

Les invertébrés aquatiques

Jean-Marc Élouard, François-Marie Gibon & Jean-Luc Gattolliat

On ne peut comprendre la richesse et la répartition géographique des organismes dulçaquicoles de Madagascar sans prendre en compte d'une part la géomorphologie et le climat de l'île et d'autre part la végétation résultant de l'interaction entre ces deux facteurs. Madagascar est une île montagneuse dont les sommets principaux (Tsaratanana et Andringitra) dépassent largement 2500 m. Le relief de l'île présente une asymétrie est-ouest, le long d'une ligne de partage des eaux orientée dans le sens de l'île (nord nord-ouest à sud sud-est). La ligne de partage des eaux est située à un tiers de la côte orientale et à deux tiers de la côte occidentale, délimitant un versant oriental abrupt et un versant occidental en pente plus douce. Les fleuves et leurs bassins versants du côté oriental ont une pente raide et des estuaires courts alors que ceux du versant occidental sont à pentes plus modérées et possèdent des estuaires plus longs.

Comme les alizés porteurs de précipitations soufflent du sud-est, le relief de Madagascar engendre une asymétrie climatique. Les versants orientaux reçoivent la majorité de l'humidité atmosphérique; les précipitations varient entre 2000 et 4000 mm par an, pouvant parfois dépasser 10000 mm. En conséquence, les précipitations sont moindres à l'ouest (1200 à 2000 mm par an) et surtout dans le sud-ouest (<500 mm). Ces différences permettent de distinguer quatre grandes régions climatiques: une région humide à basse altitude, une région humide d'altitude, une région sub-humide à semi-aride et une région sèche.

Les interactions entre la géomorphologie et le climat engendrent à Madagascar des régimes hydrologiques variés. Aldegheri (1972) en a établi une classification mise à jour par Chaperon *et al.* (1993). Neuf régimes principaux ont été mis en évidence. Ces différents régimes en interaction avec l'altitude, donc la température des eaux, vont avoir une influence sur la faune et la flore aquatiques.

Enfin, la géomorphologie et les précipitations ont une influence sur la végétation elle-même. La cartographie des grandes zones de végétations a été établie par Humbert (1955) puis par Humbert & Cours Darne (1965), enfin par Faramalala (1988). Le couvert végétal influence également la faune et la flore aquatiques en agissant sur l'ensoleillement, les apports de matière organique, la turbidité et, surtout, la variabilité hydrologique. L'ensemble de ces facteurs biotiques et abiotiques crée, à Madagascar, une multiplicité d'habitats propices à une faune et une flore riches et variées.

Connaissance

Jusqu'à très récemment, notre connaissance de la systématique des organismes dulçaquicoles de Madagascar était variable d'un groupe taxonomique à l'autre. Certains groupes étaient relativement bien connus, même si quelques espèces restaient encore à découvrir ou si des taxons jumeaux ne pouvaient être distingués sans le recours aux techniques moléculaires. Parmi cet ensemble, les plantes aquatiques (Andrianasetra Ranarijaona 2003), les poissons (voir Sparks & Stiassny, ce volume), les macrocrustacés (Short & Doumenq 2003; Crandall 2003; Cumberlidge & Sternberg 2003), les Odonates (Donnelly & Parr 2003) et les Hétéroptères constituent de bons exemples. Certains groupes étaient relativement bien connus d'un point de vue systématique, comme les Coléoptères parmi lesquels certaines familles ont été inventoriées pratiquement de façon exhaustive, tandis que d'autres ont été peu étudiées. De manière similaire, les Diptères (Irwin *et al.* 2003) dont les Culicidae (Duchemin *et al.* 2003) et les Simuliidae (Élouard 2003a) n'ont fait l'objet que d'inventaires partiels. Enfin, parmi les insectes aquatiques, les Éphéméroptères (Sartori *et al.* 1999) et les Trichoptères étaient presque ignorés; seules quelques espèces étant alors décrites alors qu'actuellement ces ordres regroupent respectivement 200 et 500 espèces (Gibon 2003). Soulignons que les groupes plus petits tels les Plécoptères (Élouard 2003b), les Mégaloptères (Penny 2003a), les Neuroptères (Penny 2003b) et certains Diptères: les Blepharoceridae (Courtney 2003), les Culicidae (Duchemin *et al.* 2003) et les Ceratopogonidae, nécessitent une révision en profondeur.

Dans les années 1990, la systématique des organismes dulçaquicoles malgaches connut donc un regain d'intérêt et a fait l'objet de nombreuses publications par différentes équipes de chercheurs (près d'une cinquantaine de publications pour le seul ordre des Éphéméroptères). À l'heure actuelle, leur taxonomie est mieux connue, bien qu'une dizaine d'années soit encore nécessaire pour compléter les descriptions de l'ensemble du matériel récolté (Benstead *et al.* 2003a).

