle se divise en trois parties: une partie centrale formée par le volcan actif Kartala qui culmine à 2361m; au Nord s'allonge sur 30 km le massif de la Grille, constitué d'une succession de volcans de type strombolien; au Sud-est la péninsule de Mbadjini forme un plus petit appendice formé par des basaltes les plus anciens de l'île, recouverts par des coulées sub-actuelles.

Malgré des pluviométries très importantes, jusqu'à 6000 mm dans les zones directement exposées à la mousson, l'eau de pluie s'infiltre directement dans les basaltes récents poreux. Il n'y a donc pratiquement pas d'écoulement superficiel.

Starmühlner (1979) a prospecté 27 stations dans l'île d'Anjouan. En raison de l'absence de rivières sur la Grande Comore, la seule station échantillonnée sur cette île est une citerne collectant les eaux de pluie. Mayotte et Mohéli n'ont pas été prospectées par Starmühlner; la présence d'Ephéméroptères sur Mohéli n'est attestée que par les données de Ulmer (1909). Au vu de leur âge respectif, il est probable que les éphémères soient présents sur ces deux îles.

4.1.3 La Réunion

La Réunion forme avec Maurice et Rodriguez l'archipel des Mascareignes. Ces trois îles sont d'origine volcanique; elles sont entourées par des fosses de plus de 4000 m. La Réunion est située à environ 700 km de la côte est de Madagascar et 1700 km de la côte sud-est de l'Afrique. Sa superficie est de 2512 km². Sa forme est elliptique, avec une longueur maximale de 75 km et une largeur de 55 km. Elle est très montagneuse, les sommets principaux sont le Piton des neiges (3069 m) et le Piton de la Fournaise (2366 m). L'île se divise en deux parties. La partie ancienne est formée par le massif du Piton des neiges, elle représente les $\frac{3}{4}$ de l'île. La partie récente comprend la portion sud-est de l'île; elle est dominée par le piton de la Fournaise qui est le siège du volcanisme actif. Les plus anciennes coulées ont été datées de - 2.1 M.a.

L'île présente une très forte dissymétrie pluviométrique: entre 4 et 9 m par an dans la partie exposée à la mousson, contre moins d'1 m dans la partie sous le vent.

26 stations ont été prospectées lors de l'expédition Starmühlner. Toutes les principales rivières ont été échantillonnées, ainsi que tous les types de milieux lentiques et lotiques. De plus, nous avons à notre disposition le matériel collecté par l'ORE (Observatoire Réunionnais de l'Eau).

4.1.4 Maurice

L'île Maurice est située à 185 km au Nord-est de la Réunion, soit à plus de 850 km de la côte est de Madagascar et 1850 km de la côte sud-est de l'Afrique. Elle mesure 60 km sur 45 km pour une superficie de 1856 km². Comme la Réunion, Maurice est entièrement volcanique. La partie centrale de l'île est un plateau situé à un peu moins de 600 m d'altitude; il est entouré de montagnes dont le grand sommet s'élève à 821m. Maurice présente donc une topographie nettement moins accidentée que la Réunion. La pluviométrie est également moins élevée et présente surtout un contraste altitudinale: 1m de précipitation annuelle au bord de mer contre 4m dans la partie centrale. Les roches les plus anciennes datent de -8 à -10 M.a. Les restes érodés du grand volcan central datent de -7.5 à -5.2 M.a. (Battistini, 1996). De vastes étendues sont recouvertes par des basaltes fluides nettement plus récents. Les laves issues des éruptions volcaniques les plus récentes datent de -3.5 M.a. à moins de -200 000 ans (Starmühlner, 1979).

30 stations ont été prospectées lors de l'expédition Starmühlner. Si l'essentiel des prélèvements ont été effectués dans la partie sud-est de l'île, tous les principaux bassins ont été échantillonnés.

4.2 Résultats faunistiques

Au total, 109 stations ont été prospectées lors de l'expédition Starmühlner. Seules trois familles d'Ephéméroptères ont été trouvées; il s'agit des Leptophlebiidae, des Baetidae et des Prosopistomatidae. Leur répartition entre les différentes îles est résumée dans le tableau 3:

Archipel	Ile	Origine	Age (M.a.)	Superficie (km ²)	Distance (km)	Faune présente (Ephéméroptères)	Abond.
Seychelles	Mahé	continentale	> 60	142	1300 (Af.) 1000 (Mad.)	Leptophlebiidae: <i>M. scotti</i> <i>H. braueri</i>	+++ +++
	Praslin	continentale	> 60	50	1300 (Af.) 1000 (Mad.)	Leptophlebiidae: <i>M. scotti</i> <i>H. braueri</i>	+ +
	La Digue	continentale	> 60	20	1300 (Af.) 1000 (Mad.)	Aucune	-
Comores	Grande Comore	volcanique	subactuelle	1024	280 (Af.) 460 (Mad.)	Baetidae: <i>Cloeon</i> sp	?
	Anjouan	volcanique	5.0	424	400 (Af.) 350 (Mad.)	Leptophlebiidae: <i>Ch. starmuehlneri</i> <i>T. turbinatus</i> Baetidae: Genre ? Prosopistomatidae: <i>Prosopistoma</i>	+ + +++ +
	Moheli	volcanique	3.9	348	300 (Af.) 420 (Mad.)	¹ Leptophlebiidae: <i>T. turbinatus</i> ¹ Baetidae: <i>Afroptilum bicornis</i>	? ?
Mascareignes	La Réunion	volcanique	2.1	2512	1700 (Af.) 700 (Mad.)	Baetidae: ² <i>Cloeon</i> sp Genre ? ² <i>Nigrobaetis</i> ?	? +
	Maurice	volcanique	7.5-5.2	1856	1850 (Af.) 850 (Mad.)	Aucune	-

Tableau 3: tableau faunistique des îles de l'Ouest de l'Océan Indien. *M. scotti* = *Maheathraulus scotti*, *H. braueri* = *Hagenulodes braueri*, *Ch. starmuehlneri* = *Choroterpes starmuehlneri*, *T. turbinatus* = *Thraulius turbinatus*.
Abond. = Abondance

¹ Données tirées de Ulmer 1909

² Données de l'ORE (Observatoire Réunionnais de l'Eau)

4.3 Analyse des résultats faunistiques

Les trois familles présentes sur les îles inventoriées par Starmühlner sont également présentes à Madagascar. Les Baetidae et les Leptophlebiidae sont les familles les plus abondantes et les plus diversifiées aussi bien à Madagascar que sur les autres îles. Les Prosopistomatidae n'ont été trouvés que dans l'archipel des Comores; cette présence est plutôt surprenante.

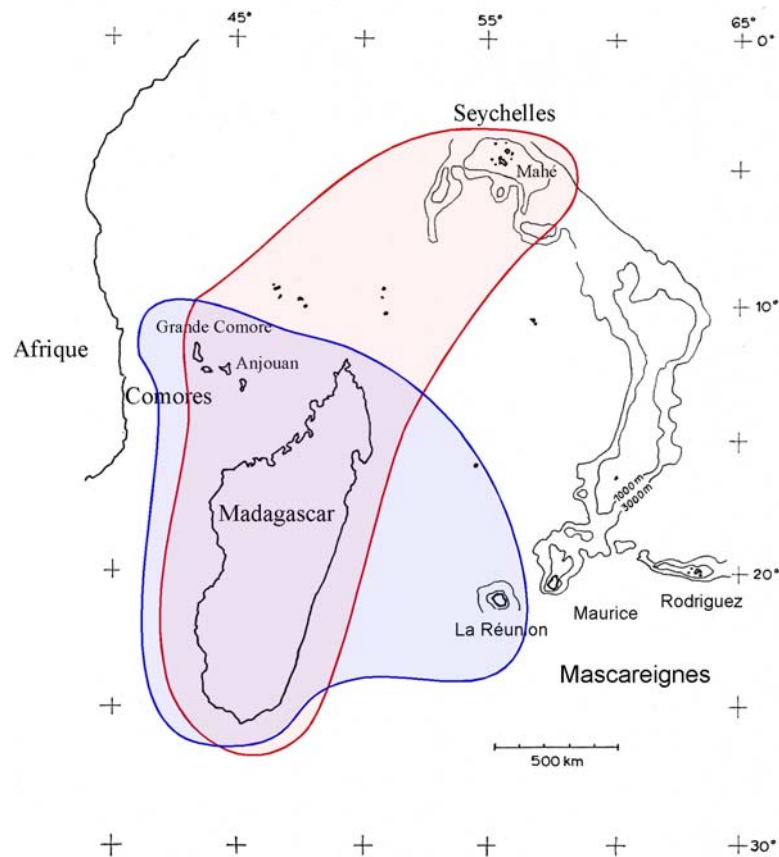


Figure 35: En rouge: distribution des Leptophlebiidae; en bleu: distribution des Baetidae; intersection rouge et bleu: Prosopistomatidae.

Les trois familles présentent une distribution très différente (Fig. 35). La famille des Leptophlebiidae est présente dans les archipels des Comores et des Seychelles (Fig. 35). Elle est donc aussi bien présente sur des îles d'origines volcaniques que sur des îles continentales. Elle n'est par contre pas présente dans l'archipel des Mascareignes. La faune des Leptophlebiidae des Comores et des Seychelles a fait l'objet d'une étude complète (Peters, 1980). Ces deux archipels possèdent chacune deux espèces endémiques appartenant à deux genres différents. Les deux genres des Seychelles, *Maheathraulius* et *Hagenulodes*, sont strictement endémiques et monospécifiques. Les deux genres des Comores, *Choroerpes* et *Thraulius*, ont une répartition très large qui englobe l'Afrique, l'Europe et l'Asie (Peters & Edmunds, 1970). Ces genres n'ont pas encore été signalés de Madagascar. Toutefois l'étude de Leptophlebiidae malgaches est encore embryonnaire; leur présence à Madagascar n'est donc pas à exclure (Sartori et al., 2000). Les quatre espèces sont présentes depuis la source jusqu'à l'embouchure des rivières; elles sont toutefois nettement plus abondantes dans la partie supérieure des cours d'eau (jusqu'à 400 individus par m²) où l'eau est fraîche et bien oxygénée. Les genres de chaque archipel colonisent des milieux relativement différents: les Leptophlebiidae des Seychelles ont principalement été trouvés dans les zones de cascades, alors que ceux des Comores préfèrent les bords de rivières, notamment dans la végétation aquatique, entre les racines, sous les pierres ou parmi les débris végétaux. Pour les espèces des Seychelles, leur densité augmente avec la vitesse du courant; elle est comprise entre 0.75 et 1 m/s: Les espèces des Comores sont nettement plus lenticques; elles fréquentent les portions des rivières dont le courant varie entre 0 et 0.3 m/s.

La production primaire des cours des eaux volcaniques est nettement plus élevée que celle des cours d'eaux granitiques; elle permet donc l'installation d'une macrofaune nettement plus abondante (Starmühlner, 1979). Le nombre de spécimens devrait donc être nettement plus élevé dans les cours d'eau d'Anjouan (Comores) que ceux de Mahé (Seychelles). Or dans les prélèvements de Starmühlner, les Leptophlebiidae sont nettement moins abondants aux Comores qu'aux Seychelles. Cette contradiction apparente pourrait être en partie due à la concurrence entre Baetidae et Leptophlebiidae aux Comores qui n'existent pas aux Seychelles.

La famille des Baetidae est présente sur l'Archipel des Comores et sur l'île de la Réunion (Fig. 35). Ces îles sont d'origine volcanique. Contrairement aux Leptophlebiidae, la faune des Baetidae n'a pas fait l'objet d'une étude systématique particulière; les déterminations sont donc extrêmement sommaires. Dans le matériel collecté par Starmühlner, deux groupes ont été considérés: les Baetidae d'eau stagnantes appartenant probablement au genre *Cloeon* et un ou plusieurs genres d'eaux courantes non identifiés. La seule espèce décrite des Comores appartient au genre *Afroptilum* (Ulmer, 1909). Les individus récoltés à Anjouan par Starmühlner montrent une préférence pour les courants moyens à rapides (0.5 à 1 m/s), or *Afroptilum* colonise plutôt les rivières avec des courants moyens à lents. Il est donc probable que les individus récoltés par Starmühlner, ou tout du moins une partie de ceux-ci, n'appartiennent pas au genre *Afroptilum*. Les Baetidae sont très abondants dans la partie amont des cours d'eaux d'Anjouan (entre 1500 et 2500 individus par m²); les populations sont nettement moins denses dans leur partie inférieure (entre 150 et 300 individus par m²).

Le genre *Cloeon* est le seul Ephéméroptère présent sur la Grande Comore. L'absence des genres lotiques s'explique très facilement par l'absence de cours d'eau; l'eau de pluie s'infiltrant immédiatement dans le sol très poreux. Les individus ont été récoltés dans une citerne utilisée pour récolter les eaux de pluie. La présence des éphémères sur la Grande Comore est liée ou tout du moins favorisée par la présence humaine. La colonisation de la Grande Comore par des *Cloeon* est donc très récente, elle est même probablement postérieure à l'arrivée de l'homme.

Les Baetidae sont à la fois très peu fréquents et peu abondants à la Réunion. Ils n'ont été collectés que dans une seule des 26 stations prospectées par Starmühlner. Ils ont été prélevés dans un affluent de la rivière Marsouin; il s'agit d'un torrent avec des chutes; la vitesse du courant est moyenne à élevée (0.5 à 2 m/s). Starmühlner considère les Baetidae comme sporadique dans cette station. Les seuls Baetidae d'eaux courantes récoltés par l'ORE proviennent également de la rivière Marsouin; il est donc tout à fait envisageable que tous les individus récoltés appartiennent à la même espèce. Nous avons effectué des montages sur le matériel récolté par l'ORE; ces individus appartiennent à *Nigrobaetis* ou à un genre proche. Cette découverte est d'un grand intérêt, car il s'agit d'une lignée qui n'est pas présente à Madagascar.

Malgré des prélèvements dans différents bras morts ainsi que des mares, Starmühlner n'a pas récolté de larve de Baetidae d'eaux stagnantes. Ce n'est que grâce aux prélèvements effectués par l'ORE que la présence du genre *Cloeon* à la Réunion a pu être établie.

Bien que les Prosopistomatidae aient une distribution très large qui comprend Madagascar et l'Afrique (Sartori et al., 2000), la présence de cette famille monogénérique dans l'archipel des Comores est surprenante (Fig. 35). Il s'agit d'une famille qui n'est jamais abondante. La probabilité qu'une propagule réussisse à coloniser une nouvelle île est donc faible, sauf si elle possède un pouvoir de dispersion supérieur aux taxa abondants.

L'archipel des Comores présente une faune diversifiée et abondante. Etant donné son origine volcanique, il est trivial que tous les éphémères présents appartiennent à des espèces colonisatrices. Le pouvoir de dispersion des éphémères est donc suffisant pour permettre des colonisations répétées de ces îles; ce qui signifie que ces espèces, ou leurs ancêtres, ont pu parcourir les 280 à 350 km séparant ces îles d'un continent. La grande taille des îles, leur proximité mutuelle (archipel), l'absence de compétition et une production primaire importante sont probablement les raisons de ce succès.

Comme les Comores se trouvent approximativement à équidistance de l'Afrique et de Madagascar, la colonisation a pu se faire depuis l'une ou l'autre des deux plaques continentales. Dans l'état de nos connaissances, il n'est pas possible de privilégier l'une des deux hypothèses: d'une part, la connaissance des Leptophlebiidae malgaches est trop sommaire pour pouvoir montrer un éventuel lien phylogénétique entre les espèces comoriennes et malgaches; d'autre part, il n'est pas possible d'établir les affinités des Baetidae comoriens. La direction des vents, en particulier lors des cyclones qui se produisent régulièrement dans cette région, tendrait à favoriser une migration d'Est en Ouest, soit depuis Madagascar. La taille relative des plaques privilégierait, quant à elle, une colonisation depuis l'Afrique.

L'archipel des Seychelles est formé d'îles de petites tailles très éloignées des autres plaques continentales. La faune actuelle, formée uniquement de deux genres endémiques de Leptophlebiidae, est le résultat d'une évolution en vase clos de la faune gondwanienne. Les Leptophlebiidae ont donc réussi à se maintenir. A l'inverse, il est raisonnable d'envisager, au vu de leur écologie et distribution très larges, que les Baetidae et probablement d'autres familles gondwaniennes étaient originellement présentes sur la plaque seychelloise; leur absence actuelle ne peut s'expliquer que par des extinctions postérieures à l'isolation de cette plaque.

Seul les Baetidae ont réussi à coloniser l'île de la Réunion (Fig. 35). Ils sont à la fois rares et peu fréquents et ceci malgré le grand nombre de milieux favorables et l'absence de compétition. Deux explications peuvent être proposées: la population actuelle est issue d'un nombre très faible d'individus; la diversité génétique est donc réduite et la capacité d'adaptation limitée. La seconde hypothèse serait que cette colonisation est si récente que cette population n'a pas encore eu le temps ni d'évoluer pour s'adapter au milieu, ni de coloniser l'ensemble des milieux favorables. La colonisation de l'île peut être d'origine naturelle, mais elle peut également être liée à l'intervention indirecte de l'homme: il est tout à fait imaginable que des larves d'Ephéméroptères aient pu être introduites à la Réunion de manière accidentelle. Cette hypothèse peut être envisagée comme vraisemblable pour *Cloeon* qui vit en eau stagnante. Elle n'est pas forcément à exclure pour les espèces d'eaux courantes; il est possible que des larves de Baetidae aient profité de l'empoisonnement de certaines rivières avec des espèces exotiques, par exemple lors d'introductions de truites (la rivière Marsouin où les Baetidae ont été capturés a fait l'objet de rempoisonnements, depuis la fin de la seconde guerre mondiale, par des alevins de truites arc-en-ciel provenant de France). Cette introduction accidentelle pourrait expliquer la présence des larves de Baetidae appartenant à une lignée qui n'est pas présente dans les autres îles de l'Ouest de l'Océan Indien.

Bien que distante de 185 km de la Réunion, l'île Maurice n'a probablement pas été colonisée par les Ephéméroptères. Il faut certes rester prudent: les prélèvements effectués par Starmühlner ne permettent pas d'avoir la composition exhaustive de la faune des macroinvertébrés aquatiques de Maurice. Si cette absence se vérifie, nous pouvons nous demander pourquoi les éphémères ont été capables de coloniser la Réunion mais pas

Maurice? La taille extrêmement réduite des populations sur la Réunion fournit un élément de réponse. La colonisation de la Réunion s'est probablement faite par un groupe très réduit d'individus ne permettant pas une expansion de la distribution sur la Réunion et à plus forte raison une immigration sur une île voisine. Si l'introduction des éphémères à la Réunion est d'origine anthropogène, le même processus n'a pas forcément eu lieu à Maurice.

Les différentes îles et archipels de la partie occidentale de l'Océan Indien peuvent être replacées dans le diagramme de la figure 23. Il est difficile de positionner correctement Madagascar dans ce diagramme (Fig. 36). Il est clair que Madagascar a une très grande superficie; il occupe une position extrême sur l'axe des abscisses. La position le long de l'axe des ordonnées est par contre nettement plus difficile à définir. Le degré d'isolation dépend directement de la capacité de dispersion du taxon étudié. Suivant si nous admettons que les Baetidae ont été capables ou non de coloniser Madagascar après la séparation du Gondwana, la position de Madagascar varie considérablement (1a à 1c in Fig. 36). Si le pouvoir de dispersion est élevé et le degré d'isolation faible, Madagascar doit être considéré comme un sous-échantillon de l'Afrique (1c in Fig. 36). A l'inverse s'il n'existe pas de migration entre l'Afrique et Madagascar, la faune malgache va évoluer par radiation (1a in Fig. 36) ou par changement de niches écologiques (1b in Fig. 36). En fait, nous constatons que la faune des Baetidae malgaches est la résultante de ces trois processus d'évolution.