Jusqu'en 1990, la majorité des espèces décrites n'était connue que de la localité type et parfois d'une ou de deux stations supplémentaires. Il était donc difficile d'estimer si l'espèce était rare ou abondante, largement répartie ou si elle présentait un micro-endémisme marqué. Plus d'un millier de prélèvements ont été effectués par le LRSAE (Laboratoire de Recherche sur les Systèmes aquatiques et leur Environnement) dans le cadre du projet Biodiversité et biotypologie des eaux continentales malgaches entre 1990 et 2000. Ces campagnes d'échantillonnages, notamment réalisées grâce aux pièges lumineux (Figure 3.16), ont permis d'estimer les répartitions géographiques de nombre d'espèces. Néanmoins, certaines régions de Madagascar restent sous-échantillonnées, voire inconnues, telles le Sambirano, la presqu'île Masoala et la région du Tsaratanana.

Enfin, il faut remarquer que, à quelques exceptions près, on connaît peu la biologie et les cycles de développement de la majorité des taxons dulçaquicoles malgaches. Un travail considérable reste donc à faire, notamment dans les forêts primaires humides orientales où se trouve la plus grande richesse mais qui est



Photo par Harald Schütz

Figure 3.16

Piège lumineux en forêt près de Vinanitelo (Province de Fianarantsoa). Comme le piégeage correspondait au pic d'émergence de *Probosciplocia ruffieuxae* (Éphéméroptères, Polymitarcyidae), des centaines d'individus ont été attirés en l'espace de quelques minutes.

exposée à de forts taux de déforestation, qui conduiront vraisemblablement à des extinctions d'espèces. Au-delà de l'inventaire systématique, il reste à étudier la faune aquatique d'un point de vue écologique pour évaluer les risques qu'elle encourt face aux différentes perturbations du milieu telles les pollutions, la déforestation et les aménagements hydrauliques.

Richesse

Tous les groupes de macrocrustacés et d'insectes aquatiques d'Afrique sont présents à Madagascar, dont les Éphéméroptères, Odonates, Plécoptères, Mégaloptères, Neuroptères Sisyridae, Hétéroptères, Coléoptères, Lépidoptères et Diptères. Les Hyménoptères pourraient constituer la seule exception car nous ignorons si les Agriotypidae, parasites de larves et de nymphes de Trichoptères, sont présents dans les cours d'eau de l'île; ce groupe ne constitue cependant qu'un élément marginal de la faune aquatique.

Tableau 3.1

Nombre de familles, de genres et d'espèces présents en Afrique continentale subsaharienne et à Madagascar.

Ordres	Afrique			Madagascar			Commun aux deux régions			
	Familles	Genres	Espèces	Familles	Genres	Espèces	Familles	%	Genres	%
Ephemeroptera	11	71	295	11	42	111-172	10	90,9	19	26,8
Odonata	14	120	468	9	54	196	9	64,3	52	43,3
Megaloptera	2	4	8	2	2	4	2	100	0	0
Plecoptera	2	6	49	1	1	7-10	1	50	0	0
Trichoptera	20	76	840-985	15	44	663-700	15	75	38	50,0
Diptera : Simuliidae	1	3	120	1	1	40	1	100	1	33,3
Total	50	280	1780-1925	39	144	1021-1122	38	76	110	39,3

Macrocrustacés

La faune malgache n'est pas particulièrement riche en ce qui concerne les macrocrustacés autres que les écrevisses (crabes, crevettes et *Macrobrachium*; Holthuis 1980). De plus, la majorité de ces groupes ont une distribution circum-pacifique. En revanche, grâce à la présence des eaux fraîches en altitude, Madagascar est un des rares pays de la zone intertropicale à abriter des écrevisses indigènes (Parastacidae, genre *Astacoides*) avec six espèces recensées (Hobbs 1987; Crandall 2003).

Insectes

Familles

Il n'existe pas de famille d'insectes endémiques à Madagascar. En revanche, beaucoup de familles présente en Afrique subsaharienne ne sont pas présentes sur l'île. Parmi les ordres retenus dans le Tableau 3.1, 11 familles présentes en Afrique sont inconnues à Madagascar. Il s'agit essentiellement d'Odonates (ordre archaïque) et de Trichoptères (ordre récent). Au niveau des familles, la faune malgache est donc plus pauvre que la faune africaine.

Genres

Le nombre de genres malgaches recensés à ce jour est légèrement supérieur à la moitié de celui de la faune africaine (144/280; 51%; Tableau 3.1). Même si tous les genres ne sont pas encore décrits, ni à Madagascar ni en Afrique (cf. Ephemeroptera, Leptophlebiidae), la différence entre la Grande Île et le continent est notable. Au niveau générique, l'entomofaune aquatique malgache est plus pauvre que celle d'Afrique. Néanmoins, il faut relativiser ce résultat par la différence de tailles entre l'île et l'Afrique subsaharienne. De plus, nombre de genres malgaches sont endémiques. La différence générique des faunes malgache et africaine semble donc plus grande que ne le laissent supposer les chiffres.