Les Seychelles et la Réunion sont des îles de petites dimensions très éloignées des continents sources. Ils occupent donc une position extrême dans le diagramme (2 in Fig. 36). Leur faune est donc relictuelle et va tendre vers un appauvrissement graduel qui peut entraîner l'extinction de certaines lignées. Les Comores sont également formées de petites îles, mais à l'inverse des précédentes, elles sont situées à proximité de deux sources (Madagascar et l'Afrique continentale). Leurs populations vont peu évoluer, essentiellement par dérive génétique et accroissement de la niche écologique des taxa (3 in Fig. 36).

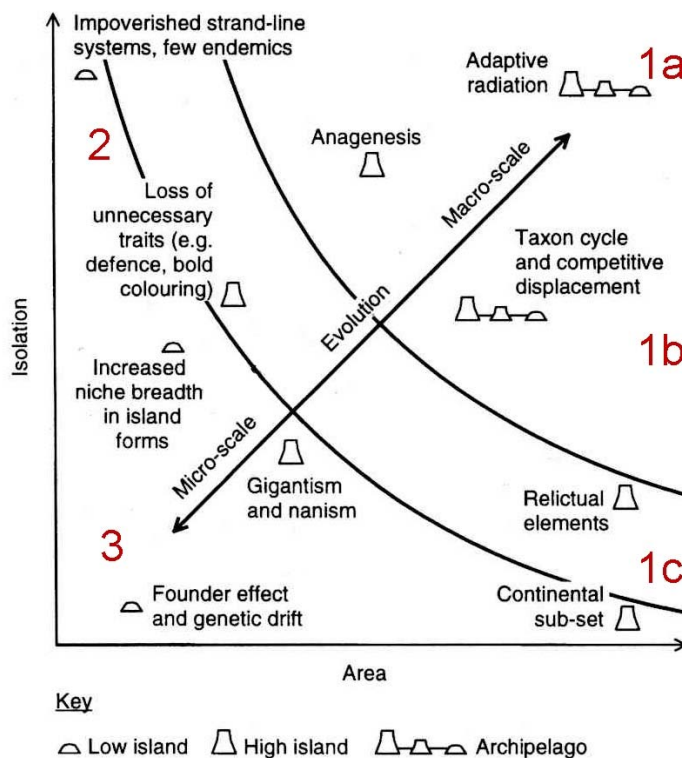


Figure 36: Relation entre la superficie, le degré d'isolation et la composition faunistique des îles (d'après Whittaker, 1998). 1a-c: Madagascar; 2: les Seychelles et la Réunion; 3: les Comores.

5 Synthèse

Cette étude biogéographique a permis de mettre en évidence la très grande diversité, autant générique que spécifique, que présente les Baetidae à Madagascar; cette île possède une richesse faunistique équivalent à celle d'un continent.

Le grand intérêt que présente la faune des Baetidae réside non seulement dans sa diversité mais également dans son taux d'endémicité spécifique très élevé: presque toutes les espèces et un tiers des genres malgaches sont endémiques de Madagascar. Le taux d'endémisme générique peut paraître élevé. Il traduit en fait une dualité: tous les genres qui ont une écologie large ne sont pas endémiques de Madagascar, seuls les genres spécialisés le sont.

Le mécanisme de spéciation au niveau générique est essentiellement de type compétitif. Les genres présents à Madagascar ont évolué pour s'adapter à des niches écologiques non exploitées: les genres carnivores en sont l'exemple type. La plupart des genres endémiques sont monospécifiques; l'adaptation à une niche écologique précise semble s'être faite par anagenèse. La majorité des genres endémiques ont une distribution réduite, mais sont localement très abondants. Ils exploitent une niche écologique étroite dans laquelle ils sont dominants. Avec ces trois espèces et une répartition très large, le genre *Herbrossus* constitue donc une exception.

Les genres endémiques n'ont pas concurrencé ni remplacé les genres à répartition large, primitivement présents; ils se sont contentés d'occuper des niches écologiques encore sous-exploitées.

Contrairement à ce que suggérerait l'histoire géologique de la division du Gondwana, les Baetidae malgaches présentent des affinités très marquées avec la faune du continent africain; la composante orientale est négligeable. Ce même scénario se présente dans la majorité des autres groupes faunistiques, exception faite des plus primitives avec un pouvoir de dispersion vraiment réduit. Cette constatation reviendrait-elle à démontrer que le poids de l'immigration est sous-estimé même chez des lignées réputées comme ayant un pouvoir de dispersion très faible?

Avec respectivement 40% et 68% de genres endémiques, Madagascar et l'Afrique continental possèdent un taux d'endémisme générique assez élevé. Si nous ne considérons plus Madagascar et l'Afrique comme deux régions distinctes mais comme une seule entité, le taux d'endémisme atteint 90%. Un taux aussi élevé ne peut être envisagé que si la région afro-malgache a subi un long isolement géographique. Or, ce n'est le cas que si nous admettons que des possibilités de colonisation entre l'Afrique et Madagascar ont perduré après la séparation.

La région afro-malgache ne possède pas seulement une faune unique mais aussi une des plus diversifiées au monde. Ces facteurs en font un des trois centres principaux d'évolution des Baetidae.

L'analyse cladistique a permis de mettre en évidence que la faune afro-malgache est composée de cinq lignées évolutives distinctes. Chacune possède une histoire biogéographique différente. La reconstruction de ces histoires se basent sur des scénarios qui présentent le maximum de vraisemblance, dans l'état de nos connaissances.

La lignée verte est sans conteste la lignée centrale des Baetidae afro-malgaches. Son origine afro-malgache est évidente d'une part par la grande diversité générique et spécifique qu'elle présente dans cette région, d'autre part parce qu'elle n'est présente nulle part ailleurs. Elle regroupe 18 genres et 54 espèces. La moitié des genres et des espèces malgaches appartiennent à cette lignée. Elle est un peu moins dominante en Afrique continentale puisqu'elle ne rassemble que le tiers des genres et le quart des espèces.

Si l'origine afro-malgache de cette lignée est claire, il est par contre nettement plus difficile de déterminer quand et où cette lignée s'est individualisée? Trois scénarios peuvent être envisagés:

- La lignée était présente en Afrique et à Madagascar avant la séparation de ces deux plaques (-165 M.a.).
- La lignée s'est individualisée à Madagascar après la séparation des deux plaques; elle a ensuite pu coloniser le continent africain.
- La lignée s'est individualisée en Afrique continentale après la séparation des deux plaques; elle a ensuite pu coloniser Madagascar.

Le premier scénario implique que la lignée présentait soit une répartition extrêmement limitée sur le super-continent gondwanien, soit elle s'est éteinte massivement dans le reste de sa distribution. Aucune de ces deux hypothèses ne semble crédible: comment expliquer qu'elle ait un tel succès en Afrique et à Madagascar et qu'elle s'éteigne ailleurs? Pourquoi aurait-elle été capable de coloniser autant de niches écologiques dans la région afro-malgache et pas ailleurs? Et finalement comment pourrions-nous imaginer qu'elle n'ait pas colonisé l'Inde ou l'Australie après la séparation entre l'Afrique et le plateau du Dekkan?

Ce scénario a par contre le double avantage de ne pas impliquer de phénomène de migration et d'expliquer que les genres les plus primitifs et les moins spécialisés soient présents sur les deux plaques.

Le deuxième et troisième scénarios ont l'avantage d'expliquer la restriction de cette lignée à la région afro-malgache sans impliquer une distribution originelle peu crédible ou des extinctions importantes. Ils impliquent par contre d'importants phénomènes de migrations entre Madagascar et l'Afrique. Pour chacun des genres communs à Madagascar et à l'Afrique il est nécessaire d'admettre la possibilité d'une colonisation entre les deux plaques. Ces scénarios impliquent donc un changement radical dans l'estimation du pouvoir de dispersion des Baetidae. Ils auraient par contre le grand avantage d'expliquer la grande similitude entre les espèces malgaches et africaines de certains genres (*Afrobaetodes* par exemple) sans avoir recours au neutralisme.

Si nous privilégions le deuxième ou le troisième scénario, la lignée aurait-elle une origine malgache ou africaine? Cette lignée présente la même diversité au niveau générique à Madagascar qu'en Afrique: un tiers des genres est commun entre Madagascar et l'Afrique continentale, un tiers est endémique de Madagascar et le tiers restant est endémique de l'Afrique continentale. Au niveau spécifique, tous les genres endémiques africains sont monospécifiques, les genres endémiques malgaches comptent entre 1 et 3 espèces. Les genres communs montrent par contre une nettement plus grande diversité, que ce soit en Afrique ou à Madagascar. La diversité tant générique que spécifique ne nous permet pas de trancher quant à l'origine de cette lignée. Comme les genres les plus primitifs sont communs entre les deux plaques, il n'est pas possible d'utiliser ce critère pour établir le centre d'origine.

Le seul argument qui plaide en faveur de l'une des deux plaques est leur taille relative: si nous admettons un centre d'origine en Afrique, la lignée a eu nettement plus de temps pour atteindre sa distribution actuelle, puis pour coloniser Madagascar. A l'inverse si nous prenons

Madagascar comme centre d'origine, il faut admettre que des petites propagules de chaque lignée ont réussi à s'installer en Afrique continentale, puis à coloniser l'ensemble du continent sans présenter de phénomènes de spéciation très importants, puisqu'ils appartiennent toujours au même genre.

Le troisième scénario paraît se présenter comme le plus vraisemblable ou tout du moins le plus économique. La lignée verte aurait donc une origine africaine postérieure à la séparation Afrique-Madagascar. Elle aurait secondairement migré, à plusieurs reprises jusqu'à Madagascar; une partie des taxa aurait évolué en Afrique et à Madagascar pour donner les genres endémiques actuels. Il y aurait donc un centre principal de spéciation en Afrique continentale et des centres secondaires en Afrique et à Madagascar (Fig. 37). Ce scénario implique toutefois un nombre important de phénomènes de migration qui sont peu compatibles avec le pouvoir de dispersion considéré comme faible des Ephéméroptères (Sartori et al., 2000).

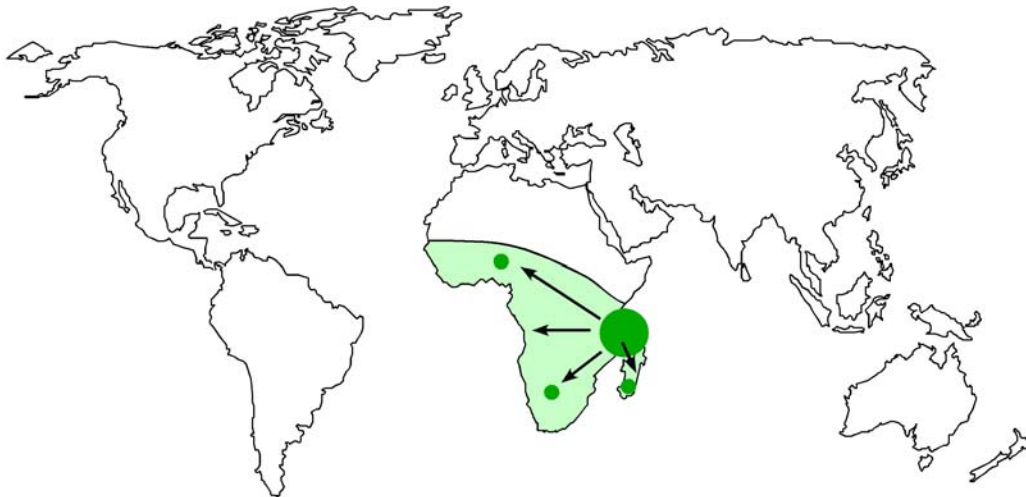


Figure 37: distribution de la lignée verte. Grand rond: centre principale hypothétique de spéciation; petits ronds: centres secondaires de spéciation; flèches: voies d'immigration.

La seconde lignée strictement afro-malgache est la lignée grise. Seuls quatre genres appartiennent à cette lignée. Quantitativement, elle est donc une composante mineure de la faune afro-malgache. D'un point de vue morphologique, elle est par contre un cas unique, avec une réduction des gonopodes chez les imagos mâles. Une telle évolution n'existe dans aucune autre lignée de Baetidae. Un seul des quatre genres est présent à Madagascar. Il apparaît donc clairement que cette lignée a son centre d'origine en Afrique continentale et a secondairement colonisé Madagascar (fig. 38). Comme dans le cas de la lignée verte, la question se pose de savoir si cette colonisation a eu lieu avant ou après la séparation du Gondwana. La problématique est toujours de choisir l'événement le moins improbable entre une colonisation de Madagascar par dessus le canal du Mozambique, une distribution restreinte avant la séparation des blocs ou encore une extinction dans les régions limitrophes. Si nous admettons, pour la lignée verte, une colonisation vers Madagascar, un tel phénomène est encore nettement plus probable, puisque, dans le cas de la lignée grise, un seul événement pourrait être à l'origine de cette lignée à Madagascar.



Figure 38: distribution de la lignée grise. Grand rond: centre principale de spéciation; zone grisée: répartition originale de la lignée; flèche: voie d'immigration.

La lignée violette montre une nette dominance afro-malgache. La présence du genre endémique *Indocloeon* au Sri Lanka suggérerait que cette lignée avait originellement une distribution gondwanienne, limitée à la région afro-malgache et indienne.

Au sein de cette lignée, le genre *Cloeon* est une exception. Ce genre est subcosmopolite; il est juste absent d'Amérique du Sud. Cette distribution très large est à mettre en relation avec son pouvoir de dispersion exceptionnellement élevé pour un Baetidae. Ce pouvoir de dispersion est lui-même lié à une écologie particulière (longueur du stade adulte et reproduction parthénogénétique). Il est donc a priori mal aisé de déterminer l'origine de ce genre. Comme il possède une diversité maximale en Afrique et qu'il appartient à une lignée dont le centre de spéciation est également africain, il est probable que *Cloeon* a une origine africaine. Le genre se serait répandu à partir de l'Afrique continentale vers Madagascar, l'Asie mineure et l'Europe, puis en Australie et en Amérique du Nord via l'Est du continent asiatique (Fig. 39).

La présence d'une espèce commune entre Madagascar et l'Afrique continentale peut s'expliquer soit par une colonisation récente par cette espèce de Madagascar, soit par des flux génétiques qui auraient perduré jusqu'à une période récente.

Une origine africaine suivie d'une dispersion à large échelle aurait l'avantage d'expliquer son absence de la région néotropicale autrement que par une hypothétique extinction. Son expansion vers le Sud du continent américain n'aurait pas été possible, car sa niche écologique est déjà occupée par *Callibaetis*. Un tel scénario ne peut s'imaginer que pour un genre tel que *Cloeon*, qui possède une capacité de dispersion très élevée. Une large distribution antérieure à la séparation est par contre très peu probable, étant donné l'absence de ce genre en Amérique du Sud: il est difficile d'envisager une distribution subcosmopolite pour *Cloeon* avec un maximum de diversité en Afrique et qu'il soit en même temps absent de la région néotropicale.

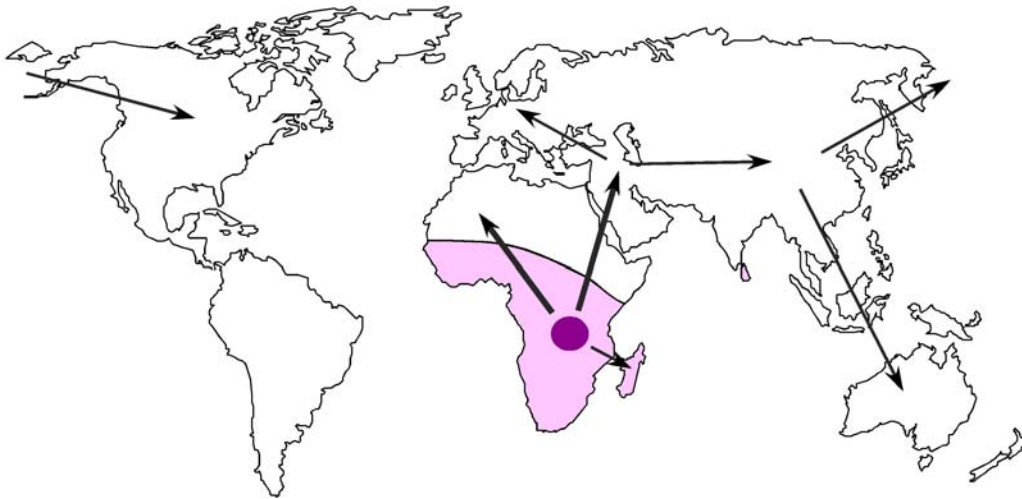


Figure 39: distribution de la lignée violette. Grand rond: centre principale de spéciation; surface violet clair: répartition originale de la lignée; flèches: voies d'immigration du genre *Cloeon*.

La lignée jaune s'articule essentiellement autour du genre pantropical *Cloeodes*. Les autres genres sont africains, sauf *Bernerius* qui est néotropical. L'absence des dents sur les griffes tarsales chez *Cloeodes* et *Bernerius* tendraient à démontrer que ces genres sont les plus évolués au sein de cette lignée. Les genres strictement africains occuperaient une position plus basale. Le genre *Cloeodes* aurait donc évolué à partir des genres africains; il se serait ensuite dispersé à travers les différentes plaques du Gondwana (Fig. 40). Une dispersion antérieure à la séparation du super-continent serait la mieux à même d'expliquer la distribution actuelle du genre. La présence du genre *Cloeodes* en Afrique et Amérique ne peut pas s'expliquer par des colonisations postérieures à la séparation des deux blocs. *Cloeodes* aurait colonisé secondairement le Sud-est asiatique à partir du sous-continent indien.

La lignée jaune occuperait donc originellement l'ensemble du Gondwana, avec un centre principal de spéciation en Afrique. Elle serait également l'unique lien entre les faunes afrotropicales et néotropicales.



Figure 40: distribution de la lignée jaune. Zone jaune: répartition originale de la lignée; grand rond: centre principale de spéciation; flèches: voies d'immigration.

La distribution actuelle de la lignée bleue ne peut s'expliquer que par une série de colonisations successives des différentes régions et plaques continentales (Fig. 41). Il paraît raisonnable d'attribuer à cette lignée une origine laurasienne. Elle est en effet la composante principale des faunes européennes, indiennes et orientales (Müller-Liebenau, 1969; Hubbard & Peters, 1978; Müller-Liebenau & Hubbard, 1985). Elle aurait secondairement colonisé l'Afrique. Elle y montre une grande diversité spécifique et présente d'importants phénomènes de spéciation (genres endémiques très spécialisés tel que *Demoreptus*, *Ophelmatostoma*, *Pseudopannota* ou *Tanzaniella*). L'Afrique peut donc être considérée comme un centre secondaire de spéciation pour cette lignée. Seuls deux genres de cette lignée ont réussi à atteindre Madagascar avec des succès différents. Le genre *Labiobaetis* présente à Madagascar, comme dans le reste de son aire de distribution, une très grande diversité spécifique. En observant les similitudes, au sein de ce genre entre les espèces malgaches et africaines, il est évident qu'il n'y a pas eu une colonisation unique par une espèce qui aurait donné un nombre élevé d'espèces par radiation. Les espèces jumelles présentes sur les deux plaques indiquent clairement qu'il y a eu des colonisations multiples de Madagascar. Le même phénomène peut être mis en évidence chez *Pseudopannota* puisque les deux espèces malgaches appartiennent à deux sous-genres distincts.

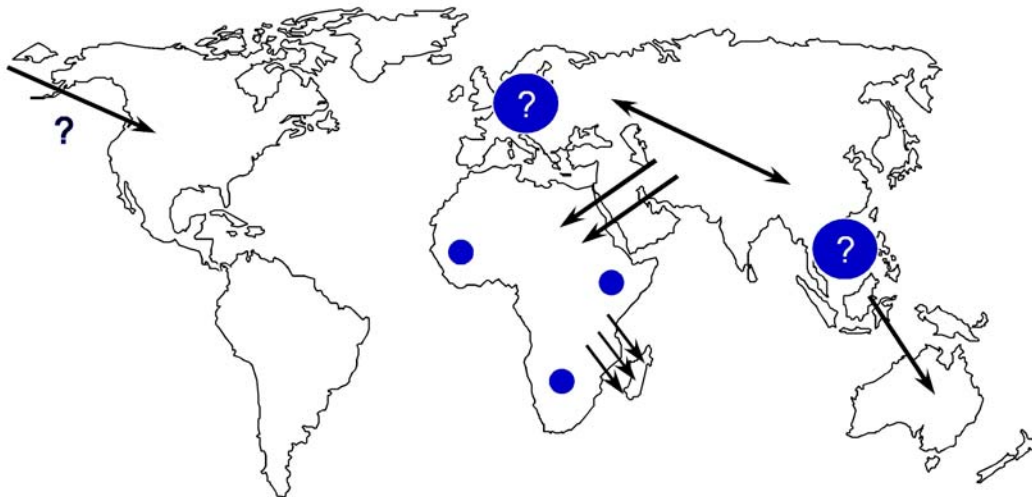


Figure 41: distribution de la lignée bleue. Grands ronds avec point d'interrogation: centres principaux de spéciation; petit rond: centre secondaire de spéciation; flèches: voie d'immigration.

L'étude de ces scénarios génère deux questions fondamentales:

- Quel est le pouvoir de dispersion des Baetidae?
- Quel est l'âge des Baetidae et des différentes lignées qui composent cette famille?

L'étude du matériel récolté par Starmühlner aux Comores, aux Seychelles et aux Mascareignes nous a fourni des informations inattendues. La présence des Baetidae sur des îles d'origine volcanique prouve qu'une immigration sur des distances supérieures à 300 km est possible. Si des propagules ont été capables de coloniser les Comores, voire la Réunion (pour autant que cette colonisation ne soit pas totalement d'origine anthropogène!), pourquoi ne pas envisager une colonisation postérieure à l'isolation de Madagascar par certains genres d'éphémères? Le potentiel de dispersion des éphémères serait nettement supérieur à ce que Sartori & al (2000) supposaient. Cette constatation remet en cause l'a priori que la totalité de la faune des éphémères de Madagascar était déjà présente sur l'île avant la séparation Afrique-Madagascar. Elle cautionnerait par contre la vraisemblance de certains scénarios que nous avons établis, en particulier ceux qui font appel à d'importants phénomènes de migration. Une

telle hypothèse est très séduisante, en particulier pour des genres peu diversifiés à Madagascar, avec une distribution très réduite, une niche écologique très spécialisée et dont les espèces malgaches et continentales sont très proches morphologiquement. L'exemple type est le genre *Afrobaetodes* qui n'est présent que dans une seule station du Sud de Madagascar.

La principale objection réside dans la présence d'espèces indigène à Madagascar. Sur des îles volcaniques, toute propagule a, dans un premier temps, des chances raisonnables de pouvoir s'établir, pour autant que les conditions environnementales lui soient favorables. En revanche à Madagascar, la majorité des niches sont déjà exploitées. Cela signifie que les quelques individus qui auraient pu, dans des conditions très exceptionnelles, réussir à migrer jusqu'à Madagascar se retrouvent en compétition directe avec les espèces indigènes. Elles n'ont, dès lors, qu'une probabilité infime de pouvoir s'établir, sauf si elles exploitent une niche écologique restée vierge. C'est principalement cette raison qui explique le très haut taux d'endémisme spécifique à Madagascar. Le seul moyen de réellement prouver que la présence de genres, tel *Afrobaetodes*, est le fruit d'une colonisation postérieure à la séparation Afrique-Madagascar est le recours à une analyse génétique et de dater avec une marge d'erreur raisonnable la distance génétique entre les populations malgaches et africaines.

L'autre question qui a une influence directe sur la crédibilité des scénarios proposés est l'âge de la famille des Baetidae et des différentes lignées qui la composent. Admettre par exemple que la lignée jaune a une distribution pantropicale due à une émergence du genre *Cloeodes* antérieure à la séparation du Gondwana revient à supposer que ce genre a plus de 180 M.a. et qu'il n'a pas évolué durant toute cette période. Une telle hypothèse est-elle plausible?

Il n'existe actuellement que deux moyens pour connaître l'âge d'une lignée: les fossiles et les horloges moléculaires.

Très peu de fossiles anciens de Baetidae ont été découverts. Les seules données anciennes datent du crétacé supérieur (Kluge, 1997) et du crétacé inférieur (McCafferty, 1997). Il n'est pas possible d'attribuer la femelle imago du crétacé inférieur à une lignée; son appartenance à la famille des Baetidae ne se justifie que par la formule tarsale. Les imagos mâles et femelles du crétacé supérieur appartiennent à la sous-famille des Palaeocloeoninae, qui est considérée comme éteinte. La chitination faible des larves et adultes de Baetidae ne favorisent pas leur fossilisation. Nous pouvons toutefois nous étonner qu'il n'y ait pas plus de fossiles et surtout des fossiles plus anciens qui appartiennent à cette famille, en particulier si nous considérons leur abondance actuelle et les milieux colonisés (des taxa d'eaux stagnantes vivent dans un milieu facilitant la fossilisation). Les fossiles ne nous permettent donc pas de montrer que les lignées actuelles existaient déjà il y a 165 M.a.

L'absence de fossiles plus anciens signifie-t-elle que les Baetidae sont en fait une lignée récente? De nombreux caractères morphologiques en particulier chez les adultes tendraient à abonder dans ce sens. La réduction de la nervation alaire et l'absence de pénis sclérifiés sont considérés comme des caractères dérivés. Si les Baetidae sont donc une lignée récente, cela signifie que la plupart des scénarios supposant une vaste répartition ancienne des lignées ne sont plus satisfaisants. Il faut, dans ce cas, privilégier les hypothèses qui impliquent des phénomènes de migration et colonisation, et par corollaire un pouvoir de dispersion nettement plus élevé que nous ne l'avions imaginé préalablement. Il reste à définir ce que signifie récent chez les Ephéméroptères. Le seul moyen relativement fiable de l'évaluer est de recourir à des études de distances génétiques. Or de telles études font encore cruellement défaut chez les Ephéméroptères.

E. Conclusion et perspectives

Le but premier de ce travail était d'acquérir une connaissance aussi exhaustive que possible de la faune des Baetidae malgaches en se basant essentiellement sur l'important matériel récolté durant plus de dix années de prospections à Madagascar. Nous avons consacré une quinzaine d'articles à la systématique des Baetidae malgaches décrivant quatre genres nouveaux et 34 espèces nouvelles. Cette faune comporte actuellement 22 genres et 54 espèces. Tout autant que la description de nouveaux taxa, notre travail a constitué à clarifier les limites et la validité de certains genres et espèces, ainsi qu'à établir les caractères génériques de genres jusqu'alors monospécifiques. Il s'agit d'une tâche de longue haleine, rendu d'autant plus ardue par la qualité souvent sommaire et lacunaire des travaux précédents.

Ce travail ne doit toutefois pas être considéré comme une synthèse exhaustive de la faune baetidienne malgache. Il souffre en particulier de trois lacunes principales:

- Des régions susceptibles de receler une faune à la fois riche et originale n'ont pas pu être prospectées. Il s'agit en particulier de la presqu'île de Masoala, des massifs du Sambirano et du Tsaratanana qui n'ont pu être prospectés suite à l'interruption du programme *Biodiversité et biotypologie des eaux continentales malgaches*.
- Les genres *Afroptilum* et *Dicentropilum* n'ont pas fait l'objet d'une étude approfondie. Or il s'agit des deux genres les plus abondants et probablement parmi les plus diversifiés de Madagascar. *Afroptilum* comporte de nombreuses espèces non décrites; certaines possèdent des caractères originaux uniques qui nécessiteraient soit d'élargir le concept actuel d'*Afroptilum*, soit d'ériger des nouveaux genres affins. L'étude du genre *Dicentropilum* s'avère tout aussi nécessaire. Une seule espèce a pour l'instant été décrite. Or ce genre comporte probablement au moins une demi-douzaine d'espèces. Contrairement à *Afroptilum*, ces espèces semblent former un groupe homogène. Il se distingue toutefois des espèces africaines attribuées à *Dicentropilum* par de nombreux caractères fondamentaux tant au stade larvaire qu'adulte. La description de ces espèces impliquera soit la redéfinition du concept du genre *Dicentropilum*, soit la création d'un nouveau genre pour les espèces malgaches.
- Plusieurs points litigieux restent à clarifier. Il s'agit en particulier d'établir le statut du genre *Delouardus*: doit-il être considéré comme un genre valide ou comme un synonyme de *Cheleocloeon*? Nous avons démontré dans le chapitre Systématique que *Nesydemius* doit être considéré comme un synonyme de *Dabulamanzia*; la validité même de l'espèce *Nesydemius polhemusorum* est remise en cause. Cette mise en synonymie devra faire l'objet d'une publication pour être validée. Le dernier point litigieux concerne la présence du genre *Mutelocloeon* à Madagascar. Rappelons que sa larve vit à l'intérieure des moules. Or un tel commensalisme n'est pas possible sur la grande Ile, puisqu'il n'existe pas de Bivalves dulçaquicoles à Madagascar. La description de deux espèces nouvelles, dont l'une possède des ailes postérieures, devrait clarifier l'appartenance des espèces malgaches à l'un des genres de la lignée grise.

Malgré les lacunes susmentionnées, ce travail constitue une base de travail importante pour l'étude des Baetidae malgaches. Il devrait grandement faciliter l'utilisation des Baetidae pour des études écologiques, liées notamment à la qualité de l'eau ou aux effets de la déforestation et de l'érosion sur la communauté benthique. Il apparaît donc opportun de rendre ces résultats aussi accessibles que possible. La réalisation d'une faune des Baetidae malgaches qui inclurait une description des genres et des espèces ainsi que des clés de détermination simples

assureraient l'accessibilité à l'information. Elle constituerait un aboutissement pour ce travail et une valorisation importante des résultats obtenus.

Ce travail sur la systématique des Baetidae malgaches constitue le point de départ indispensable pour une étude phylogénétique et biogéographique. Nous avons pu reconstruire une phylogénie complète des Baetidae afro-malgaches. Nous avons mis en évidence cinq lignées principales. Cette phylogénie n'entre pas en conflit avec certaines des classifications existantes, notamment celles construites par Kluge ou ébauchée par Lugo-Ortiz et McCafferty. Elle permet néanmoins de clarifier l'appartenance de certains genres et la position relative des lignées. Nous avons pu pour chaque lignée établir les genres qui la constituent ainsi que les caractères propres qui la déterminent. Il subsiste néanmoins quelques cas litigieux, notamment sur la position exacte du genre singulier *Edmulmeatus*. Notre classification doit donc être considérée comme une étape importante pour établir une phylogénie complète des Baetidae afro-malgache. Un certain nombre d'hypothèses devront toutefois être vérifiées et la position de certains genres et groupes de genres affinée. Une analyse cladistique s'appuyant sur une approche génétique est susceptible d'apporter de nouveaux arguments pour valider ou infirmer notre reconstruction.

Malgré ses dimensions réduites, Madagascar possède la diversité et les spécificités d'un véritable continent. De nombreux genres présentent des évolutions singulières; il s'agit en particulier de l'adaptation à des régimes carnivores ou herbivores (diatomées et macrophytes). Ces évolutions ont été possibles grâce aux importantes lacunes que présentent la faune benthique malgache, en particulier la quasi-absence des Plécoptères. Les genres ont donc évolué pour exploiter des niches écologiques libres; il s'agit donc d'un mécanisme d'évolution de type compétitif. Les genres endémiques ne sont donc pas entrés en concurrence avec les genres à répartition large, primitivement présents; ils se sont contentés d'occuper des niches écologiques encore sous-exploitées.

Les faunes baetidiennes africaine et malgache présentent des similitudes extrêmement importantes. Si chacune des plaques possède un taux d'endémisme générique élevé, ce dernier atteint plus de 90% si nous ne considérons plus les faunes africaine et malgache comme indépendante, mais comme formant une entité propre; les composantes orientale et océanienne étant négligeables. Cette affinité afro-malgache se trouve encore renforcée si nous considérons que quatre des cinq lignées ont une origine voire une distribution strictement afro-malgache.

Nous nous retrouvons donc en contradiction directe avec les affinités déduites des données géophysiques issues de la tectonique des plaques. La chronologie de la séparation des plaques continentales qui constituaient le Gondwana est actuellement suffisamment bien étayée pour qu'elle ne soit pas remise en cause par nos résultats. La seule issue possible constitue donc à remettre en cause une des hypothèses de départ (pour ne pas dire un dogme): la capacité de dispersion des Ephéméroptères et des Baetidae en particulier. Du fait de la brièveté du stade adulte et de la dépendance des larves pour les milieux dulçaquicoles, les Ephéméroptères ont toujours été considérés comme possédant des capacités de dispersion très réduites. Or un certain nombre de faits mis en évidence tout au long de cette étude montre que cette capacité n'est pas aussi faible. Le premier élément est bien sûr la présence de l'espèce africaine *Cloeon smaeleni* à Madagascar. Elle ne peut s'expliquer que par une colonisation récente de Madagascar par cette espèce, voire par un flux génétique encore existant entre les populations africaines et malgaches. La présence d'espèces extrêmement proches à Madagascar et en Afrique continentale, au sein du genre *Afrobaetodes* par exemple, ne peut être due qu'à une

séparation très proche ou une stabilité morphologique extrême (théorie du neutralisme: lorsqu'un taxon a atteint un niveau extrême de spécialisation, il ne peut plus évoluer puisque toute modification serait sélectionnée négativement). Mais l'argument principal en faveur d'une capacité de dispersion des Baetidae sous-estimée a été fourni par l'étude des îles et archipels de l'Ouest de l'Océan Indien. Il est trivial que la présence d'un taxon sur une île volcanique ne peut être due qu'à une colonisation postérieure à la formation de l'île. En conséquence, si nous nous référons au cas des Comores, il apparaît que de propagules sont capables de franchir des distances supérieures à 300 km et de coloniser tous les milieux dulçaquicoles présents. Ces événements sont bien sûr favorisés par l'absence de compétiteurs et de prédateurs dans les îles issues de volcanisme récent.

La colonisation de Madagascar postérieure à la séparation des plaques est donc possible. Elle ne constitue toutefois que l'un des facteurs qui déterminent la composition faunistique malgache actuelle. Nous avons élaboré pour chacune des cinq lignées des scénarios qui expliquent leur origine et l'expansion de leur distribution. Ils font appel à d'importants phénomènes de colonisation. Trois scénarios impliquent un centre principal d'origine situé en Afrique continentale, puis une colonisation de Madagascar par un ou plusieurs éléments de cette lignée. Une seule lignée aurait une répartition très large, antérieure à la séparation du Gondwana. La cinquième lignée aurait une origine paléarctique; elle aurait secondairement colonisé l'Afrique puis Madagascar.

Le recours aux outils génétiques laisse entrevoir des perspectives prometteuses et est susceptible d'apporter des solutions à de nombreux problèmes laissés en suspens. L'utilisation des distances génétiques devrait permettre de préciser la position relative des différents taxa et lignées au sein de notre reconstruction phylogénétique. Elle pourrait aider à résoudre quelques cas systématiques aussi litigieux qu'épineux, tel que l'attribution définitive à un genre de la lignée grise des espèces malgaches possédant des génitalia complexes, ou la clarification du statut de genres tel que *Delouardus*. Mais c'est véritablement pour résoudre le problème complexe de l'origine des lignées baetidiennes présentes à Madagascar que le recours à la génétique risque de s'avérer capital. Si nous pouvions savoir, même de manière grossière ou relative, depuis combien de temps des populations ou des taxa africains et malgaches sont séparés, nous serions capables de déterminer si les scénarios que nous avons envisagés sont crédibles et de déterminer quels sont les grands processus (vicariance versus dispersion) qui ont fait évoluer la faune baetidienne malgache jusqu'à sa composition actuelle. Nous pourrions en particulier savoir s'il y a effectivement eu de multiples événements de colonisation de Madagascar et à quel moment ils se sont produits. Nous serions dès lors à même de reconstruire une partie de l'histoire de la faune malgache.

F. Résumé

Résumé

Les Ephéméroptères constituent un ordre très archaïque d'insectes ailés, comprenant un nombre réduit d'espèces (actuellement environ 2500 espèces). Les larves sont aquatiques; la durée de ce stade est en général d'une année. Le stade adulte est par contre extrêmement bref: de quelques heures à quelques jours. La fonction quasi unique de ce stade est la reproduction. Par sa superficie, Madagascar est la quatrième île du monde. Elle est située dans la partie occidentale de l'Océan Indien à plus de 300 km de la côte africaine. Madagascar faisait partie du super-continent Gondwana. Elle s'est séparée de l'Afrique (-165 M.a.), puis a migré vers le Sud (-125 M.a.) avant de se détacher du sous-continent indien (-65 M.a.).

La connaissance des Ephéméroptères malgaches était, jusqu'à très récemment, extrêmement limitée. Grâce au programme *Biodiversité et biotypologie des eaux continentales malgaches*, lancé conjointement par l'ORSTOM (actuel IRD, France) et le CNRE (Madagascar), un inventaire à large échelle de la macrofaune benthique malgache a été entrepris. La systématique de plusieurs familles d'Ephéméroptères (Tricorythidae, Polymitarcyidae, Palingeniidae,...), ainsi que d'autres groupes d'invertébrés (Trichoptères, Simuliidae, macrocrustacés) a fait l'objet d'études approfondies. La présente étude constitue un des volets de ce programme.

Jusqu'au milieu des années 1990, seules quatre espèces valides appartenant à trois genres différents étaient décrites de Madagascar. En 6 ans, ce ne sont pas moins de 25 articles qui sont consacrés à la systématique des Baetidae, permettant de décrire 50 espèces et 8 genres nouveaux. La faune malgache des Baetidae compte actuellement 22 genres et 54 espèces. Malgré sa taille, Madagascar possède une richesse, tant générique que spécifique équivalente à celle d'un continent.

Notre connaissance des Baetidae est suffisamment avancée pour mener une étude cladistique et biogéographique. La reconstruction phylogénétique a permis de mettre en évidence cinq lignées principales à Madagascar et de préciser, pour chacune d'elles, les genres inclus et les caractères propres.

La faune des Baetidae malgaches présente un taux d'endémicité très élevé: 53 des 54 espèces et un tiers des genres sont endémiques. Elle montre des affinités extrêmement fortes avec la faune africaine, puisque 90% des genres présents à Madagascar ou en Afrique ont une répartition strictement restreinte à cette région. Les autres composantes, notamment orientales et océaniques, sont négligeables; ces régions n'ont en commun avec Madagascar qu'un nombre restreint de genres cosmopolites. Ces affinités sont en contradiction avec les données géologiques de la dislocation du Gondwana. Plusieurs explications peuvent être données pour résoudre cette contradiction. La plus vraisemblable est que le pouvoir de dispersion des Ephéméroptères, et des Baetidae en particulier, est nettement sous-estimé. L'étude des faunes des îles volcaniques récentes, telles que les Comores, démontre clairement que les Baetidae sont capables de dispersion sur une distance de plus de 300 km. Il est donc possible d'envisager une colonisation de Madagascar à partir de l'Afrique continentale postérieure à la séparation des deux plaques.

Nous avons établi des scénarios retraçant l'histoire biogéographique de chacune des cinq lignées. Pour quatre d'entre elles, l'Afrique continentale est le centre d'origine. La cinquième lignée aurait une origine paléarctique; l'Afrique représenterait un centre secondaire de spéciation. Ces lignées auraient secondairement colonisé Madagascar à partir de l'Afrique continentale.

Ce travail ouvre donc d'importantes perspectives. Il rend possible l'utilisation à un niveau générique, voire spécifique, des Baetidae pour des travaux de faunistique ou d'écologie, en particulier pour des études liées à la dégradation de la qualité de l'eau. Il devrait également

pouvoir servir de base pour l'étude et la compréhension des phénomènes de dispersion et colonisation dans les îles et archipels de l'Ouest de l'Océan Indien.

Abstract

Mayflies (Ephemeroptera) are among the oldest known flying insects and encompass a very small number of species (ca 2500 species). Larvae are strictly freshwater inhabitants; this stage lasts generally one year. The imaginal stage is extremely short, from few hours to few days, and is devoted almost entirely to reproduction.