Espèces

Pour les ordres importants d'insectes, la richesse spécifique malgache représente 25 à 50% de celle de la faune africaine (Tableau 3.1), pour une superficie équivalente à 2% de l'Afrique. On observe cependant une exception chez les Trichoptères, pour lesquels le nombre d'espèces malgaches dépasse la moitié de la richesse de la faune africaine actuellement connue. Notons que nous n'avons pas assez d'informations sur les Coléoptères et les Hémiptères aquatiques pour estimer leur richesse à Madagascar. On remarquera que, au niveau spécifique, la différence entre les faunes africaine et malgache est considérable, avec un taux d'endémisme à Madagascar variant de 90% à 100% selon les groupes.

Endémisme

Du fait de son long isolement, la faune de Madagascar présente une originalité remarquable (Millot 1952; Paulian 1972). La faune des eaux douces n'échappe pas à cette règle et est caractérisée par un fort taux d'endémisme au niveau spécifique diminuant au fur et à mesure que l'on remonte vers les niveaux supra-spécifiques. Deux facteurs peuvent influencer l'endémisme de la faune malgache: l'ancienneté du groupe et sa capacité de dispersion ou de migration.

L'importance de l'évolution

Comme nous l'avons relevé ci-dessus, il n'y a pas de famille endémique parmi les macroinvertébrés aquatiques malgaches. On peut donc penser que, soit l'ensemble des familles existait avant l'éclatement du Gondwana, soit il y a eu colonisation ultérieure de l'île par des familles récentes. La première alternative semble la plus vraisemblable étant donné, d'une part, l'absence d'endémisme sur l'île au niveau taxonomique le plus élevé et d'autre part, la présence des alizés dominants du sud-est gênant les migrations en provenance de l'Afrique. La colonisation de l'Afrique à partir d'une faune ailée malgache semble plus probable pour les groupes capables de voler sur de longues distances; ceci n'est pas le cas pour les ordres des Éphéméroptères, Plécoptères, Mégaloptères, ni même les Neuroptères Sisyridés. En fait, ce sont essentiellement certains Odonates Anisoptères, quelques Diptères et certains Trichoptères qui semblent capables de franchir le canal du Mozambique.

Au niveau générique, on recense aussi bien des genres archaïques que des genres récents. L'originalité et la diversité de la faune malgache proviennent, d'une part de phénomènes de radiation au sein de lignées anciennes endémiques à Madagascar (Figure 3.17) et d'autre part des échanges entre Madagascar et l'Afrique subsaharienne postérieurs à la séparation des deux plaques. Ainsi, chez les Éphéméroptères, on retrouve aussi bien le clade plésiomorphe des Tricorythidae (genres *Madecassorythus* et *Spinirythus*) (Oliarinony *et al.* 2000) ou le genre primitif de Caenidae *Madecocercus* (Malzacher 1995) que des genres récents issus de

radiations au sein de lignées endémiques à Madagascar tels les genres de Baetidae carnivores *Herbrossus*, *Nesoptiloides* et *Guloptiloides* (Gattolliat & Sartori 1999, 2000). Les genres de Baetidae carnivores *Barnumus* et *Centroptiloides* (Lugo-Ortiz & McCafferty 1998) se sont différenciés en Afrique subsaharienne, leurs ressemblances avec les genres carnivores malgaches sont dues à des convergences morphologiques résultant d'un régime alimentaire identique et non à des affinités phylogénétiques (Monaghan *et al.* 2005). La perte de capacité à voler chez les Palingeniidae du genre *Cheirogenesisia* est le signe d'une évolution postérieure à la séparation entre l'Inde et Madagascar ; tous les membres eurasiens de cette famille d'Eurasie possèdent un stade adulte ayant conservé sa capacité à voler (Sartori & Élouard 1999).