Madagascar is the fourth largest island in the world by area. It is situated in the western part of the Indian Ocean, at a distance of more than 300 km from the African coast. Madagascar belonged to Gondwana. It was first separated from the African plate (-165 M.y.), then moved to the South (-65 M.y.), before the break-off with the Indian plate (-65 M.y.).

Knowledge of the Malagasy mayflies was until recently extremely poor. The program *Biodiversity and Biotypology of Malagasy Freshwaters*, jointly run by the French ORSTOM and the Malagasy CNRE, began a global survey of the freshwater macroinvertebrates. The systematics of several mayfly families (Tricorythidae, Polymitarcyidae, Palingeniidae,...), and other invertebrate groups (Caddisflies, Blackflies,...) was the subject of ground studies. Our present study is one part of this global program.

Until the middle of the nineties, only four baetid species belonging to three different genera had been described from Madagascar. During the last six years, 25 papers were dedicated to the systematics of the Baetidae, allowing the description of 50 new species and 8 new genera. The Malagasy fauna encompasses now 22 genera and 54 species. Despite its size, Madagascar has the same diversity, at specific and generic level, as a continent.

Our knowledge of the Baetidae is sufficient to perform a cladistic and biogeographical study. Our phylogenetic reconstruction allows us to propose five main lineages and to indicate, for each of them, the genera included and their features.

The Malagasy fauna of Baetidae possesses a high level of endemism: 53 of the 54 species and one third of the genera are endemic. It shows extremely strong affinities with the African fauna, as more than 90% of the genera present in Madagascar or in Africa have a distribution restricted to this area. Other components, especially Oriental and Oceanian, are negligible. These areas share with Madagascar only a few widespread genera. These African affinities are in contradiction with the geological events, especially the break-off history of Gondwana. Some explanations can be given to solve this contradiction. The most likely is that the dispersal power of the mayflies, especially of the Baetidae, is greatly underestimated. The study of recent volcanic islands, particularly of the Comoros, clearly demonstrates that the Baetidae are able to disperse over more than 300 km. Consequently, a colonisation by the Baetidae, of Madagascar from the continental Africa, after the break-off must be considered as possible.

We have established scenarios explaining the biogeographical history of each of the five lineages. For four of them, Africa has to be regarded as the centre of origin. The fifth lineage probably has a Palearctic origin; Africa should be considered as a secondary centre of speciation. These lineages should have secondarily colonised Madagascar from continental Africa.

This work opens up new perspectives. It allows the use of the Baetidae for faunistic and ecological studies, especially for problems related to water quality. It must be also considered as a first step for understanding the dispersion and colonisation of the islands of the western part of the Indian Ocean.

G. Bibliographie

- Agnew, J.D. (1962). The distribution of *Centroptiloides bifasciata* (E.-P.) (Baetidae: Ephem.) in Southern Africa, with ecological observations on the nymphs. *Hydrobiologia* 20: 367-372.
- Bae, Y.J. (2001). Status of the knowledge of Ephemeroptera in Northeast Asia and guidelines for future research. In: E. Dominguez (Ed.) *Trends in Research in Ephemeroptera and Plecoptera*. pp. 3-6. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- Barber-James, H.M. & McCafferty, W.P. (1997). Review and a new species of the African genus *Acanthiops* (Ephemeroptera: Baetidae). *Annales de Limnologie* 33: 85-92.
- Barnard, K.H. (1940). Additionnal Records, and descriptions of new species of South African Alder-flies (Megaloptera), May-flies (Ephemeroptera), Caddis-flies (Trichoptera), Stone-flies (Perlaria) and Dragon-flies (Odonata). *Annals of South African Museum* 32: 609-661.
- Battistini, R. (1996). Paléogéographie et variété des milieux naturels à Madagascar et dans les îles voisines: quelques données de base pour l'étude biogéographique de la "région malgache". In: W.R. Lourenço (Ed.) *Biogéographie de Madagascar*. pp. 1-17. ORSTOM, Paris.
- Bernardi, G. (1996). Biogéographie des Lépidoptères Papilionidae, Pieridae, Danaidae et Acraeidae de Madagascar et des îles voisines. In: W.R. Lourenço (Ed.) *Biogéographie de Madagascar*. pp. 491-506. ORSTOM, Paris.
- Betsch, J.-M. & Cassagnau, P. (1996). Origine, différenciation locale et endémisme de quelques groupes de microarthropodes du sol et de la litière à Madagascar. In: W.R. Lourenço (Ed.) *Biogéographie de Madagascar*. pp. 535-558. ORSTOM, Paris.
- Beutel, R.G. & Gorb, S.N. (2001). Ultrastructure of attachment specializations of hexapods (Arthropoda): evolutionary patterns inferred from a revised ordinal phylogeny. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 39: 177-207.
- Brittain, J.E. (1976). Experimental studies on nymphal growth in *Leptophlebia vespertina* (L.) (Ephemeroptera). *Freshwater Biology* 6: 445-449.
- Brittain, J.E. (1982). The biology of mayflies. *Annual Review of Entomology* 27: 119-147.
- Brittain, J.E. & Sartori, M. (sous-pressé). Ephemeroptera (Mayflies). In: V.H. Resh & R. Carde (Eds), *Encyclopedia of Insects*. Academic Press.
- Burckhardt, D. (2000). Cladistics: a practical guide for phylogenetic, biogeography and cospeciation analyses. *Entomologica Basiliensia* 22: 21-30.
- Campbell, I.C. (2001). The current status of Ephemeroptera biology in Australia. In: E. Dominguez (Ed.) *Trends in Research in Ephemeroptera and Plecoptera*. pp. 7-12. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- Chaperon, P., Danloux, J. & Ferry, L. (1993). *Fleuves et rivières de Madagascar*. ORSTOM, Paris. 874 pp.
- Cox, C.R. & Moore, P.D. (1993). *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*. Blackwell Science. 326 pp.
- Crass, R.S. (1947a). Mayflies (Ephemeroptera) collected by J. OMER-Cooper in the Eastern Cape Province, South Africa, with a description of a new genus and species (*Notonurus cooperi*). 12: 124-128.
- Crass, R.S. (1947b). The May-flies (Ephemeroptera) of Natal and the Eastern Cape. *Annals of the Natal Museum* 11: 37-110.

- Darlu, P. (1999). Le poids des hypothèses évolutives dans la reconstruction phylogénétique. In: P. Tassy & H. Lelièvre (Eds), *Systématique et Phylogénie (modèles d'évolution biologique)*. pp. 31-41. Société Française de Systématique.
- Demoulin, G. (1956). Le "mystère" des *Ephemeropsis* (Ephéméroptères jurassico-cretacés d'Asie Palearctique). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 32: 1-8.
- Demoulin, G. (1964). Mission H. Löffler en Afrique orientale. Ephemeroptera. *Bulletin et Annales de la Société Entomologique de Belgique* 100: 279-294.
- Demoulin, G. (1966). Quelques Ephéméroptères nouveaux de Madagascar. *Annales de la Société Entomologique de France* 2: 711-717.
- Demoulin, G. (1968). Quelques Ephéméroptères nouveaux de Madagascar II. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique* 44: 1-9.
- Demoulin, G. (1970). Ephemeroptera des faunes éthiopienne et malgache. *South African Animal Life* 14: 24-170.
- Demoulin, G. (1973). Ephéméroptères de Madagascar. III. *Bulletin et Annales de la Société Entomologique de Belgique* 49: 1-20.
- Demoulin, G. (1981). *Ephéméroptères*. Editions de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer. Collection Initiations - Documentation Techniques n°45. 407-444 pp.
- Dudgeon, D. (1999). *Tropical Asian streams: zoobenthos, ecology and conservation*. Hong Kong University Press, Hong Kong. 830 pp.
- Eaton, A.E. (1883-1888). A revisional monograph of recent Ephemeridae or mayflies. *Transactions of the Linnean Society of London, 2nd Ser. Zoology* 2: 1-352.
- Edmunds, G.F. (1962). The principles applied in determining the hierarchic level of the higher categories of Ephemeroptera. *Systematic Zoology* 11: 22-31.
- Edmunds, G.F. (1972). Biogeography and evolution of Ephemeroptera. *Annual Review of Entomology* 17: 21-42.
- Edmunds, G.F. (1975). Phylogenetic biogeography of mayflies. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62: 251-263.
- Edmunds, G.F. (1979). Biogeographical relationships of the Oriental and Ethiopian mayflies. In: K. Pasternak & R. Sowa (Eds), *Proceedings of the Second International Conference on Ephemeroptera*. pp. 11-14. Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- Edmunds, G.F. & Allen, R.K. (1966). The significance of nymphal stages in the study of Ephemeroptera. *Annals of the Entomological Society of America* 59: 300-303.
- Edmunds, G.F., Jensen, S.L. & Berner, L. (1976). *The Mayflies of North and Central America*. University of Minnesota Press, Minneapolis. 330 pp.
- Edmunds, G.F. & McCafferty, W.P. (1988). The mayfly subimago. *Annual Review of Entomology* 33: 509-529.
- Elouard, J.-M. (2001). Knowledge of the African-Malagasy mayflies. In: E. Dominguez (Ed.) *Trends in Research in Ephemeroptera and Plecoptera*. pp. 13-20. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- Elouard, J.-M. & Gibon, F.-M. (2002). *Biodiversité et Biotypologie des eaux continentales de Madagascar*. 447 pp.

- Elouard, J.-M., Gillies, M.T. & Wuillot, J. (1990). Ephemeroptera from West Africa : The genus *Pseudopannota* (Baetidae). *Revue d'Hydrobiologie tropicale* 23: 27-39.
- Elouard, J.-M. & Hideux, P. (1991a). Ephémères d'Afrique de l'Ouest: deux nouvelles espèces du genre *Pseudopannota* (Baetidae). *Bulletin de la Société entomologique de France* 95: 247-252.
- Elouard, J.-M. & Hideux, P. (1991b). Mayflies of West Africa. *Thraulobaetodes*, an atypical new genus of crawling Baetidae. In: J. Alba-Tercedor & A. Sanchez-Ortega (Eds), *Overviews and strategies of the Ephemeroptera and Plecoptera*. pp. 169-174. Sandhill Crane Press, Inc., Gainesville.
- Elouard, J.-M., Sartori, M. & Gattolliat, J.-L. (sous-presse). Ephemeroptera. In: S.M. Goodman & J.P. Benstead (Eds), *Natural History of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Elouard, J.-M. & Vololomboahangy, B. (1992). Répertoire taxinomique et bibliographique des Ephémères de l'Afrique sub-saharienne. *Rapp. LRSAE-Hydrobiol.* N°11: 172 pp.
- Fisher, B.L. (1996). Origins and affinities of the ant fauna of Madagascar. In: W.R. Lourenço (Ed.) *Biogéographie de Madagascar*. pp. 457-466. ORSTOM, Paris.
- Fremling, C.R. (1973). Factors influencing the distribution of burrowing mayflies along the Mississippi River. In: W.L. Peters & J.G. Peters (Eds), *Proceedings of the First International Conference on Ephemeroptera*. pp. 12-25. BRILL, E.J., Leiden.
- Fröhlich, F. (1996). La position de Madagascar dans le cadre de l'évolution géodynamique et de l'environnement de l'Océan Indien. In: W.R. Lourenço (Ed.) *Biogéographie de Madagascar*. pp. 19-26. ORSTOM, Paris.
- Gattolliat, J.-L. (2000). Three new species of *Afroptiloides* (Insecta; Ephemeroptera) and first report of this genus from Madagascar. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 73: 305-315.
- Gattolliat, J.-L. (2001a). The genus *Cloeodes* (Ephemeroptera, Baetidae) in Madagascar. *Revue Suisse de Zoologie* 108: 387-402.
- Gattolliat, J.-L. (2001b). *Rheoptilum*: a new genus of two-tailed Baetidae (Ephemeroptera) from Madagascar. *Aquatic Insects* 23: 67-81.
- Gattolliat, J.-L. (2001c). Six new species of *Labiobaetis* Novikova & Kluge (Ephemeroptera: Baetidae) from Madagascar with comments on the validity of the genus. *Annales de Limnologie* 37: 97-123.
- Gattolliat, J.-L. (in press-a). A new species of *Pseudopannota* (Baetidae: Ephemeroptera) from Madagascar. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*.
- Gattolliat, J.-L. (in press-b). Three new Malagasy species of *Xyrodromeus* (Ephemeroptera: Baetidae) with the first generic description of the adults. *Revue suisse de Zoologie*.
- Gattolliat, J.-L. (in press-c). Two new genera of Baetidae (Ephemeroptera) from Madagascar. *Aquatic Insects*.
- Gattolliat, J.-L. (submitted). The genera *Cheleocloeon* Wuillot & Gillies, *Delouardus* Lugo-Ortiz & McCafferty and *Demoulinia* Gillies (Baetidae: Ephemeroptera) in Madagascar. *Zootaxa*.

- Gattolliat, J.-L. & Rabeantoandro, S.Z. (2002). The genus *Cloeon* (Ephemeroptera, Baetidae) in Madagascar. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 74: 195-209 (2001).
- Gattolliat, J.-L. & Sartori, M. (1998). Two new species of *Herbrossus* (Ephemeroptera: Baetidae) from Madagascar with the first generic description of the adults. *Annales de Limnologie* 34: 305-314.
- Gattolliat, J.-L. & Sartori, M. (1999a). A new species of *Afrobaetodes* (Ephemeroptera, Baetidae) and first report of this genus from Madagascar. *Annales de Limnologie* 35: 179-184.
- Gattolliat, J.-L. & Sartori, M. (1999b). Revision of the Malagasy genus *Nesoptiloides* (Ephemeroptera, Baetidae). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 72: 23-30.
- Gattolliat, J.-L. & Sartori, M. (2000a). Contribution to the systematics of the genus *Dabulamanzia* (Ephemeroptera: Baetidae) in Madagascar. *Revue Suisse de Zoologie* 107: 561-577.
- Gattolliat, J.-L. & Sartori, M. (2000b). *Guloptiloides*: an Extraordinary New Carnivorous Genus of Baetidae (Ephemeroptera). *Aquatic Insects* 22: 148-159.
- Gattolliat, J.-L. & Sartori, M. (2001). Predaceous Baetidae in Madagascar: an uncommon and unsuspected high diversity. In: E. Dominguez (Ed.) *Trends in Research in Ephemeroptera and Plecoptera*. pp. 321-330. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- Gattolliat, J.-L., Sartori, M. & Elouard, J.-M. (1999). Three new species of Baetidae (Ephemeroptera) from the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar. In: S.M. Goodman (Ed.) *A floral and faunal inventory of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar: with reference to elevational variation*. pp. 115-124. Field Museum of Natural History, Chicago.
- Gibon, F.-M. (2001). *Biotypologie des hydrosystèmes tropicaux. Exemple chez les Trichoptères africains et malgaches*. I. Texte 234 pp. II. Figures et Tableaux 147 pp.
- Gilbert, F.S. (1980). The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction. *Journal of Biogeography* 7: 209-235.
- Gillies, M.T. (1980). An Introduction to the study of *Cloeon* Leach (Baetidae, Ephemeroptera) in West Africa. *Bulletin de l'I.F.A.N. serie A* 42: 135-156.
- Gillies, M.T. (1985). A preliminary account of the East African species of *Cloeon* Leach and *Rhithrocloeon* gen. n. (Ephemeroptera). *Aquatic Insects* 7: 1-17.
- Gillies, M.T. (1988). Description of the nymphs of some afrotropical Baetidae (Ephemeroptera). I. *Cloeon* Leach and *Rhithrocloeon* Gillies. *Aquatic Insects* 10: 49-59.
- Gillies, M.T. (1989). Occurrence of *Rhithrocloeon* (Baetidae: Ephemeroptera) in West Africa. *Revue d'Hydrobiologie tropicale* 22: 287-288.
- Gillies, M.T. (1990a). A revision of the African species of *Centropilum* Eaton (Baetidae, Ephemeroptera). *Aquatic Insects* 12: 97-128.
- Gillies, M.T. (1990b). A revision of the Argentine species of *Callibaetis* Eaton (Baetidae ; Ephemeroptera). *Revta Soc. ent. argent.* 48: 15-39.
- Gillies, M.T. (1991a). A diphyletic origin for the two-tailed baetid nymphs occurring in East African stony streams with a description of the new genus and species *Tanzaniella spinosa*

- gen. sp. nov. In: J. Alba-Tercedor & A. Sanchez-Ortega (Eds), *Overview and strategies of Ephemeroptera and Plecoptera*. pp. 175-187. Sandhill Crane Press., Inc., Gainesville.
- Gillies, M.T. (1991b). New records and a new species of *Afrobaetodes* Demoulin (Baetidae, Ephemeroptera) from Tanzania. *Revue d'Hydrobiologie tropicale* 24: 105-110.
- Gillies, M.T. (1992). A new synonym and distribution records of *Afroptilum sudafricanum* (Lestage) (Baetidae : Ephemeroptera) from the East African highlands. *Journal of the entomological Society of South Africa* 55: 33-38.
- Gillies, M.T. (1993). Descriptions of some Afrotropical Baetidae (Ephemeroptera) II. *Baetis* Leach, s.l., West African species. *Aquatic Insects* 15: 213-223.
- Gillies, M.T. (1999). Reinstatement of *Afroptiloides* as a Genus (Baetidae, Ephemeroptera). *Aquatic Insects* 21: 197-203.
- Gillies, M.T. & Elouard, J.-M. (1990). The mayfly-mussel association, a new example from the River Niger Basin. In: I.C. Campbell (Ed.) *Mayflies and Stoneflies: Life story and Biology*. pp. 289-298. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Gillies, M.T., Elouard, J.-M. & Wuillot, J. (1990). Ephemeroptera from West Africa : the genus *Ophelmatostoma* (Baetidae). *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 23 (2): 115-120.
- Hubbard, M.D. (1979). A nomenclatural problem in Ephemeroptera: *Prosopistoma* or *Binoculus*? In: K. Pasternak & R. Sowa (Eds), *Proceedings of the Second International Conference on Ephemeroptera*. pp. 73-77. Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- Hubbard, M.D. (1987). *Ephemeroptera*. Kugler Publ., Amsterdam. 99 pp.
- Hubbard, M.D. (1990). *Mayflies of the world. A Catalog of the Family and Genus Group Taxa (Insecta: Ephemeroptera)*. Sandhill Crane Press, Gainesville. 119 pp.
- Hubbard, M.D. & Peters, W.L. (1976). The number of genera and species of mayflies (Ephemeroptera). *Entomological News* 87: 245.
- Hubbard, M.D. & Peters, W.L. (1978). A catalogue of the Ephemeroptera of the Indian subregion. *Oriental Insects Supplement* 9: 1-43.
- Humphries, C.J. & Parenti, L.R. (1999). *Cladistic Biogeography: interpreting patterns of plant and animal distributions, second edition*. 187 pp.
- Joly, N. & Joly, E. (1872). Etudes sur le prétendu Crustacé au sujet duquel Latreille a créé le genre *Prosopistoma* et qui n'est autre chose qu'un véritable insecte Hexapode. *Annales des Sciences Naturelles* 16: 1-16.
- Kimmins, D.E. (1949). Ephemeroptera from Nyasaland, with descriptions of new species. *Annals and Magazine of Natural History* 12: 825-836.
- Kimmins, D.E. (1955). Ephemeroptera from Nyasaland with descriptions of three new species and some interesting nymphal forms. *Annals and Magazine of Natural History* 12: 859-880.
- Kitching, I.J., Forey, P.L., Humphries, C.J. & Williams, D.M. (1998). *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis. Second edition*. The Systematics Association Publication. 228 pp.
- Kluge, N.J. (1997). Classification and phylogeny of the Baetidae (Ephemeroptera) with a description of the new species from the upper cretaceous resins of Taimyr. In: P. Landolt & M. Sartori (Eds), *Ephemeroptera & Plecoptera Biology-Ecology-Systematics*. pp. 527-535. Mauron+Tinguely & Lachat SA, Fribourg.