La capacité de dispersion ou de migration

La grande majorité des espèces d'insectes dulçaquicoles ont un stade larvaire aquatique ne supportant pas un degré de salinité élevé. Cela signifie que seul le stade adulte est capable de dispersions sur des distances importantes. Il est évident que les insectes dont la vie imaginale est longue (> 1 mois) et les capacités de vol importantes, présentent des taux d'endémisme plus faibles, tant au niveau spécifique qu'aux niveaux supra-spécifiques. À l'inverse, plus les insectes ont des durées de vie imaginale courtes et des capacités de vol faibles, plus leur taux d'endémisme sera élevé. Ceci se vérifie pour l'ordre des Éphéméroptères qui sont mauvais voiliers, donc avec une faible capacité de dispersion, et qui ont également une durée de vie de leurs phases aériennes, subimaginale et imaginale, variant, selon les familles, de quelques dizaines de minutes à trois jours. Leur migration naturelle est alors peu probable au regard des distances séparant actuellement Madagascar du continent africain (400 km) ou des îles voisines (300 à 1 000 km). La reconstruction phylogénétique des Baetidae afro-malgaches a effectivement montré qu'une de leur lignées principales a évolué en vase clos depuis la séparation de l'île (Monaghan *et al.* 2005). Par contre, dans d'autres lignées, en particulier chez des genres plus lenticules, la composition actuelle de la faune malgache ne peut s'expliquer que par plusieurs migrations postérieures à la séparation de Madagascar avec la plaque africaine ; les échanges sont même subactuels dans le cas de *Cloeon smaeleni*, seule espèce d'Éphéméroptères commune entre Madagascar et l'Afrique (Gattolliat & Rabeantoandro 2002). La découverte de deux espèces d'Éphéméroptères malgaches sur l'île volcanique récente de la Réunion constitue la preuve que leur capacité de dispersion était largement sous-estimée (Gattolliat 2004). Cette présence ne peut s'expliquer que par une migration sur plus de 800 km, ce qui peut sembler un exploit pour des taxons réputés avoir un pouvoir de dispersion quasiment nul.

Les Simuliidae (Diptères) sont considérés comme de bons voiliers (voir Élouard 2003a). Des vols migratoires de 300 km ont été observés dans les vents de mousson (Philippon 1978). Il n'est donc pas surprenant qu'aucun genre de Simuliidae ne soit endémique de Madagascar. Plusieurs espèces, ayant toutes de plus vastes