- Kluge, N.J., Studemann, D., Landolt, P. & Gonser, T. (1995). A reclassification of Siphonuroidea (Ephemeroptera). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 68: 103-132.
- Koss, R.W. (1970). Ephemeroptera eggs: sperm guide morphology and adhesive layer formation. *Transactions of the American Microscopic Society* 89: 295-299.
- Koss, W.K. (1973). The significance of the egg stage to taxonomic and phylogenetic studies of Ephemeroptera. In: W.L. Peters & J.G. Peters (Eds), *Proceedings of the First International Conference on Ephemeroptera*. pp. 73-78. BRILL, E.J., Leiden.
- Lachaise, D., Harry, M. & Solignac, M. (1996). Affinités biogéographiques des Drosophilidae de Madagascar et des îles de l'océan indien. In: W.R. Lourenço (Ed.) *Biogéographie de Madagascar*. pp. 467-478. ORSTOM, Paris.
- Landa, V. & Soldán, T. (1985). *Phylogeny and higher classification of the order Ephemeroptera : A discussion from the comparative anatomical point of view*. CSAV, Praha. 121 pp.
- Latreille, M. (1833). Description d'un nouveau genre de crustacés. *Annales du Museum National, Paris* 2: 23-34.
- Lecointre, G. & Le Guyader, H. (2001). *Classification phylogénétique du vivant*. Belin, Paris. 543 pp.
- Lipscomb, D. (1998). *Basics of Cladistic Analysis*. George Washington University, Washington D.C. 75 pp.
- Lourenço, W.R. (1996). Origins and affinities of the scorpion fauna of Madagascar. In: W.R. Lourenço (Ed.) *Biogéographie de Madagascar*. pp. 441-456. ORSTOM, Paris.
- Lugo-Ortiz, C.R., Barber-James, H.M., McCafferty, W.P. & De Moor, F.C. (2001). A non-paraphyletic classification of the Afrotropical genus *Acanthiops* Waltz & McCafferty (Ephemeroptera: Baetidae). *African Entomology* 9: 1-15.
- Lugo-Ortiz, C.R. & De Moor, F.C. (2000a). *Nigrobaetis* Novikova & Kluge (Ephemeroptera: Baetidae): first record and new species from southern Africa, with reassignment of one northern African species. *African Entomology* 8: 69-73.
- Lugo-Ortiz, C.R. & De Moor, F.C. (2000b). *Pseudocloeon aquacidum*: a new subjective synonym of *P. latum* (Ephemeroptera: Baetidae). *Entomological News* 111: 380-381.
- Lugo-Ortiz, C.R. & McCafferty, W.P. (1995). Three distinctive new genera of Baetidae (Insecta, Ephemeroptera) from South America. *Annales de Limnologie* 31: 233-243.
- Lugo-Ortiz, C.R. & McCafferty, W.P. (1996a). *Aturbina georgei* gen. et sp. n.: A small minnow mayfly (Ephemeroptera: Baetidae) without turbinate eyes. *Aquatic Insects* 18: 175-183.
- Lugo-Ortiz, C.R. & McCafferty, W.P. (1996b). The *Bugilliesia* complex of African Baetidae (Ephemeroptera). *Transactions of the American Entomological Society* 122: 175-197.
- Lugo-Ortiz, C.R. & McCafferty, W.P. (1996c). The composition of *Dabulamanzia*, a new genus of Afrotropical Baetidae (Ephemeroptera), with descriptions of two new species. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 132: 7-13.
- Lugo-Ortiz, C.R. & McCafferty, W.P. (1996d). Contribution to the taxonomy of *Callibaetis* (Ephemeroptera: Baetidae) in southwestern North America and Middle America. *Aquatic Insects* 18: 1-9.

- Lugo-Ortiz, C.R. & McCafferty, W.P. (1996e). *Crassabwa*: a new genus of small minnow mayflies (Ephemeroptera: Baetidae) from Africa. *Annales de Limnologie* 32: 235-240.
- Lugo-Ortiz, C.R. & McCafferty, W.P. (1996f). Phylogeny and classification of the *Baetodes* complex (Ephemeroptera: Baetidae), with description of a new genus. *Journal of the North American Benthological Society* 15: 367-380.
- Lugo-Ortiz, C.R. & McCafferty, W.P. (1996g). Taxonomy of the Neotropical genus *Americabaetis*, new status (Insecta: Ephemeroptera: Baetidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 31: 156-169.
- Lugo-Ortiz, C.R. & McCafferty, W.P. (1997a). Contribution to the systematics of the genus *Cheleocloeon* (Ephemeroptera: Baetidae). *Entomological News* 108: 283-289.
- Lugo-Ortiz, C.R. & McCafferty, W.P. (1997b). *Edmulmeatus grandis*: an extraordinary new genus and species of Baetidae (Insecta: Ephemeroptera) from Madagascar. *Annales de Limnologie* 33: 191-195.
- Lugo-Ortiz, C.R. & McCafferty, W.P. (1997c). *Labiobaetis* Novikova & Kluge (Ephemeroptera: Baetidae) from the Afrotropical region. *African Entomology* 5: 241-260.
- Lugo-Ortiz, C.R. & McCafferty, W.P. (1997d). *Maliqua*: a new genus of Baetidae (Ephemeroptera) for a species previously assigned to *Afroptilum*. *Entomological News* 108: 367-371.
- Lugo-Ortiz, C.R. & McCafferty, W.P. (1997e). New Afrotropical genus of Baetidae (Insecta: Ephemeroptera) with bladelike mandibles. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 133: 41-46.
- Lugo-Ortiz, C.R. & McCafferty, W.P. (1997f). A new genus and redescription for African species previously placed in *Acentrella* (Ephemeroptera: Baetidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 99: 429-439.
- Lugo-Ortiz, C.R. & McCafferty, W.P. (1997g). New species and first reports of the genera *Cheleocloeon*, *Dabulamanzia*, and *Mutelocloeon* (Insecta: Ephemeroptera: Baetidae) from Madagascar. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 133: 47-53.
- Lugo-Ortiz, C.R. & McCafferty, W.P. (1998a). The *Centroptiloides* Complex of Afrotropical small minnow mayflies (Ephemeroptera: Baetidae). *Annals of the Entomological Society of America* 91: 1-26.
- Lugo-Ortiz, C.R. & McCafferty, W.P. (1998b). *Cheleocloeon falcatum* (Crass), a new combination for a southern African species previously assigned to *Afroptilum* Gillies (Ephemeroptera: Baetidae). *African Entomology* 6: 379-380.
- Lugo-Ortiz, C.R. & McCafferty, W.P. (1998c). First report of the genus *Siphlaenigma* Penniket and the family Siphlaenigmatidae (Ephemeroptera) from Australia. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 100: 209-213.
- Lugo-Ortiz, C.R. & McCafferty, W.P. (1998d). A new *Baetis*-complex genus (Ephemeroptera: Baetidae) from the Afrotropical region. *African Entomology* 6: 297-301.
- Lugo-Ortiz, C.R. & McCafferty, W.P. (1998e). New species of *Cloeon* and *Demoulinia* (Ephemeroptera: Baetidae) from Madagascar. *Entomological News* 109: 357-362.
- Lugo-Ortiz, C.R. & McCafferty, W.P. (1998f). Phylogeny and biogeography of *Nesydemius* n.gen., and related Afrotropical genera (Insecta: Ephemeroptera: Baetidae). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 134: 7-12.

- Lugo-Ortiz, C.R. & McCafferty, W.P. (1999). *Delouardus*, a new *Centroptiloides* complex genus from Madagascar and its relationship with *Cheleocloeon* Wuillot & Gillies (Ephemeroptera: Baetidae). *African Entomology* 7: 63-66.
- Lugo-Ortiz, C.R., McCafferty, W.P. & Gattolliat, J.-L. (1999a). The small minnow mayfly genus *Cloeodes* Traver (Ephemeroptera : Baetidae) in Madagascar. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 101: 208-211.
- Lugo-Ortiz, C.R., McCafferty, W.P. & Waltz, R.D. (1999b). Definition and reorganization of the genus *Pseudocloeon* (Ephemeroptera: Baetidae) with new species descriptions and combinations. *Transactions of the American Entomological Society* 125: 1-37.
- Matile, L., Tassy, P. & Goujet, D. (1987). *Biosystema 1: Introduction à la systématique zoologique (Concepts, Principes, Méthodes)*. Société Française de Systématique, Paris. 126 pp.
- McArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373-387.
- McArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 203 pp.
- McCafferty, W.P. (1996). The Ephemeroptera species of North America and index to their complete nomenclature. *Transactions of the American Entomological Society* 122: 1-54.
- McCafferty, W.P. (1997). Discovery and analysis of the oldest mayflies (Insecta, Ephemeroptera) known from Amber. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 133: 77-82.
- McCafferty, W.P. (1998). Ephemeroptera and the great American interchange. *Journal of the North American Benthological Society* 17: 1-20.
- McCafferty, W.P. (2000). New Baetidae (Insecta: Ephemeroptera) from Lake Malawi. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 136: 65-72.
- McCafferty, W.P. (2001). The gentle quest: 200 years in search of North American mayflies. In: E. Dominguez (Ed.) *Trends in Research in Ephemeroptera and Plecoptera*. pp. 21-35. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- McCafferty, W.P. & Edmunds, G.F. (1979). The higher classification of the Ephemeroptera and its evolutionary basis. *Annals of the Entomological Society of America* 72: 5-12.
- McCafferty, W.P., Flowers, R.W. & Waltz, R.D. (1992). The biogeography of Mesoamerican mayflies. In: S.P.D.a.A.L. Weldon (Ed.) *Biogeography of Mesoamerica: proceedings of a symposium*. pp. 173-193, New Orleans.
- McCafferty, W.P., Lugo-Ortiz, C.R. & Barber-James, H.M. (1997). *Micksiops*, a new genus of small minnow mayflies (Ephemeroptera: Baetidae) from Africa. *Entomological News* 108: 363-366.
- McCafferty, W.P. & Waltz, R.D. (1995). *Labiobaetis* (Ephemeroptera: Baetidae): new status, new North American species, and related new genus. *Entomological News* 106: 19-28.
- Mol, A.W.M. (1986). *Harpagobaetis gulosus* gen. nov. sp. nov., a new mayfly from Suriname (Ephemeroptera: Baetidae). *Zoologische Mededelingen* 60: 63-70.
- Mol, A.W.M. (1989). *Echinobaetis phagas* gen. nov., spec. nov., a new mayfly from Sulawesi (Ephemeroptera: Baetidae). *Zoologische Mededelingen* 63: 61-72.

- Morihara, D.K. & Edmunds, G.F. (1980). *Notobaetis*: A new genus of Baetidae (Ephemeroptera) from South America. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 65: 605-610.
- Müller-Liebenau, I. (1969). Revision der europäischen Arten der Gattung *Baetis* Leach, 1815 (Insecta, Ephemeroptera). *Gewässer und Abwässer* 48/49: 1-214.
- Müller-Liebenau, I. (1978). *Raptobaetopus*, a new genus of the family Baetidae (Insecta, Ephemeroptera). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20: 2599.
- Müller-Liebenau, I. (1980). *Jubabaetis* gen. n. and *Platybaetis* gen. n., two new genera of the family Baetidae from the Oriental Region. In: J.F. Flannagan & K.E. Marshall (Eds), *Advances in Ephemeroptera Biology*. pp. 103-114. Plenum Press, New York.
- Müller-Liebenau, I. (1982). A new genus and species of Baetidae from Sri Lanka (Ceylon): *Indocloeon primum* gen. n., sp. n. (Insecta, Ephemeroptera). *Aquatic Insects* 4: 125-129.
- Müller-Liebenau, I. & Hubbard, M.D. (1985). Baetidae from Sri Lanka with some general remarks on the Baetidae of the Oriental region (Insecta, Ephemeroptera). *The Florida Entomologist* 68: 537-561.
- Navás, L. (1926). Algunos insectos del Museo de Paris (3a serie). *Broteria, Série Zoológica* 23: 95-115.
- Navás, L. (1930). Insectos del Museo de Paris (VIa serie). *Broteria, Série Zoológica* 26: 120-144.
- Navás, L. (1936). Comunicaciones entomológicas. 19. Insectos de Madagascar. 3a Serie. *Rev. Acad. Ci. exactas, fisico-quimicas y naturales de Zaragoza* 19 (1935): 100-110.
- Nelson, G. (1994). La systématique et l'homologie. In: P. Tassy & H. Lelièvre (Eds), *Systématique et Phylogénie (modèle d'évolution biologique)*. pp. 11-30. Société Française de Systématique, Paris.
- Novikova, E.A. & Kluge, N.Y. (1987). [Systematics of the genus *Baetis* (Ephemeroptera, Baetidae) and a description of a new species from central Asia] (in Russian). *Vestnik Zoologii* 4: 8-19.
- Page, R.D.M. (1993). *Component version 2.0. Tree comparison software for use with Microsoft Windows, Programme and user's guide*. The Natural History Museum, London. pp.
- Paulian, R. (1996). Réflexion sur la zoogéographie de Madagascar. In: W.R. Lourenço (Ed.) *Biogéographie de Madagascar*. pp. 219-230. ORSTOM, Paris.
- Penniket, J.G. (1962). Notes on New Zealand Ephemeroptera. III. A new family, genus and species. *Records of the Canterbury Museum* 7: 389-398.
- Pescador, M.L., Hubbard, M.D. & Zuniga de Cardoso, M.D.C. (2001). The status of the taxonomy of the mayfly (Ephemeroptera) fauna of South America. In: E. Dominguez (Ed.) *Trends in Research in Ephemeroptera and Plecoptera*. pp. 37-42. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- Peters, W.L. (1980). Results of the Austrian hydrobiological mission, 1974, to the Seychelles-, Comores- and Mascarene Archipelagos. Part VIII: The Leptophlebiidae of the Seychelles and Comoro Islands (Ephemeroptera). *Annales des Naturhistorisches Museum Wien* 83: 733-740.
- Peters, W.L. & Edmunds, G.F. (1970). Revision of the generic classification of the Eastern hemisphere Leptophlebiidae (Ephemeroptera). *Pacific Insects* 12: 157-240.

- Platnick, N.I. & Nelson, G. (1978). A method of analysis for historical biogeography. *Systematic Zoology* 27: 1-16.
- Riek, E.F. (1973). The classification of the Ephemeroptera. In: W.L. Peters & J.G. Peters (Eds), *Proceedings of the First International Conference on Ephemeroptera*. pp. 160-178. BRILL, E.J., Leiden.
- Ruffieux, L., Elouard, J.-M. & Sartori, M. (1998). Flightlessness in mayflies and its relevance to hypotheses on the origin of insect flight. *Proceedings of the royal Society of London, Ser.B.* 265: 2135-2140.
- Ruffieux, L., Sartori, M. & L'Eplattenier, G. (1996). Palmen body: a reliable structure to estimate the number of instars in *Siphonurus aestivalis* (Eaton) (Ephemeroptera: Siphonuridae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 25: 341-344.
- Ruffieux, L., Sartori, M. & L'Eplattenier, G. (1997). Number of instars in mayfly larvae: a Palmen body method applied to *Siphonurus aestivalis* (Siphonuridae). In: P. Landolt & M. Sartori (Eds), *Ephemeroptera & Plecoptera Biology-Ecology-Systematics*. pp. 389-394. Mauron+Tinguely & Lachat SA, Fribourg.
- Sartori, M. (2001). Current knowledge of mayfly research in Europe (Ephemeroptera). In: E. Dominguez (Ed.) *Trends in Research in Ephemeroptera and Plecoptera*. pp. 47-52. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- Sartori, M., Gattolliat, J.-L., Oliarinony, R. & Elouard, J.-M. (2000). Biogeography of Malagasy Mayflies (Insecta, Ephemeroptera): preliminary results. In: W.R. Lourenço & S.M. Goodman (Eds), *Diversité et endémisme à Madagascar*. pp. 307-317. Société française de Biogéographie, Paris.
- Schaefer, C.W. (1975). The mayfly subimago: a possible explanation. *Annals of the Entomological Society of America* 68: 183.
- Simpson, G.G. (1969). *La géographie de l'évolution*. Masson, Paris. 203 pp.
- Soldán, T. (2001). Status of the systematic knowledge and priorities in Ephemeroptera studies: the Oriental region. In: E. Dominguez (Ed.) *Trends in Research in Ephemeroptera and Plecoptera*. pp. 53-65. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- Staniczek, A.H. (1997). The morphology of *Siphlaenigma janae* Penniket (Ephemeroptera, Siphlaenigmatidae), and its significance for the ground plan of the Baetoidea. In: P. Landolt & M. Sartori (Eds), *Ephemeroptera & Plecoptera Biology-Ecology-Systematics*. pp. 536-549. Mauron+Tinguely & Lachat SA, Fribourg.
- Starmühlner, F. (1979). Results of the Austrian Hydrobiological Mission, 1974, to the Seychelles-, Comores-, and Mascarene Archipelagos: Part I Preliminary report. *Ann. Naturhistor. Mus. Wien* 82: 621-742.
- Studemann, D., Landolt, P., Sartori, M., Hefti, D. & Tomka, I. (1992). *Ephemeroptera*. Société entomologique suisse, Neuchâtel. 175 pp.
- Swofford, D.L. (1998). PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and other methods). Version 4. *Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts*.
- Thomas, A. (1992). *Gratia sororculaenadinae* n.gen., n.sp., Ephéméroptère nouveau de Thaïlande (Ephemeroptera, Baetidae). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 128: 47-51.

- Thomas, A. & Gagneur, J. (1994). Compléments et corrections à la faune des Ephéméroptères d'Afrique du Nord. 6. *Alainites sadati* n.sp. d'Algérie (Ephemeroptera, Baetidae). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 130: 43-45.
- Thomas, A.G.B. (1998). A provisional checklist of the mayflies of North Africa (Ephemeroptera). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 134: 13-20.
- Thomas, A.G.B., Bouzidi, A., Sartori, M., Assef, S. & Ajakane, A. (1992). Complément et corrections à la faune des Ephéméroptères d'Afrique du Nord. 5. *Baetis oukaïmeden* n. sp. du Haut Atlas marocain: description et écologie (Ephemeroptera, Baetidae). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 65: 369-377.
- Thomas, A.G.B. & Soldán, T. (1989). *Baetis cleopatrae* n.sp., Ephéméroptère nouveau d'Egypte (Baetidae). *Annales de Limnologie* 25: 55-59.
- Ulmer, G. (1909). Ephemeriden von Madagaskar und den Comoren. *Voeltzkow's Reise in Ostafrika, 1903-1905* II: 365-368.
- Waltz, R.D. & McCafferty, W.P. (1985). Redescription and new lectotype designation for the type of the genus *Pseudocloeon*, *P. kraepelini* Klapalek (Ephemeroptera: Baetidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 87: 800-804.
- Waltz, R.D. & McCafferty, W.P. (1987a). Generic revision of *Cloeodes* and description of two new genera (Ephemeroptera: Baetidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 89: 177-184.
- Waltz, R.D. & McCafferty, W.P. (1987b). New genera of Baetidae (Ephemeroptera) from Africa. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 89: 95-99.
- Waltz, R.D. & McCafferty, W.P. (1987c). Revision of the genus *Cloeodes* Traver (Ephemeroptera: Baetidae). *Annals of the Entomological Society of America* 80: 191-207.
- Waltz, R.D. & McCafferty, W.P. (1987d). Systematics of *Pseudocloeon*, *Acentrella*, *Baetiella*, and *Liebebiella*, new genus (Ephemeroptera: Baetidae). *Journal of New York Entomological Society* 95: 553-568.
- Waltz, R.D. & McCafferty, W.P. (1989). New species, redescrptions, and cladistics of the genus *Pseudocentropiloides* (Ephemeroptera: Baetidae). *Journal of New York Entomological Society* 97: 151-158.
- Waltz, R.D. & McCafferty, W.P. (1994). *Cloeodes* (Ephemeroptera: Baetidae) in Africa. *Aquatic Insects* 16: 165-169.
- Waltz, R.D., McCafferty, W.P. & Kennedy, J.H. (1985). *Barbaetis*: A new genus of Eastern Nearctic mayflies (Ephemeroptera: Baetidae). *The Great Lakes Entomologist* 18: 161-165.
- Waltz, R.D., McCafferty, W.P. & Thomas, A. (1994). Systematics of *Alainites* n. gen., *Dipheter*, *Indobaetis*, *Nigrobaetis* n. stat., and *Takobia* n. stat. (Ephemeroptera, Baetidae). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 130: 33-36.
- Wang, T.-Q. & McCafferty, W.P. (1996). New diagnostic characters for the mayfly family Baetidae (Ephemeroptera). *Entomological News* 107: 207-212.
- Whittaker, R.J. (1998). *Island Biogeography: Ecology, Evolution and Conservation*. Oxford University Press, Oxford. 285 pp.
- Wiley, E.O., Siegel-Causey, D., Brooks, D.R. & Funk, V.A. (1991). *The Compleat Cladist: a primer of phylogenetic procedures*. University of Kansas, Ku Museum of Natural History. 158 pp.