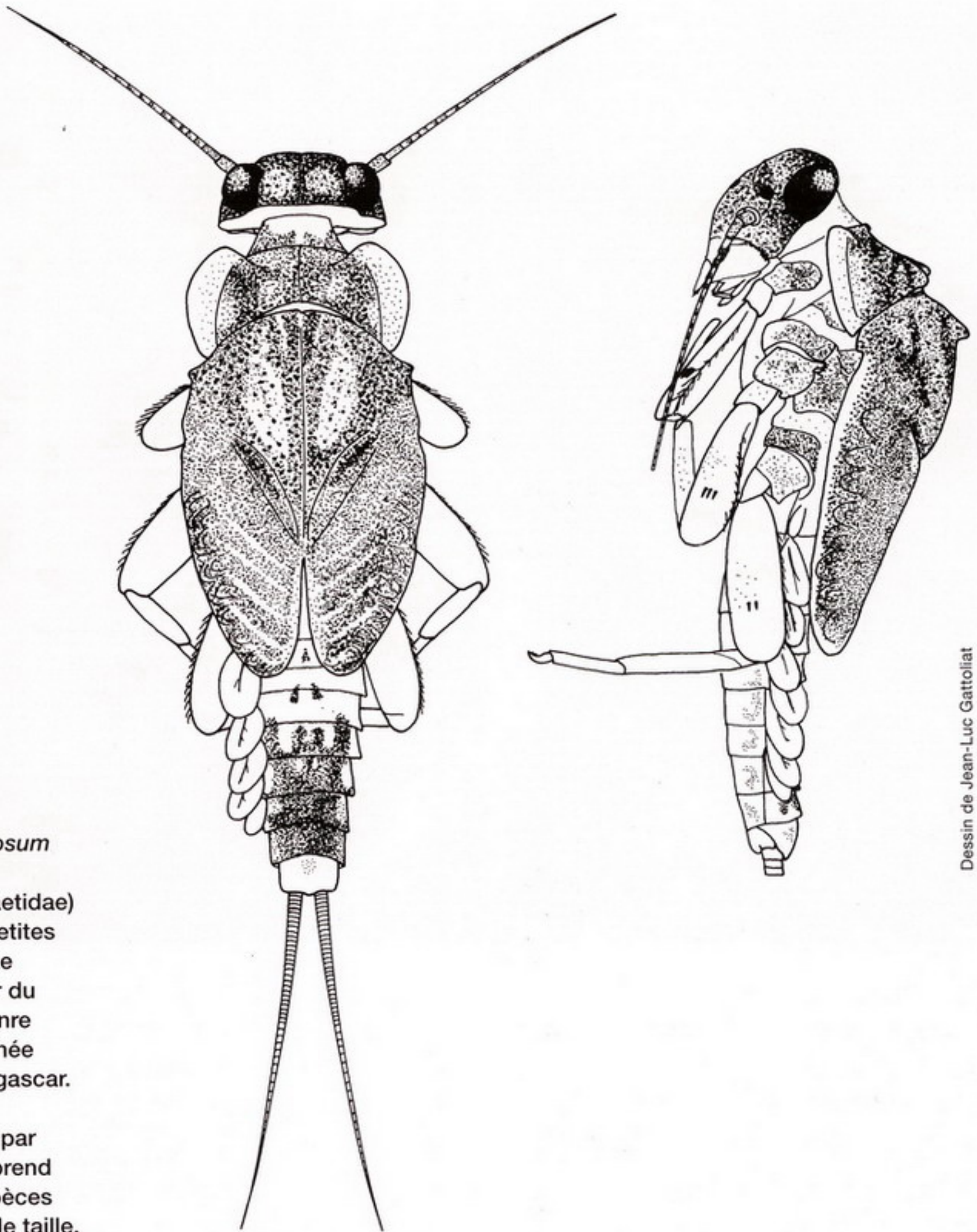


Figure 3.17

Scutoptilum verrucosum
Gattolliat, 2002
(Ephemeroptera, Baetidae)
est l'une des plus petites
espèces de Baetidae
au monde (longueur du
corps 4 mm). Ce genre
appartient à une lignée
endémique à Madagascar.
Cette lignée très
diversifiée a évolué par
radiation; elle comprend
notamment des espèces
carnivores de grande taille.

Dessin de Jean-Luc Gattolliat

répartitions géographiques en Afrique continentale, sont présentes à Madagascar (Pilaka & Éluard 1999). On peut donc considérer que des échanges, sporadiques au moins, ont eu lieu entre Madagascar et le continent africain.

Chez les Trichoptères (Gibon 2003), le taux d'endémisme spécifique est très élevé, mais certaines espèces sont communes à Madagascar et au continent africain, dont *Hydroptila cruciata* et *Catoxyethira mali* (Hydroptilidae), *Chimarra dybowskina* (Philopotamidae) et *Amphipsyche senegalensis* (Hydropsychidae). Il y a donc eu, dans un passé relativement proche, des espèces capables de traverser le canal du Mozambique et de coloniser la rive opposée (Gibon 2001).

Les Odonates présentent une situation intermédiaire. D'une manière générale, le sous-ordre des Zygoptères est composé de mauvais voiliers tandis que celui des



Photo par Harald Schütz

Anisoptères renferme des familles à très forte capacité de dispersion et parfois à tendances migratoires. Ces espèces, bien connues de Madagascar, incluent *Tramea basilaris*, *T. limbata*, *Tholymis tillarga*, *Pantala flavescens*, *Macrodiplax cora*, *Trithemis annulata*, *T. arteriosa*, *Diplacodes lefebvrei*, *Orthetrum brachiale*, *O. stemmale*, *Palpopleura lucia*, *Crocothemis erythraea*, *Hemianax ephippiger* et *Anax imperator*. Les Zygoptères, plus petits, se cantonnent souvent autour de leurs gîtes d'éclosion et ne sont essentiellement dispersés que passivement. Quelques exceptions existent cependant chez des espèces présentes à Madagascar telle *Ischnura senegalensis* distribuée du Sénégal aux Philippines et *Ceriagrion glabrum* rencontrée depuis la Palestine, à travers toute l'Afrique, jusqu'à Madagascar et l'île Maurice. Citons également les espèces *Phaon iridipennis*, *Lestes ochraceus unicolor* et *Agriocnemis exilis*, distribuées à la fois à Madagascar et en Afrique.

La dispersion des macrocrustacés est liée à leur aptitude à tolérer la salinité des eaux marines. Il semblerait que la majorité des *Macrobrachium* (Palaemonidae) ait une distribution circum-pacifique. Il en va de même pour certaines crevettes (Atyidae), bien qu'un certain nombre d'espèces, dont les cavernicoles, soient endé-

Figure 3.18

Madagapotamon humberti, un crabe endémique des formations karstiques de l'extrême nord malgache. Cet animal a été trouvé dans les *tsingy* de la Réserve spéciale d'Ankarana.

miques de l'île (Short & Doumenq 2003). Enfin, parmi les crabes (Figure 3.18) (six genres, Cumberlidge & Sternberg 2003), le taux d'endémisme semble être de 100%, comme chez les écrevisses (genre *Astacoides*) qui sont totalement absentes du continent africain (Crandall 2003).

Micro-endémisme

Dans tous les groupes taxonomiques, on constate un haut niveau de micro-endémisme, particulièrement dans les régions de forêts humides et sur les principaux sommets de l'île prospectés : Tsaratanana, Andringitra, montagne d'Ambre, Ankaratra et la chaîne Anosyenne (Benstead *et al.* 2003a). Le micro-endémisme est faible dans le sud et sur le versant occidental de l'île, mais des exceptions existent cependant au sud, dans le bassin du Mandrare, avec le genre d'Éphéméroptère *Afrobaetodes* et la similie *Simulium buckleyi*. À l'ouest, la faune est généralement homogène depuis la montagne d'Ambre au nord jusqu'au bassin de l'Éfaho au sud.