- Wuillot, J. & Gillies, M.T. (1993a). *Cheleocloeon*, a new genus of Baetidae (Ephemeroptera) from West Africa. *Revue d'Hydrobiologie tropicale* 26: 213-217.
- Wuillot, J. & Gillies, M.T. (1993b). New species of *Afroptilum* (Baetidae, Ephemeroptera) from West Africa. *Revue d'Hydrobiologie tropicale* 26: 269-277.
- Wuillot, J. & Gillies, M.T. (1994). *Dicentroptilum*, a new genus of Mayflies (Baetidae, Ephemeroptera) from Africa. *Aquatic Insects* 16: 133-140.

Annexes

Listes des annexes

Annexe 1 : Liste des espèces de Baetidae malgaches

Annexe 2 : Cartes de répartition des espèces et des genres

Annexe 3 : Systématique des Tetramerotarsata (Baetoidea) selon N. Kluge

Annexe 4 : Liste des espèces incluses dans l'analyse cladistique

Annexe 5 : Liste des caractères utilisés pour l'analyse cladistique

Annexe 6 : Matrice des données pour l'analyse cladistique

Annexe 7 : Polarisation des caractères

Annexe 8 : Cladogrammes également parcimonieux obtenus par analyse cladistique simple

Annexe 9 : Cladogramme issu de l'analyse cladistique simple: numérotation des noeuds

Annexe 10 : Cladogrammes également parcimonieux obtenus par analyse cladistique ordonnée-polarisée

Annexe 11 : Cladogramme issu de l'analyse cladistique ordonnée-polarisée: numérotation des noeuds

Annexe 12 : Changement d'états des principaux caractères (analyse cladistique ordonnée-polarisée)

Annexe 13 : Bootstrap: arbre consensus majoritaire (50%)

Annexe 14 : Jackknife: arbre consensus majoritaire (50%)

Annexe 15 : Cladogramme de l'aire des taxa

Annexes

Listes des annexes

Annexe 1 : Article: *Two new genera of Baetidae (Ephemeroptera; Insecta) from Madagascar*. Aquatic Insects (2002) 24: 143-159.

Annexe 2 : Liste des espèces de Baetidae malgaches

Annexe 3 : Cartes de répartition des espèces et des genres

Annexe 4 : Systématique des Tetramerotarsata (Baetoidea) selon N. Kluge

Annexe 5 : Liste des espèces incluses dans l'analyse cladistique

Annexe 6 : Liste des caractères utilisés pour l'analyse cladistique

Annexe 7 : Matrice des données pour l'analyse cladistique

Annexe 8 : Polarisation des caractères

Annexe 9 : Cladogramme issu de l'analyse cladistique simple: numérotation des noeuds

Annexe 10 : Cladogrammes également parcimonieux obtenus par analyse cladistique ordonnée-polarisée

Annexe 11 : Cladogramme issu de l'analyse cladistique ordonnée-polarisée: numérotation des noeuds

Annexe 12 : Bootstrap: arbre consensus majoritaire (50%)

Annexe 13 : Jackknife: arbre consensus majoritaire (50%)

Annexe 14 : Cladogramme de l'aire des taxa

Annexe 1

Liste des espèces de Baetidae malgaches

Genre *Afrobaetodes* Demoulin, 1970

Afrobaetodes lenae Gattolliat & Sartori, 1999

Genre *Afroptiloides* Gillies, 1990

Afroptiloides delphinae Gattolliat, 2000

Afroptiloides spinosum Gattolliat, 2000

Afroptiloides namorona Gattolliat, 2000

Genre *Afroptilum* Gillies, 1990

Afroptilum confusum Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998

Afroptilum gilberti Gattolliat & Sartori, 1999

Afroptilum lepidum Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998

Afroptilum mathildae Gattolliat & Sartori, 1999

Genre *Cheleocloeon* Wuillot, 1993

Cheleocloeon madagascariense Gattolliat

Cheleocloeon mirandei Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997

Genre *Cloeodes* Traver, 1938

Cloeodes bicoloratus Gattolliat, 2001

Cloeodes freitagae Gattolliat, 2001

Cloeodes portabilis Lugo-Ortiz & McCafferty, 1999

Cloeodes pseudogladus Gattolliat, 2001

Genre *Cloeon* Leach, 1815

Cloeon durani Navás, 1926

Cloeon emmanueli Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998

Cloeon smaeleni Lestage, 1924

Genre *Dabulamanzia* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996

Dabulamanzia concolorata Gattolliat, 2000

Dabulamanzia duci Gattolliat & Elouard, 1999

Dabulamanzia gladius Gattolliat, 2000

Dabulamanzia gigantea Gattolliat, 2000

Dabulamanzia improvida Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997

Genre *Delouardus* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1999

Delouardus djabala Lugo-Ortiz & McCafferty, 1999

Delouardus vetustus Gattolliat

Genre *Demoulinia* Gillies, 1990

Demoulinia assimilis Gattolliat

Demoulinia insularis Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998

Genre *Dicentropitulum* Wuillot & Gillies, 1994

Dicentropitulum merina Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998

Genre *Echinopus* Gattolliat

Echinopus giboni Gattolliat

Echinopus minutus Gattolliat

Genre *Edmulmeatus* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997

Edmulmeatus grandis Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997

Genre *Guloptiloides* Gattolliat & Sartori, 2000

Guloptiloides gargantua Gattolliat & Sartori, 2000

Genre *Herbrossus* McCafferty & Lugo-Ortiz, 1998

Herbrossus christinae Gattolliat & Sartori, 1998

Herbrossus edmundsorum McCafferty & Lugo-Ortiz, 1998

Herbrossus elouardi Gattolliat & Sartori, 1998

Genre *Labiobaetis* Novikova & Kluge, 1987

Labiobaetis dambrensis Gattolliat, 2001

Labiobaetis fabulosus Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997

Labiobaetis gilliesi Gattolliat, 2001

Labiobaetis longicercus Gattolliat, 2001

Labiobaetis nigrocercus Gattolliat, 2001

Labiobaetis plumbago Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997

Labiobaetis punctatus Gattolliat, 2001

Labiobaetis vulgaris Gattolliat, 2001

Genre *Mutelocloeon* Gillies & Elouard, 1990

Mutelocloeon thomasorum Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997

Genre *Nesydemius* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998

Nesydemius polhemusorum Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998

Genre *Nesoptiloides* Demoulin, 1973

Nesoptiloides electoptera (Demoulin, 1966)

Genre *Pseudopannota* Waltz & McCafferty, 1987

Pseudopannota (Pseudopannota) vinckei (Demoulin, 1973)

Pseudopannota camillae Gattolliat

Genre *Rheoptilum* Gattolliat, 2001

Rheoptilum arni Gattolliat, 2001

Rheoptilum lokohensis Gattolliat, 2001

Genre *Scutoptilum* Gattolliat,

Scutoptilum verrucosum Gattolliat

Genre *Xyrodromeus* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997

Xyrodromeus namarona Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997

Xyrodromeus modestus Gattolliat

Xyrodromeus sartorii Gattolliat

Xyrodromeus latipalpus Gattolliat

Annexe 2

Liste des espèces de Baetidae malgaches

Genre *Afrobaetodes* Demoulin, 1970

Afrobaetodes lenae Gattolliat & Sartori, 1999

Genre *Afroptiloides* Gillies, 1990

Afroptiloides delphinae Gattolliat, 2000

Afroptiloides spinosum Gattolliat, 2000

Afroptiloides namorona Gattolliat, 2000

Genre *Afroptilum* Gillies, 1990

Afroptilum confusum Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998

Afroptilum gilberti Gattolliat & Sartori, 1999

Afroptilum lepidum Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998

Afroptilum mathildae Gattolliat & Sartori, 1999

Genre *Cheleocloeon* Wuillot, 1993

Cheleocloeon madagascariense Gattolliat

Cheleocloeon mirandei Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997

Genre *Cloeodes* Traver, 1938

Cloeodes bicoloratus Gattolliat, 2001

Cloeodes freitagae Gattolliat, 2001

Cloeodes portabilis Lugo-Ortiz & McCafferty, 1999

Cloeodes pseudogladus Gattolliat, 2001

Genre *Cloeon* Leach, 1815

Cloeon durani Navás, 1926

Cloeon emmanueli Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998

Cloeon smaeleni Lestage, 1924

Genre *Dabulamanzia* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996

Dabulamanzia concolorata Gattolliat, 2000

Dabulamanzia duci Gattolliat & Elouard, 1999

Dabulamanzia gladius Gattolliat, 2000

Dabulamanzia gigantea Gattolliat, 2000

Dabulamanzia improvida Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997

Genre *Delouardus* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1999

Delouardus djabala Lugo-Ortiz & McCafferty, 1999

Delouardus vetustus Gattolliat

Genre *Demoulinia* Gillies, 1990

Demoulinia assimilis Gattolliat

Demoulinia insularis Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998

Genre *Dicentropitulum* Wuillot & Gillies, 1994

Dicentropitulum merina Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998

Genre *Echinopus* Gattolliat, 2002

Echinopus giboni Gattolliat, 2002

Echinopus minutus Gattolliat, 2002

Genre *Edmulmeatus* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997

Edmulmeatus grandis Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997

Genre *Guloptiloides* Gattolliat & Sartori, 2000

Guloptiloides gargantua Gattolliat & Sartori, 2000

Genre *Herbrossus* McCafferty & Lugo-Ortiz, 1998

Herbrossus christinae Gattolliat & Sartori, 1998

Herbrossus edmundsorum McCafferty & Lugo-Ortiz, 1998

Herbrossus elouardi Gattolliat & Sartori, 1998

Genre *Labiobaetis* Novikova & Kluge, 1987

Labiobaetis dambrensis Gattolliat, 2001

Labiobaetis fabulosus Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997

Labiobaetis gilliesi Gattolliat, 2001

Labiobaetis longicercus Gattolliat, 2001

Labiobaetis nigrocercus Gattolliat, 2001

Labiobaetis plumbago Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997

Labiobaetis punctatus Gattolliat, 2001

Labiobaetis vulgaris Gattolliat, 2001

Genre *Mutelocloeon* Gillies & Elouard, 1990

Mutelocloeon thomasorum Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997

Genre *Nesydemius* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998

Nesydemius polhemusorum Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998

Genre *Nesoptiloides* Demoulin, 1973

Nesoptiloides electroptera (Demoulin, 1966)

Genre *Pseudopannota* Waltz & McCafferty, 1987

Pseudopannota (Pseudopannota) vinckei (Demoulin, 1973)

Pseudopannota camillae Gattolliat, 2002

Genre *Rheoptilum* Gattolliat, 2001

Rheoptilum arni Gattolliat, 2001

Rheoptilum lokohensis Gattolliat, 2001

Genre *Scutoptilum* Gattolliat, 2002

Scutoptilum verrucosum Gattolliat, 2002

Genre *Xyrodromeus* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997

Xyrodromeus namarona Lugo-Ortiz & McCafferty, 1997

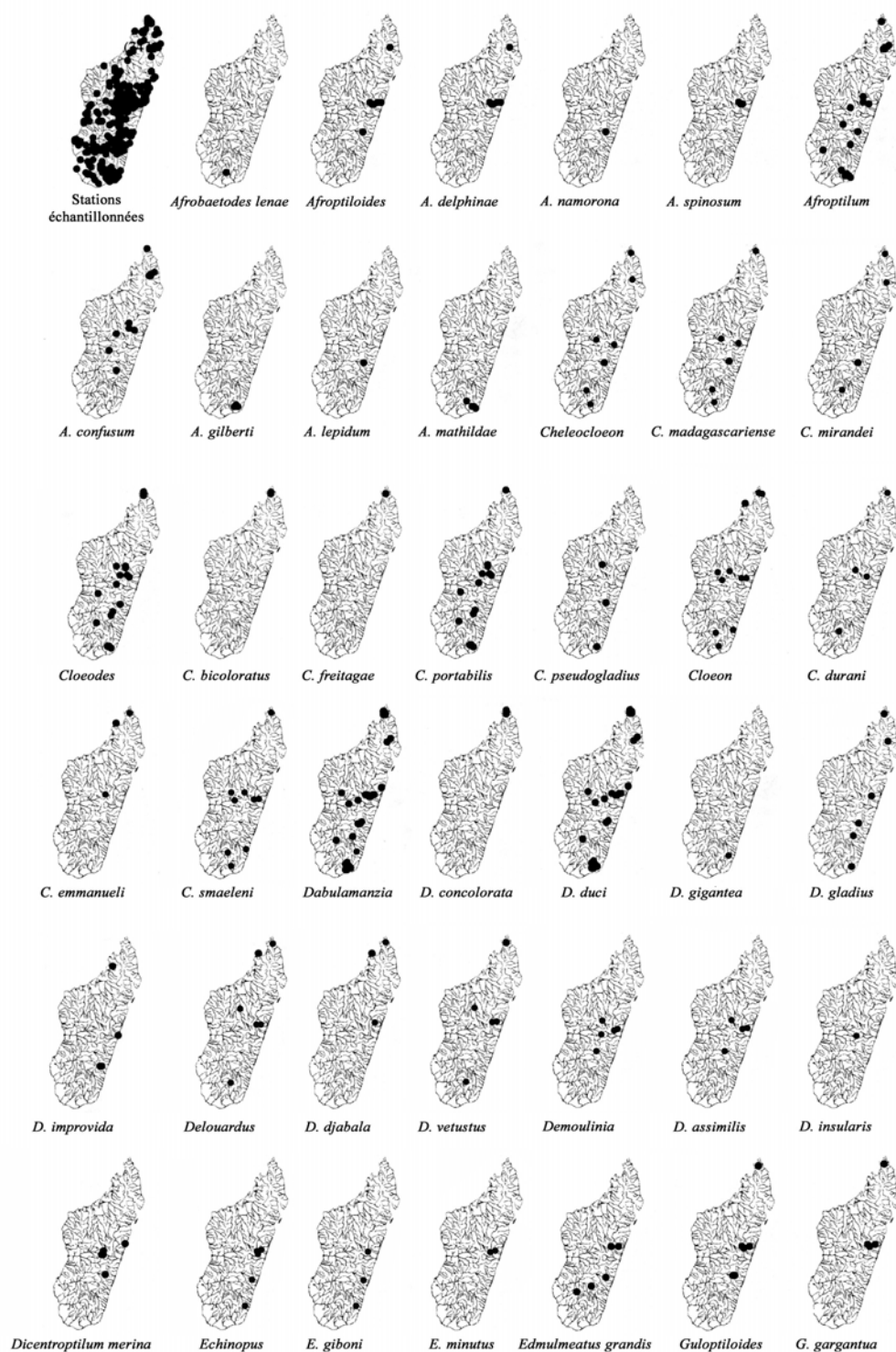
Xyrodromeus modestus Gattolliat

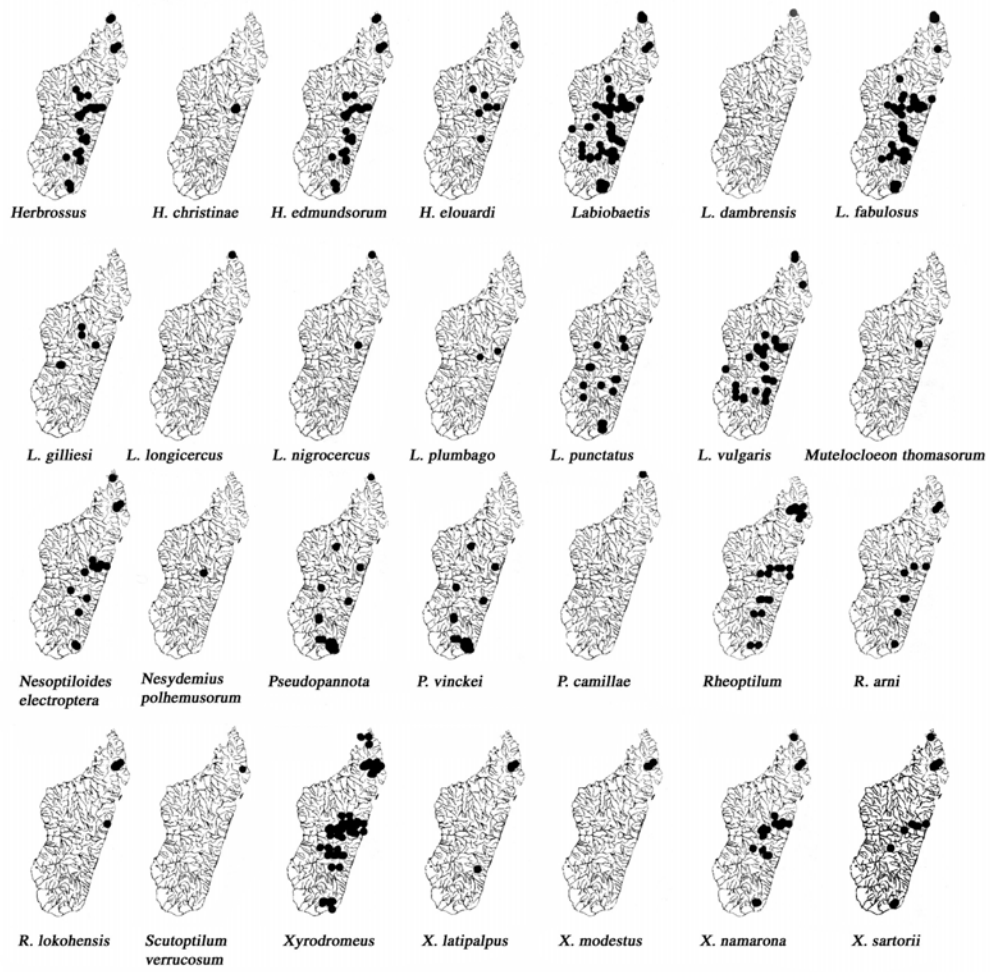
Xyrodromeus sartorii Gattolliat

Xyrodromeus latipalpus Gattolliat

Annexe 3

Cartes de répartition des espèces et des genres





Annexe 4

Systématique des Tetramerotarsata (Baetoidea)

N. Kluge

1222.1;2	Tetramerotarsata	seu	Baetis/fg2	(sine	Siphonurus,	Ametropus)
1222.1;2,1					Siphlaenigma/fg(1)	
1222.1;2,2	Liberevenata	seu	Baetis/fg3	(sine	Siphlaenigma)	
1222.1;2,2-1					Palaeocloeon/fg(1)	
1222.1;2,2-2	Turbanoculata	seu	Baetis/fg4	(sine	Palaeocloeon)	
1222.1;2,2-2/1					Afroptilum/f1=Centroptiloides/g1	
1222.1;2,2-2/1.1					Rhithrocloeon/g1	
1222.1;2,2-2/1.1;1					Rhithrocloeon/g2	
1222.1;2,2-2/1.1;2					Mutelocloeon/g(1)	
1222.1;2,2-2/1.1;3		Sudanoptilum/g(1)		nomen	nudum	
1222.1;2,2-2/1.2					Afroptilum/f2=Centroptiloides/g2	
1222.1;2,2-2/1.2;1					Centroptiloides/g3	
1222.1;2,2-2/1.2;1,1					Centroptiloides/g4	
1222.1;2,2-2/1.2;1,2					Dicentroptilum/g(1)	
1222.1;2,2-2/1.2;2					Afroptilum/f3=g1	
1222.1;2,2-2/1.2;3					Afroptiloides/g(1)	
1222.1;2,2-2/1.3		Proafroptilum/g(1)		nomen	nudum	
1222.1;2,2-2/2	Anteropatellata	seu	Baetis/fg5	(sine	Afroptilum)	
1222.1;2,2-2/2.1					Cloeon/fg1	
1222.1;2,2-2/2.1;1		Cloeon/fg2		(sine	Baetopus)	
1222.1;2,2-2/2.1;1,1					Centroptilum/g1	
1222.1;2,2-2/2.1;1,2	Cloeon/fg3	(sine	Centroptilum,	Procloeon	et al.)	
1222.1;2,2-2/2.1;1,3					Similicloeon/g(1)	
1222.1;2,2-2/2.1;1,4					Intercloeon/g(1)	
1222.1;2,2-2/2.1;1,5					Pseudocentroptilum/g(1)	
1222.1;2,2-2/2.1;1,6					Procloeon/g1	
1222.1;2,2-2/2.1;1,6-1		Procloeon/g2	(sine		Pseudocentroptiloides)	
1222.1;2,2-2/2.1;1,6-2		Pseudocentroptiloides/g1	(sine		Potamocloeon)	
1222.1;2,2-2/2.1;1,6-2/1					Potamocloeon/g(1)	
1222.1;2,2-2/2.1;1,6-2/2					Pseudocentroptiloides/g2	
1222.1;2,2-2/2.1;2					Baetopus/g1	
1222.1;2,2-2/2.1;2,1		Baetopus/g2	(sine		Raptobaetopus)	
1222.1;2,2-2/2.1;2,2					Raptobaetopus/g(1)	
Cloeon/fg1			INCERTAE		SEDIS	
1222.1;2,2-2/2.2					Callibaetis/fg1	
1222.1;2,2-2/2.3					Cloeodes/g1	
1222.1;2,2-2/2.4		Baetis/fg6	(sine		Callibaetis,Cloeon,Cloeodes)	
1222.1;2,2-2/2.4;1					Nigrobaetis/g1	
1222.1;2,2-2/2.4;1,1	Nigrobaetis/g2	(sine	Fallceon,	Caribaetis,	Americabaetis)	
1222.1;2,2-2/2.4;1,1-1		Nigrobaetis/g3		(sine	Takobia)	
1222.1;2,2-2/2.4;1,1-2					Takobia/g1	
1222.1;2,2-2/2.4;1,2					Fallceon/g(1)	
1222.1;2,2-2/2.4;1,3					Caribaetis/g(1)	
1222.1;2,2-2/2.4;1,4					Americabaetis/g(1)	
1222.1;2,2-2/2.4;1,5		Nigrocentrella/g(1)		(nomen	nudum)	
1222.1;2,2-2/2.4;2	Baetis/fg7	(sine		Nigrobaetis,	Labiobaetis)	
1222.1;2,2-2/2.4;2,1	Baetis/fg8	(sine		Baetiella,	Acentrela)	
1222.1;2,2-2/2.4;2,2					Baetiella/g1	
1222.1;2,2-2/2.4;2,3					Acentrella/g1	
1222.1;2,2-2/2.4;2,3-1		Acentrella/g2		(sine	Platybaetis)	
1222.1;2,2-2/2.4;2,3-2					Platybaetis/g1	
1222.1;2,2-2/2.4;2,3-2/1					Liebebiella/g(1)	
1222.1;2,2-2/2.4;2,3-2/2		Platybaetis/g2		(sine	Liebebiella)	
1222.1;2,2-2/2.4;3					Labiobaetis/g1	
1222.1;2,2-2/2.4;3-1		Labiobaetis/g2		(sine	Acerpenna)	
1222.1;2,2-2/2.4;3-2					Acerpenna/g(1)	
1222.1;2,2-2/2.4;3-3	Cymulabaetis/g(1)					

Annexe 5

Liste des espèces incluses dans l'analyse cladistique

	Distribution générique
1 <i>Acanthiops marlieri</i>	Af
2 <i>Afrobaetodes lenae</i>	Mad, Af
3 <i>Afroptiloides spinosum</i>	Mad, Af
4 <i>Afroptilum</i> sp	Mad, Af
5 <i>Barnumus editus</i>	Af
6 <i>Bugilliesia sudanensis</i>	Af
7 <i>Centroptiloides bifasciata</i>	Af
8 <i>Cheleocloeon madagascariense</i>	Mad, Af
9 <i>Cloeodes portabilis</i>	Pantropical
10 <i>Cloeon smaeleni</i>	Cosmopolite
11 <i>Crassabwa flava</i>	Af
12 <i>Dabulamanzia duci</i>	Mad, Af
13 <i>Delouardus vetustus</i>	Mad
14 <i>Demoreptus capensis</i>	Af
15 <i>Demoulinia assimilis</i>	Mad, Af
16 <i>Dicentroptilum papillosum</i>	Mad, Af
17 <i>Echinopus giboni</i>	Mad
18 <i>Edmulmeatus grandis</i>	Mad
19 <i>Glossidion mysticum</i>	Af
20 <i>Guloptiloides gargantua</i>	Mad
21 <i>Herbrossus edmundsorum</i>	Mad
22 <i>Labiobaetis vulgaris</i>	Cosmopolite
23 <i>Maliqua plumosa</i>	Af
24 <i>Micksiops bicaudatus</i>	Af
25 <i>Mutelocloeon bihoumi</i>	Mad, Af
26 <i>Nesydemius polhemusorum</i>	Mad
27 <i>Nesoptiloides electroptera</i>	Mad
28 <i>Nigrobaetis bethuneae</i>	Af, Paléartique
29 <i>Ophelmatostoma camerunense</i>	Af
30 <i>Peuhlella christinae</i>	Af
31 <i>Potamocloeon dentatum</i>	Af
32 <i>Pseudopannota vinckei</i>	Mad, Af
33 <i>Platycloeon cooperi</i>	Af
34 <i>Rheoptilum arni</i>	Mad
35 <i>Rhithrocloeon indicator</i>	Af
36 <i>Scutoptilum verrucosum</i>	Mad
37 <i>Susua niandanensis</i>	Af
38 <i>Tanzaniella spinosa</i>	Af
39 <i>Thraulobaetodes cumminsorum</i>	Af
40 <i>Xyrodromeus namarona</i>	Mad, Af
41 <i>Siphlaenigma janae</i>	Nouvelle Zélande
42 <i>Callibaetis floridanus</i>	Amérique N+S
43 <i>Siphonurus aestivalis</i>	paléarctique
44 <i>Indocloeon primum</i>	Sri-Lanka
45 <i>Waltzoyphius fasciatus</i>	Amérique du S
46 <i>Baetis fuscatus</i>	Europe

Annexe 6

Etats des caractères

1 caractères larvaires

1.1 Pièces buccales

1	forme du labre	0) rond	1) rhomboïde/rectangle 2) nez d'otarie
2	rapport longueur(l) /largeur(L)	0) $L < 1$	1) $1 < L < 21$ 2) $L > 21$
3	labre, rang dorso- distal de soies	0) complet +/- 10 soies	1) 4-6 2) 2-3 3) 0
4	labre avec 1 paire submédiane de soies	0) oui	1) non
5	labre couvert dorsalement de nb soies	1) oui	0) non
6	soies de la marge distale du labre multifides	0) simples	1) bifides 2)
7	marge distale du labre	0) faiblement échancrée	1) fortement échancré
8	labre ventralement épaissi	0) non	1) oui
9	mand. D nb jeux d'incisives	0) 2 jeux	1) 1 jeu
10	nb incisives	0) 6-8	1) 3-5 2) 1-2
11	fusion des incisives (mand. D)	0) $> 1/2$ 2) entièrement fusionné	1) $> 3/4$
12	soies entre prosthéca et mola D	0) oui	1) non
13	apophyse pointue à la base prosthéca	0) absente	1) présente
14	marge crénelée entre prosthéca et mola	0) non	1) oui
15	soies sous mola	0) fines	1) épaisses et pointues
16	prosthéca D. apex	0) dents	1) soies ou denticules 2) rien
17	prosthéca D	0) normale	1) réduite à 1 filament
18	prosthéca D	0) simple	1) bifide
19	mand. G 2 jeux d'incisives	0) oui	1) non
20	nb incisives (mand G)	0) 5-8	1) 3-4 2) 1-2
21	prosthéca G. avec struct. peigne	0) oui	1) non
22	prosthéca G	0) normale	1) réduite à un filament
23	soies entre prosthéca et mola G	0) oui	1) non
24	apophyse de la mola G	0) normal	1) proéminente
25	mola G	0) nb petites denticules	1) qq fortes dents
26	distance prosthéca mola G	0) $>$ incisives	1) $<$ incisives
27	marge externe mand. D et G	0) avec 1 soie perp.	1) sans soie perp.
28	marge externe mand. D et G	0) légèrement convexe 2) droite	1) fortement convexe
29	superlingua	0) droite 2) trilobée	1) pointue
30	lingua	0) étroite 2) fortement expansée	1) expansée
31	apex superlingua avec fortes soies	0) oui	1) non
32	palp max / galea lacinia	0) plus grand 2) nettement plus court	1) subégal
33	longueur segments palpe maxillaire	1) seg. 1. $>$ seg. 2 (+3)	0) seg1. $<$ seg. 2 (+3)
34	nb. seg. palpe max.	1) 2 seg.	0) 3 seg.
35	forme dernier seg. palpe max.	0) normal 2) creusé apicolatéralement	1) élargi 3) fin

36	nb de soies sous couronne maxillaire	0) 0	1) 1- 2	2) 3-5	3) >6
37	dents maxillaire	0) toutes même direction	1) 1 opposée aux 3 autres		
38	dents maxillaire	0) courtes et trapues	1) longues et fines		
39	apex dernier seg. palpe max.	0) arrondi	1) pointu		
40	soies épineuses de la couronne max.	0) présentes	1) absentes		
41	longueur relative glosse	0) subégal ou égal paragl.	1) réduit		
		2) fortement réduit			
42	forme des glossae	0) élancé	1) demi lune		
	2) rectangulaire	3) hypertrophié			
43	face ventrale des glosses	1) avec nb ou qq soies	0) sans soies		
44	apex paraglosse	0) 1 rangée de soies	1) 3 rangées de soies		
45	apex paraglosse	0) plat	1) en pointe émoussée		
46	nb de seg du palpe labial	0) 3	1) 2		
47	seg. 2 palpe labial avec expansion latérale	0) non	1) oui		
48	forme de l'expansion latérale	0) absente	1) triangulaire pointue		
			2) triangulaire		
	arrondie		3) quadrangulaire		
		4) simple épaissement			
49	expansion latérale recouvrant glosse et paraglosse	0) non	1) oui		
50	seg 2 rangée de soies dorsale	0) 5 soies et plus	1) 1 à 4 soies		
			2) absente		
51	forme seg. 3 palpe labial	0) conique	1) globuleux		
			2) en forme de faux		
		3) absent			
52	dimension seg. 3 palpe labial	0) L>H	1) L=H	2) L<H	
53	longues soies épineuses apex seg. 3 palpe labiale	0) absentes	1) présentes		
54	Longueur relative segments palpe labial	0) 1>2+3	1) 1<2+3		

1.2 Pattes

55	villopore (ventral femoral patch)	0) absent	1) présent		
56	marge dorsale fémur	0) soies minuscules à petites			
		1) soies petites à longues			
57	nb de soies marge dorsale fémur	0) >20	1) entre 10-20		
		2) <10			
58	rangée subdorsale de soies (fémur)	0) présente	1) absente		
59	rangée transverse de soies (fémur)	0) absente	1) présente		
60	arc subproximal de soies (tibia)	0) non	1) oui		
61	marge dorsale des tibia	0) sans soies	1) courtes soies		
			2) rangée de longues soies		
62	suture tibio-patellaire	0) présente	1) absente		
63	marge ventrale tarse	0) 1 rangée de soies	1) 2 rangées de soies		
64	marge dorsale tarse	0) sans soies	1) courtes soies		
			2) rangée de longues soies		

65 arc de soies subproximal (tarse)	0) absent	1) présent
66 soie apico-ventrale (tarse)	0) subégal aux autres	1) hyperdév. (=long.
griffe)		
67 griffe	0) normale ($\leq 1/2$ tarse)	1) allongée ($> 1/2$ tarse)
68		rangées
de dents (griffes tarsale)		0) 2
rangées		1) 1
rangée complète + 1 réduite		2) 1
		3) absente
rangée		
69 nb de dents par rangées	0) > 5	1) < 5
70 tailles des dents	0) normales	1) très développées
		2) réduites ou
absentes		
71 taille relative des dents	0) subégales ou taille croissante	
	1) 1 ou 2 dents hyper-développées	
72 (80) paire de soies à l'apex des griffes	0) présente	1) absente
73 (81) fémur	0) normal $L < 3.5 \times l$ (gén. < 3)	
	1) étroit $L > 4.5 \times l$ (gén. > 5)	
74 (82) tibia et tarse	0) indépendant	1) sub-fusionné
75 (83) apophyses sur le prothorax	0) absentes	1) présentes
76 (84) prothorax	0) normal	1) élargi latéralement
77 (86) branchies à la base de P1	0) absent	1) présente

1.3 Abdomen

78 sternite 2-6	0) sans rangée de soies	1) 2 rangées sym. de
soies		
79 marge post tergite 4	0) lisse	1) dentée
		2) lisse avec
épines indépendantes		
80 branchies	0) simples	1) doubles
81 marge distale des branchies	0) crénelée	1) lisse
82 branchies 1	0) présente	2) absente
83 forme des branchies	0) élancée symétrique	1) asymétrique ovale
		2) sub-ronde 3)
plumeuse		
84 trachéation	0) très développée	1) normale
		2) réduite 3)
absente		
85 position branchies	0) latérale	1) ventrale
86 épines marge latérale segments 8 et 9	0) absentes	1) présentes
87 carène sur les tergites	0) absente	1) 6-9
	2) toutes ou 1-9	3) 1-4
88 marge paraprocte	0) lisse	1) dentée
89 marge extension latéral paraprocte	0) lisse	1) dentée
90 paracerque	0) subégal cerques	1) $2/3$ à $1/2$ cerques
	2) réduit à 1-2 segments	
91 longueur des cerques	0) = corps	1) $< 2/3$ corps

2) > corps

2 Caractères adultes

2.1 Aile antérieure

92 nb intercalaire	0) 2	1) 1 2) 0
93 nb intercalaires du pterostigma	0) >5	1) 3-5 2) 1-2 3) 0
103 (116) Forme aile ant	0) normale	1) se resserrant apicalement en pointe

2.2 Aile postérieure

94 nb de nervures longitudinales (aile)	0) >3	1) 3 2) 2 3) absente
95 éperon marge costale (aile)	0) 2	1) 1 2) 0 3) absente
96 aile post.	0) présente	1) absente
97 forme	0) large 2) étroite	1) normale 3) absente (aile)

2.3 Génitalia

98 nb articles	0) 3	1) 2
99 processus sur seg. 2	0) absent	1) présent
100 plaque entre gonopodes	0) présent	1) absent
101 3 ^{ième} segment	0) L=21	1) L=1 2) absent
102 3 ^{ième} segment	0) ovoïde 2) carré	1) en haricot 2) absent

3 Autapomorphies des Baetidae

3.1 caractères adultes

104 Yeux en turban	0) non	1) oui
105 pénis	0) sclérifiés	1) non sclérifiés
106 intercalaires de l'aile ant.	0) absents	1) présents
107 fourchette MA ₁ -MA ₂	0) présente	1) absente
108 aile ant veines transverses	0) nombreuses	1) rares
109 aile post veines transverses rares)	0) nombreuses	1) absentes (ou très rares)

3.1 caractères larvaires

110 ocelles latéraux	0) près de la marge	1) au-dessus de la marge
111 apex des fémurs	0) sans lobe dorsal orienté	1) avec un lobe dorsalement

Annexe 7

Matrice des données pour l'analyse cladistique

[illegible]

Matrice des données pour l'analyse cladistique

[illegible]

Annexe 8

Polarisation des caractères

N° caractère	nb états	Ordonné	Polarise	Dollo	Irréversible
1	3	Non	Non	Non	Non
2	3	Non	Non	Non	Non
3	4	Oui	Non	Non	Non
4	2	Non	Oui	Oui DOWN	Non
5	2	Non	Non	Non	Non
6	3	Non	Non	Non	Non
7	4	Non	Non	Non	Non
8	2	Non	Oui	Oui	Non
9	2	Non	Oui	Non	Oui
10	3	Oui	Oui	Non	Oui
11	3	Oui	Oui	Non	Oui
12	2	Non	Oui	Non	Oui
13	2	Non	Oui	Oui	Non
14	2	Non	Oui	Oui	Non
15	2	Non	Oui	Oui	Non
16	3	Non	Non	Non	Non
17	2	Non	Oui	Non	Oui
18	2	Non	Oui	Oui	Non
19	2	Non	Oui	Non	Oui
20	3	Oui	Oui	Non	Oui
21	2	Non	Oui	Oui DOWN	Non
22	2	Non	Oui	Non	Oui
23	2	Non	Oui	Non	Oui
24	2	Non	Oui	Oui	Non
25	2	Non	Oui	Non	Oui
26	2	Non	Non	Non	Non
27	2	Non	Non	Non	Non
28	3	Non	Oui	Non	Oui
29	3	Non	Non	Non	Non
30	3	Non	Non	Non	Non
31	2	Non	Non	Non	Non
32	3	Oui	Oui	Non	Oui
33	2	Non	Non	Non	Non
34	2	Non	Oui	Non	Oui
35	4	Non	Non	Non	Non
36	4	Oui	Non	Non	Non
37	2	Non	Oui	Oui	Non
38	2	Non	Non	Non	Non
39	2	Non	Non	Non	Non
40	2	Non	Oui	Oui DOWN	Non
41	3	Oui	Oui	Non	Oui
42	4	Non	Non	Non	Non
43	2	Non	Non	Non	Non
44	2	Non	Non	Non	Non
45	2	Non	Non	Non	Non
46	2	Non	Oui	Non	Oui
47	2	Non	Oui	Non	Oui
48	5	Non	Non	Non	Non
49	2	Non	Oui	Non	Oui
50	3	Oui	Non	Non	Non
51	4	Non	Non	Non	Non
52	3	Oui	Non	Non	Non
53	2	Non	Oui	Oui	Non
54	2	Non	Non	Non	Non
55	2	Non	Oui	Oui	Non
56	2	Non	Non	Non	Non
57	3	Oui	Non	Non	Non
58	2	Non	Oui	Oui	Non
59	2	Non	Oui	Oui	Non

Polarisation des caractères

N° caractère	nb états	Ordonné	Polarise	Dollo	Irréversible
60	2	Non	Oui	Oui	Non
61	3	Oui	Non	Non	Non
62	2	Non	Oui	Oui	Non
63	2	Non	Non	Non	Non
64	3	Oui	Non	Non	Non
65	2	Non	Oui	Oui	Non
66	2	Non	Oui	Non	Oui
67	2	Non	Non	Non	Non
68	4	Oui	Oui	Non	Oui
69	2	Non	Oui	Non	Oui
70	3	Non	Oui	Non	Oui
71	2	Non	Non	Non	Non
72	2	Non	Oui	Oui	Non
73	2	Non	Oui	Non	Oui
74	2	Non	Oui	Non	Oui
75	2	Non	Oui	Non	Oui
76	2	Non	Oui	Non	Oui
77	2	Non	Oui	Non	Oui
78	2	Non	Oui	Oui	Non
79	3	Non	Non	Non	Non
80	2	Non	Oui	Oui	Non
81	2	Non	Non	Non	Non
82	2	Non	Oui	Non	Oui
83	5	Non	Non	Non	Non
84	4	Oui	Non	Non	Non
85	2	Non	Oui	Non	Oui
86	2	Non	Oui	Oui	Non
87	3	Oui	Oui	Non	Non
88	2	Non	Non	Non	Non
89	2	Non	Non	Non	Non
90	3	Oui	Non	Non	Non
91	3	Non	Non	Non	Non
92	3	Non	Oui	Oui	Non
93	3	Oui	Non	Non	Non
94	4	Oui	Oui	Non	Oui
95	4	Oui	Non	Non	Non
96	2	Non	Oui	Non	Oui
97	4	Oui	Oui	Non	Oui
98	2	Non	Oui	Non	Oui
99	2	Non	Oui	Non	Oui
100	2	Non	Non	Non	Non
101	3	Non	Non	Non	Non
102	4	Non	Non	Non	Non
103	2	Non	Oui	Non	Oui
104	2	Non	Oui	Non	Oui
105	2	Non	Oui	Non	Oui
106	2	Non	Oui	Oui	Non
107	2	Non	Oui	Non	Oui
108	2	Non	Oui	Non	Oui
109	2	Non	Oui	Non	Oui
110	2	Non	Oui	Non	Oui
111	2	Non	Oui	Oui	Non