L'isolement géographique, la température et les barrières de végétation, empêchant les mouvements des individus volant mal d'un sommet à l'autre, peuvent expliquer le micro-endémisme sur les sommets des montagnes malgaches. Le phénomène inverse est observé chez certains Trichoptères, notamment dans le genre *Chimarra*. Alors que les espèces des forêts orientales sont généralement très localisées, les formes qui colonisent les formations végétales d'altitude, au-dessus de la limite supérieure de la forêt et dans les fourrés éricoïdes, ont des répartitions latitudinales très étendues. Nous expliquons cette situation par la baisse des températures moyennes annuelles au cours de la dernière glaciation (Burney 1996). La limite supérieure de la forêt aurait alors été sensiblement inférieure qu'actuellement, atteignant les 1 000 m vers la fin du Pléistocène, ce qui aurait permis à la faune associée aux fourrés éricoïdes d'étendre largement sa distribution. Ces taxons se seraient ultérieurement réfugiés sur les sommets au fur et à mesure du réchauffement climatique.

Dans la partie orientale de l'île, le micro-endémisme est plus difficile à expliquer. Les facteurs favorisant ce phénomène peuvent agir sur les stades préimaginaux aquatiques (ex. spécificité de l'habitat) ou sur les stades imaginaux aériens (ex. nourriture, capacité voilière). Aux environs des petits affluents forestiers, la haute densité de la végétation constitue un obstacle important au vol des Trichoptères adultes. Ainsi, pour une espèce donnée, l'aire de répartition semble augmenter avec la distance aux sources des rivières.

La capacité de dispersion est en général très faible chez les Plécoptères et les Mégaloptères, voire certains Trichoptères qui montrent souvent de mauvaises aptitudes au vol. Ce phénomène est maximal chez les Éphéméroptères qui, au stade adulte, ne vivent que quelques dizaines de minutes à quelques jours et dont les réserves énergétiques et la capacité de vol sont faibles. D'une manière générale, chez ces insectes, seules les femelles effectuent des vols permettant une légère dispersion; ce sont des vols compensatoires d'avalaison. Les mâles quant à eux

n'effectuent que des vols copulatoires, majoritairement en essaims. Chez les Trichoptères, la capacité voilière est variable selon la famille et le genre. Dans certains cas, ils vivent relativement longtemps, jusqu'à une ou deux semaines mais, compte tenu de leurs faibles capacités de vol, l'isolement des bassins ou de groupes de bassins par un relief accentué semblent limiter grandement leur dispersion.

Le haut niveau de micro-endémisme de certains insectes, tels les Diptera Simuliidae, qui sont connus pour migrer sur de longues distances (30 à 300 km), ne peut être expliqué par leur capacité de vol réduite. La limitation de la distribution de ces espèces pourrait être due soit aux qualités physico-chimiques des eaux, soit à la présence d'hôtes particuliers sur lesquels se nourrissent les femelles hématophages.

Distribution

Les insectes aquatiques sont beaucoup plus diversifiés dans les forêts ombrophiles orientales que dans les régions occidentales. Cette grande diversité à l'est est due, en grande partie, à la multiplication des vicariants altitudinaux et latitudinaux. À l'ouest, on observe souvent une distribution continue, du nord au sud, sans micro-endémisme ou régionalisme marqués. À l'est, deux types de distribution géographique ont été observés. Nombre de taxons présentent un micro-endémisme marqué, tandis que d'autres, appartenant aux mêmes genres, sont relativement ubiquistes avec une vaste répartition s'étendant même parfois sur toute la côte orientale. Actuellement, aucune hypothèse satisfaisante ne permet d'expliquer de telles différences de distribution à l'est. Il est probable que la réponse est complexe et variable d'un groupe taxonomique à l'autre. Chez les Trichoptères par exemple, la faune des forêts primaires est localisée alors que celle des milieux ouverts ou anthropisés montre une plus large répartition (Benstead *et al.* 2003a).

Affinités

La Lémurie (Madagascar + Deccan) s'est séparée de l'Afrique il y a 120 millions d'années (Ma) alors que l'Inde s'est séparée de Madagascar il y a 80 à 90 Ma. Si l'on retient l'hypothèse que les familles et la majorité des genres datent de la période précédant la rupture du Gondwana, la faune malgache devrait montrer plus d'affinités avec les faunes de l'Inde, de l'Australie et de la Nouvelle-Zélande qu'avec celle de l'Afrique et de l'Amérique du Sud. Or, tel n'est généralement pas le cas, Madagascar ne présentant que très peu d'affinités avec ces faunes, sauf dans quelques groupes : les écrevisses (Australie), certains Leptophlebiidae (Nouvelle-Zélande) et les Palingeniidae (Inde). En revanche, on remarquera une relation étroite de la faune malgache avec la faune africaine continentale et plus particulièrement celle d'Afrique du Sud. Or, si l'on considère que les faits et dates concernant la dérive des continents sont exacts, il faut en déduire que la majorité des genres existent depuis bien avant 120 Ma et que la faune du Deccan a été largement modifiée. L'hypothèse est d'autant plus probable qu'on sait qu'en seulement 50 Ma, le plateau du

Deccan est passé du tropique méridional au tropique septentrional, subissant de ce fait de grandes et rapides modifications climatiques (voir Wells, ce volume). Durant ces changements, la faune du Deccan semble s'être fortement appauvrie. Après la collision avec l'Asie, le Deccan a été envahi par une faune asiatique et seuls quelques rares représentants de la faune gondwanienne s'y sont maintenus.

Entre 120 Ma (séparation de Madagascar et de l'Inde) et 50 Ma (collision de l'Inde et de l'Asie), certains groupes ont pu passer d'Asie à Madagascar en profitant des régressions marines et, plus vraisemblablement, grâce aux étapes intermédiaires constituées par l'Inde et le plateau des Seychelles. Cette voie de colonisation a été nommée «lemurian stepping stones» (Schatz 1996). Chez les Trichoptères, nous pouvons citer à titre d'exemple, le genre asiatique et nord-américain *Potamyia*, absent du continent africain, mais également *Leptocerus* et *Setodes* dont les lignées malgaches sont plus proches d'anciennes lignées asiatiques que des lignées africaines (Gibon & Randriamasimanana 2000; Randriamasimanana & Gibon 2001). Toutefois, la majorité des affinités des faunes malgache et africaine ne peuvent s'expliquer que par des phénomènes de colonisation postérieurs à la séparation des deux plaques, phénomènes jusqu'à très récemment largement sous-estimés (Monaghan *et al.* 2005).

Originalités des formes malgaches

Outre la richesse, l'endémisme et le micro-endémisme, la faune malgache présente d'autres caractères originaux. Parmi ceux-ci notons le gigantisme, l'archaïsme et quelques radiations adaptatives spécifiques probablement engendrées par la pauvreté de certains groupes taxonomiques.

Gigantisme

Les Éphémères du genre *Proboscidoplocia*, de la famille des Polymitarciidae, sont les plus grands du monde, leurs femelles pouvant atteindre 7 cm de longueur, hors cerques. Toujours chez les Éphémères, celles du genre *Eatonica*, bien que similaires à leurs congénères africaines, sont plus grandes et font également partie des plus grands Éphémères du monde. De même, deux espèces d'Éphémères du genre *Prosopistoma* sont bien plus grandes que les autres espèces du même genre, ailleurs dans le monde. Comment expliquer ce gigantisme? Nous pensons que la faible pression de prédation ou l'absence de compétition a pu favoriser l'émergence ou le maintien de ces grandes formes.

Archaïsme

Millot (1952) considérait l'abondance de formes archaïques comme l'une des caractéristiques les plus importantes de la faune malgache. Il s'agit encore d'un

caractère insulaire dû à l'isolement géographique, tel qu'on le retrouve en de nombreuses îles, y compris en Australie. Cette réflexion s'applique également aux écrevisses Parastacidae ainsi qu'à plusieurs clades d'insectes dulçaquicoles. Ainsi chez les Tricorythidae, les genres *Madecassorythus* et *Spinirythus* sont les plus plésiomorphes de la lignée tricorythidienne, présente en Afrique continentale, à Madagascar et dans le Deccan.

Adaptations

Avec les *Proboscidoplocia*, Madagascar possède les Ephemeroidea les plus rhéophiles (préférant les eaux à débit rapide) du monde. Les larves de *Proboscidoplocia* sont donc relativement évoluées, alors que celles des autres groupes gondwaniens sont restées principalement fouisseuses et peu rhéophiles. Ils sont de ce fait plus évolués que les genres africains *Ephoron*, *Eatonica*, *Ephemera* et *Afromera*. Autre adaptation, celle à la vie sous les rochers : l'hyper-développement des mandibules qui ne servent ni à pincer, ni à attraper des proies, mais agissent comme une pelleteuse pour soulever et écarter le sable. L'aplatissement dorsoventral est aussi une adaptation à ce mode de vie. En revanche, les pattes antérieures ne présentent pas d'aplatissement ni d'élargissement permettant de creuser, différenciant une fois encore ce genre des autres Ephemeroidea. Les œufs des *Proboscidoplocia* présentent aussi une forme très originale par rapport à ceux des autres représentants de la lignée (Sartori *et al.* 1999).

L'aile des *Cheirogenesia*, avec son bord postérieur ondulé rappelant celui des ailes de chauves-souris, est unique chez les Éphémères. Les mâles ne volent jamais mais ont une capacité extraordinaire d'hydroglisseur (Sartori & Élouard 1999). La forme particulière de l'aile antérieure est liée à cette faculté et une telle adaptation, permettant une économie d'énergie, pourrait être mise en relation avec une pression faible de prédation de la part des poissons (Ruffieux *et al.* 1998). En effet, très peu de poissons entomophages peuplent les zones à débit lent des rivières malgaches (Kiener 1963). Enfin, le fait que certains *Cheirogenesia* creusent des tubes en U verticaux dans les limons du bord des rivières est un comportement inhabituel. Il pourrait s'agir d'une adaptation à des rivières aux débits d'étiage très faibles qui laissent les berges abruptes exondées durant de nombreux mois de l'année.