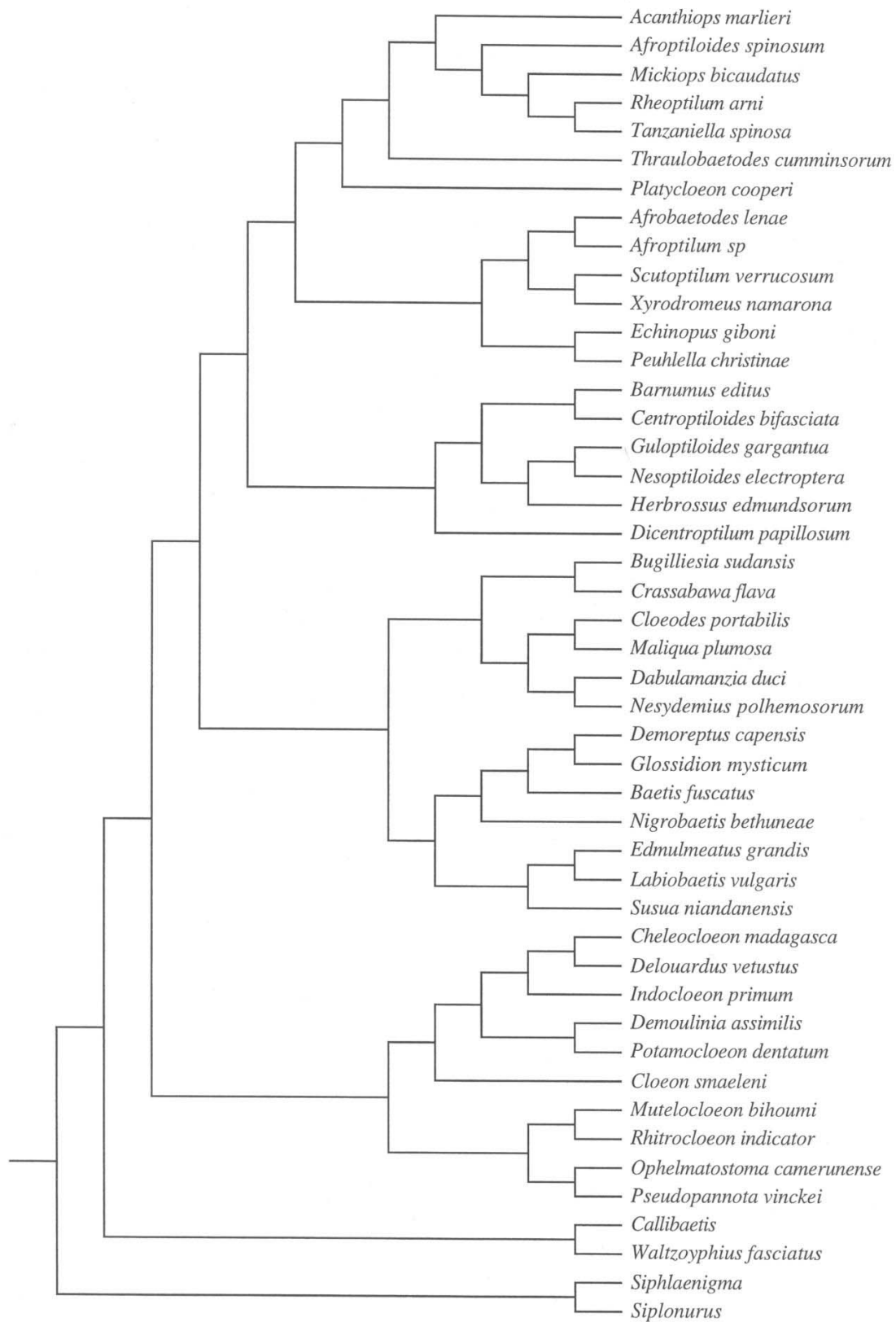
Annexe 9

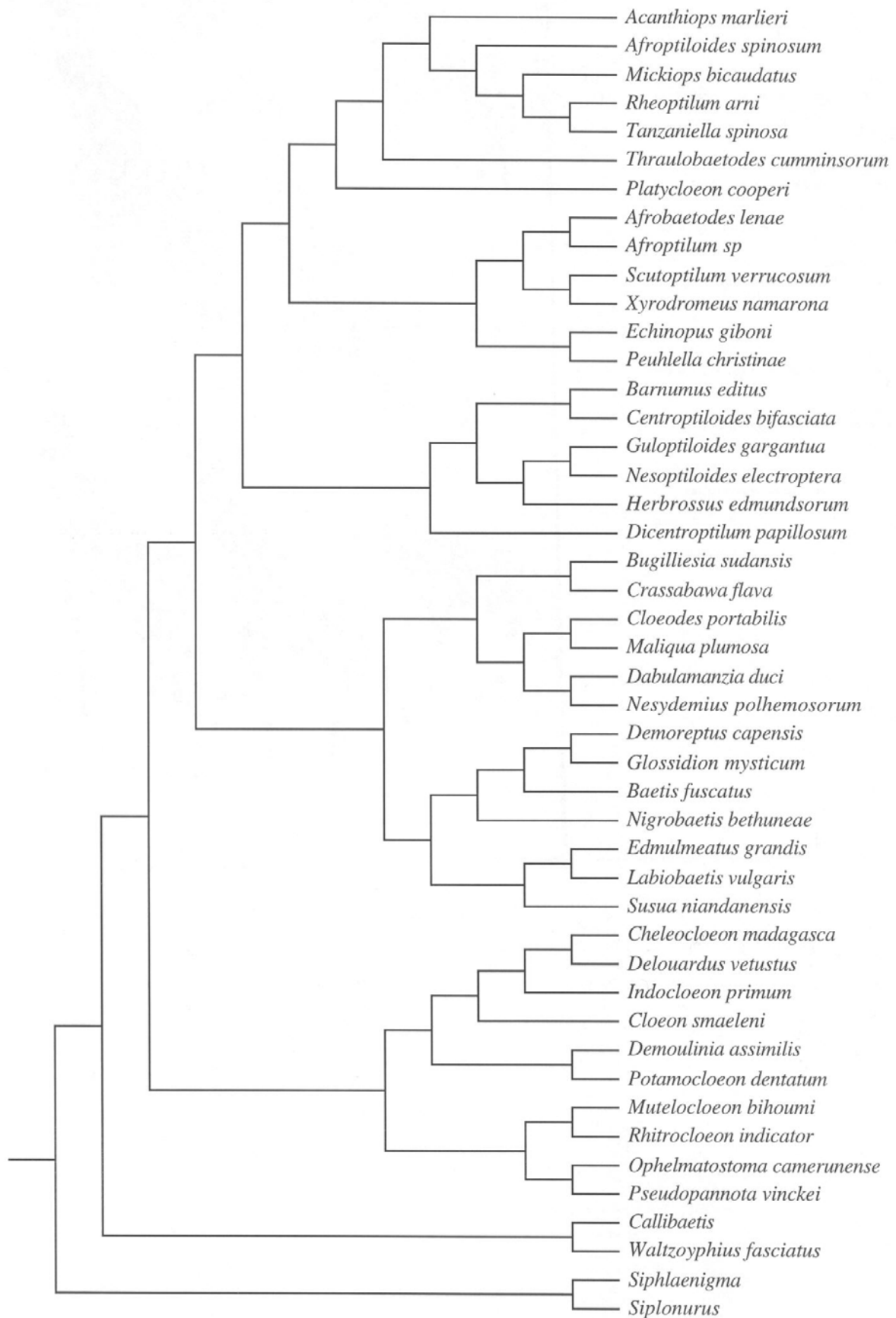
Numérotation des noeuds



Annexe 10

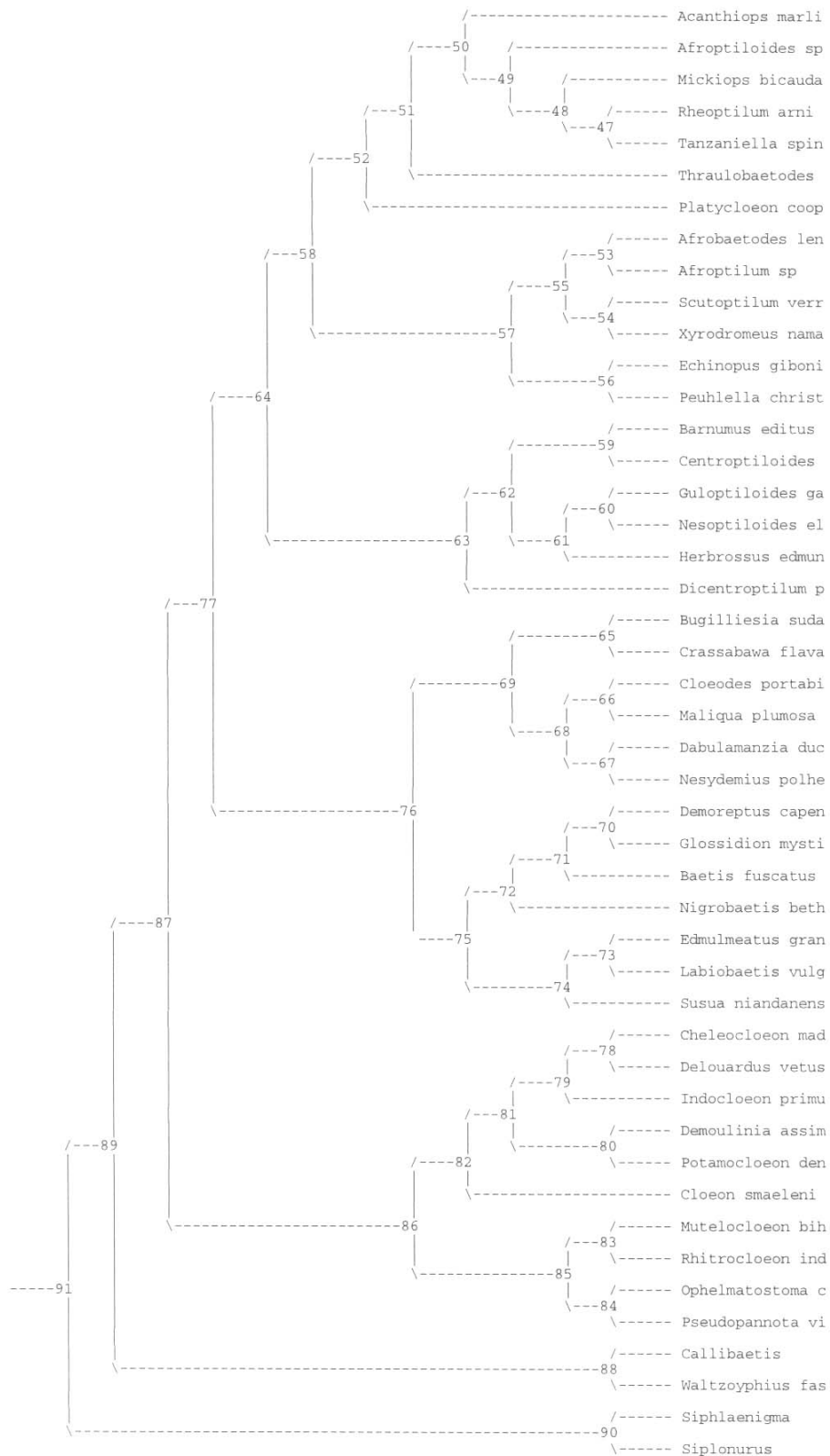
Cladogrammes également parcimonieux obtenus par analyse cladistique
ordonnée-polarisée





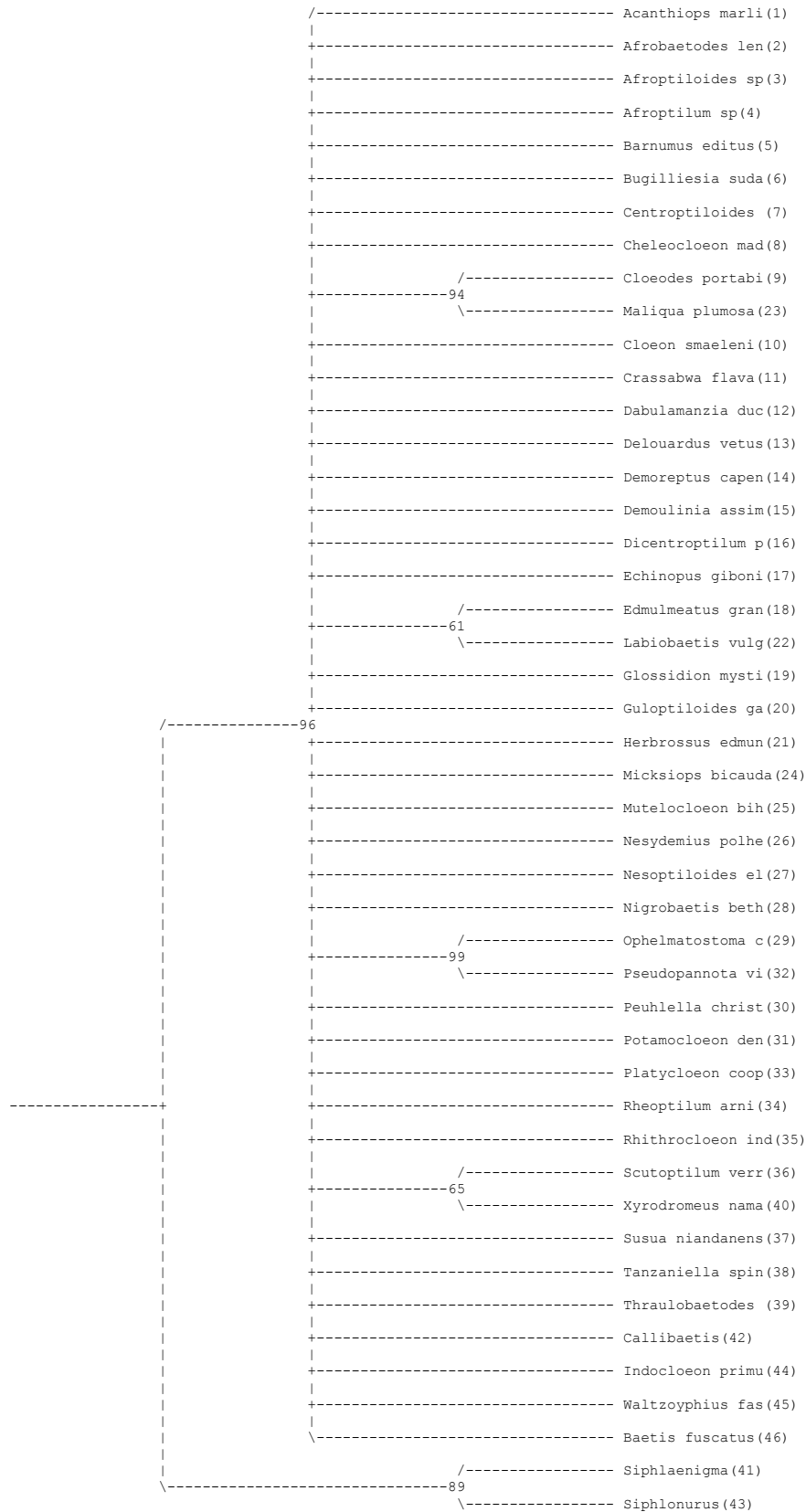
Annexe 11

**Cladogramme issu de l'analyse cladistique ordonnée-polarisée:
Numérotation des noeuds**



Annexe 12

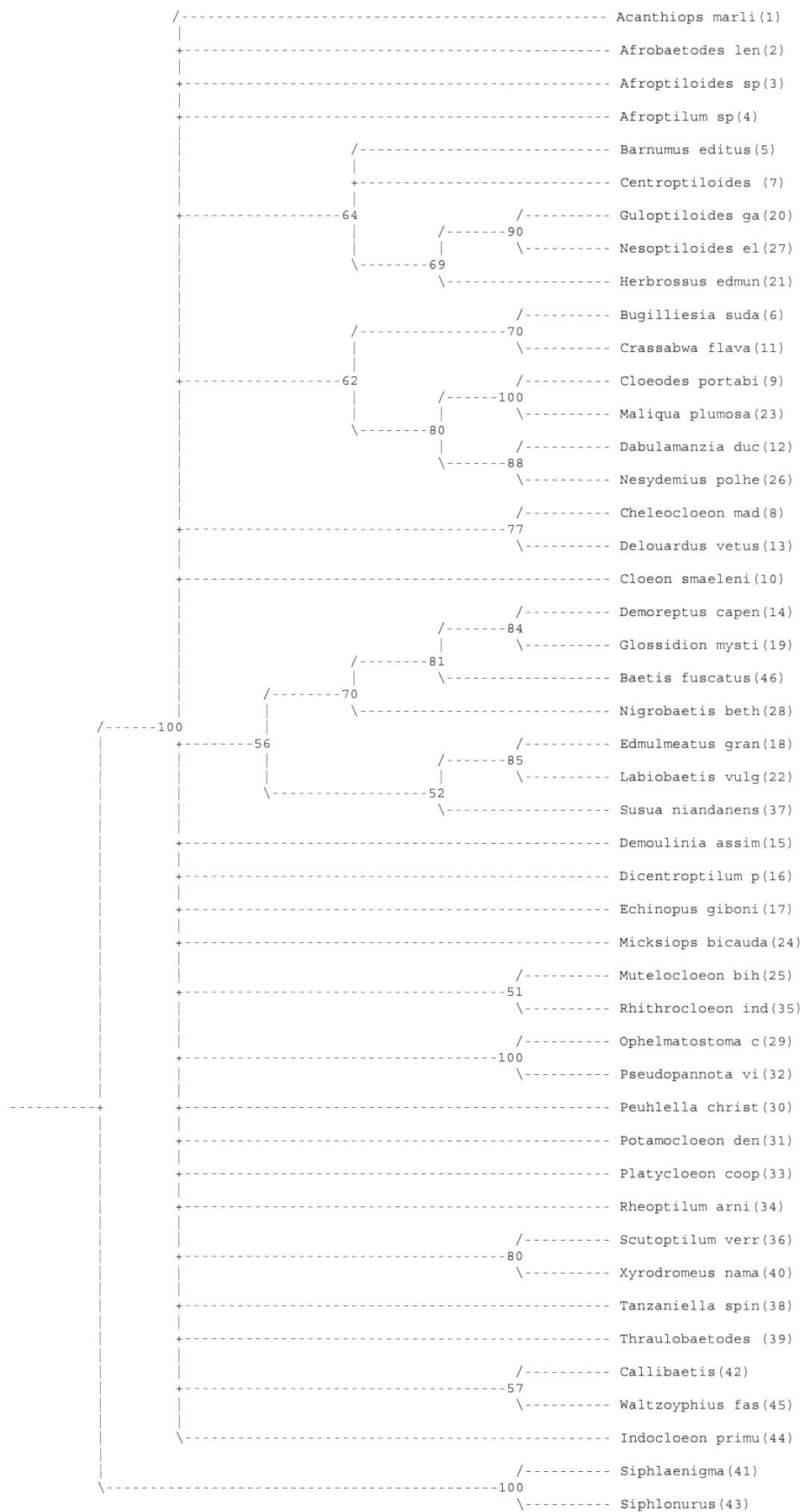
Bootstrap: arbre consensus majoritaire (50%)



Les valeurs indiquées aux nœuds résolus indiquent le pourcentage d'arbres présentant cette topologie.

Annexe 13

Jackknife: arbre consensus majoritaire (50%)



Les valeurs indiquées aux nœuds résolus indiquent le pourcentage d'arbres présentant cette topologie.

Annexe 14

Cladogramme de l'aire des taxa