Menaces sur la faune aquatique malgache

Déforestation

La déforestation est, à l'heure actuelle, le problème majeur pour la faune et la flore aquatiques des forêts ombrophiles orientales. Rappelons qu'elle

engendre nombre de changements physico-chimiques dans les écosystèmes aquatiques (ex. température de l'eau, ensoleillement, pH, turbidité, hydrologie, oxygénation, quantité et qualité de matières organiques) qui vont influencer sur les communautés lotiques. Beaucoup de taxons spécialisés ne peuvent tolérer ces changements majeurs et vont disparaître. Du fait du haut niveau de microendémisme dans les écosystèmes aquatiques de la partie orientale de l'île, les impacts des déboisements locaux auront des répercussions plus graves pour les invertébrés aquatiques que dans d'autres régions. La déforestation réduit donc dans un premier temps les aires de répartition, puis entraîne la disparition des espèces, voire des genres (Benstead *et al.* 2003b). Du fait de l'endémisme et du microendémisme, de nombreuses formes sont menacées. Différentes espèces d'écrevisses ont déjà vu leurs aires de répartition se réduire fortement ; de même, la faune entomologique des rivières des forêts humides de l'est s'appauvrit au fur et à mesure de la déforestation intense qui sévit à Madagascar (Crandall 2003). Il paraît fort probable que d'ici à une quarantaine d'années, au moins la moitié, si ce n'est les deux tiers, des Ephemeroidea malgaches auront disparu.

À l'ouest, l'entomofaune aquatique est plus pauvre et plus largement distribuée, ce qui atténue les risques de disparition, bien que la déforestation des hautes terres ait un impact notable sur l'hydrologie et le transport des sédiments. L'étude de certains groupes met cependant en évidence, dans des situations protégées, des espèces occidentales rares et localisées. Elles sont fort probablement des formes reliques d'une période antérieure au cours de laquelle les hautes terres centrales et leurs bassins sédimentaires offraient une couverture végétale plus dense et des régimes hydrologiques plus stables. L'avenir de ces formes dépend moins d'activités de conservation ponctuelles que d'une amélioration générale de la couverture végétale (par ex. par des systèmes agricoles permettant une maîtrise de l'érosion et le reboisement).

Aménagements

Deux types d'aménagements majeurs ont un impact important sur les communautés lotiques à Madagascar. Il s'agit d'une part, de l'aménagement des bassins versants, qui consistent, à Madagascar, essentiellement en la création de rizières et d'autre part, des aménagements du cours des rivières. Aucune étude n'a été faite pour déterminer le probable impact de la riziculture sur le débits des cours d'eau, la température et le pH de l'eau. Les cours de certaines rivières ont été aménagés, notamment par des endiguements et des constructions de barrages. Les barrages, outre leurs impacts connus en aval, influent aussi sur les populations de macrocrustacés et de poissons qui migrent le long du cours d'eau, lors de leur cycle de reproduction. Anguilles et *Macrobrachium* disparaissent des zones en amont des barrages, faute d'aménagements adéquats leur permettant de descendre et remonter la rivière.

La surexploitation des stocks

La faiblesse de la réglementation sur la pêche des poissons et des macrocrustacés d'eau douce est évidente. Ni les tailles minimales de pêche, ni les périodes d'ouverture et de fermeture ne sont respectées. Il s'ensuit un amenuisement des stocks et des quantités pêchées (Benstead *et al.* 2003a). Il n'est pas rare de voir à la vente des *Tilapia* atteignant seulement 3-4 cm de long ou des écrevisses de moins de 7 cm de long, et des femelles portant des œufs ou des larvules.

Pollution

La pollution aquatique est, pour le moment, de faible ampleur et ne concerne que des zones restreintes. Elle est d'abord due à l'urbanisation, que l'on rencontre dans l'Ikopa à Antananarivo. Cette pollution organique et chimique est, à l'heure actuelle, vite résorbée en aval des grandes villes. Des exploitations minières génèrent de grandes quantités de sédiment. Les effets de ces exploitations peuvent être observés dans les mines de graphite de la région d'Andasibe et dans les rivières utilisées pour l'extraction du saphir colluvial à Ilakaka. Le recours massif aux pesticides notamment dans les plantations de coton et pour la lutte anti-acridienne engendrent de graves pollutions. Toutefois, elles ont lieu essentiellement sur le versant occidental de l'île, moins riche en espèces d'insectes aquatiques.