

Introduction

Cela fait tout juste un siècle que la présence de Coléoptères Chironides est reconnue à Madagascar. Cette découverte revient au botaniste géographe Henri Perrier de la Bâthie qui récolta le premier représentant malgache du genre dans les environs de Suberbierville (= Maevatanana). Cette espèce, appartenant à une forme nouvelle endémique, sera décrite par Fairmaire (1901) sous le nom de *Chiron hovanus*.

À cette date, le genre *Chiron* Mac Leay, 1819, ne compte qu'une dizaine d'espèces, décrites le plus souvent isolément ; sa position systématique au sein des Scarabaeoidea demeure encore des plus confuses. La conformation morphologique singulière des espèces regroupées sous ce taxon est à l'origine de multiples polémiques et imbroglis taxonomiques. Successivement, les anciens auteurs formulèrent à l'égard de ce genre des opinions souvent très divergentes (Huchet, 2000).

C'est sous le nom générique de *Scarites* que Fabricius (1798) décrit des Indes orientales la première espèce en date pouvant être rattachée au genre *Chiron* : *S. cylindrus*.

Illiger (1801) puis Schönherr (1817) considèrent l'espèce de Fabricius comme appartenant aux Passalidae (*Passalus* Fabricius, 1792). Fabricius (1801) révisé sa position initiale et transfère *S. cylindrus* dans le genre *Sinodendron* Hellwig, 1792 (Lucanidae Latreille, 1804). En raison de l'existence de *Sinodendron cylindricum* (Linné, 1758), Fabricius renomme cette espèce *Sinodendron digitatum*. En 1819, Mac Leay, auteur du genre *Chiron*, place ce dernier au voisinage des Platypodidae. Dalman (1824), pour qui le travail de Mac Leay semble être passé inaperçu, crée pour ce taxon un nouveau genre de Lucanidae (*Diasomus*), placé ultérieurement en synonymie par Dejean (1837). Ces diverses conceptions seront sujettes à de nouveaux remaniements puisque Latreille (1825, 1829), sur la base d'une étude morphologique des mandibules et du labre (fortement sclérifiés et dépassant le clypéus en avant) conclut que *Chiron* est étroitement apparenté au genre *Aegialia* Latreille, 1807, considéré à cette époque comme membre des Aphodiinae Leach, 1815. Cette dernière opinion fera autorité et sera la plus largement suivie dans les décennies qui suivront.

L'année 1901 est une année déterminante dans la connaissance du genre puisque, outre la description du premier *Chiron* malgache par Fairmaire, Péringuey publie la première étude majeure sur ce groupe. Ce travail, incluant une diagnose générique très détaillée et des informations inédites d'ordre biologique sur *Chiron puncticollis* Harold, 1862 (synonyme plus récent de *Ch. capensis*² Hope et Westwood, 1845), le conduit à reconsidérer la position systématique du genre. Il propose ainsi la création d'une sous-famille distincte des Aphodiinae : les Chironinae. Dans cette même publication, il ajoute enfin une nouvelle espèce à la sous-famille en décrivant *Chiron gravis* du Basutoland.

² Nous avons montré (Huchet, 2000, 2002) que cette espèce devait être rattachée à un genre distinct, endémique de la région du Cap dont elle constitue l'espèce type : *Amphiceratodon capensis* (Hope et Westwood, 1845).

En 1936, Arrow publie la première révision du genre *Chiron*. Ce travail, où sont décrites deux espèces nouvelles d'Afrique orientale (*C. laevicollis* et *C. rhodesianus*) demeure cependant critiquable à divers égards. En effet, cet auteur place en synonymie un nombre considérable d'espèces sans avoir consulté l'ensemble du matériel type disponible, et omet *C. patrizii* décrit par Boucomont plus de dix années auparavant (1923). Ce hiatus, ajouté à une simplification taxonomique souvent injustifiée, rend la clé dichotomique qu'il propose partiellement inutilisable.

Après une première publication sur la composition et la distribution ouest-africaine du genre (1954), Paulian (1976) décrit une nouvelle espèce malgache endémique (*Chiron mahafalensis*) sur une collecte isolée d'A. Peyrieras dans le sud-ouest de l'île (plateau Mahafaly, région d'Ankalirano). Il revoit à cette occasion le matériel type de Fairmaire et propose une première clé dichotomique des espèces malgaches. En rattachant cette nouvelle espèce au groupe des « grands » *Chiron* (notamment *C. patrizii* Boucomont d'Afrique orientale et *C. grandis* Gory d'Afrique tropicale), par la forme des mandibules et du labre et par la taille notamment, il est le premier à soupçonner l'existence probable de deux entités génériques distinctes. Paulian considère enfin que les espèces appartenant au genre *Chiron* représentent à elles seules une famille bien différenciée : les Chironidae.

Depuis cette date, nous avons entrepris un travail d'ordre monographique sur cette famille. Grâce à l'obligeance de nombreux musées, nous avons pu disposer d'un matériel considérable et de l'intégralité des types. Une étude morphologique détaillée de ce matériel nous a conduit à décrire deux genres et un sous-genre nouveaux (Huchet, 2000) et d'en proposer les révisions (Huchet, 2002 et 2003). Au niveau spécifique, l'avancée actuelle de nos recherches nous laisse envisager que le nombre total d'espèces dépassera probablement du double celles connues initialement (soit un peu moins d'une trentaine d'espèces). Des investigations menées sur le terrain au Sénégal en 1996 nous ont permis de faire un certain nombre d'observations inédites sur la biologie et l'éthologie d'un représentant de la famille : *Chiron senegalensis* Hope et Westwood, 1845. La larve de cette espèce, découverte à cette occasion, a fait l'objet d'une publication récente, aucune larve de la famille n'étant connue jusqu'alors (Huchet et Lumaret, 2002).

REMARQUES TAXONOMIQUES ET BIOGÉOGRAPHIQUES

La faune chironienne malgache compte actuellement quatre espèces, toutes endémiques, réparties en deux genres distincts : *Chiron* Mac Leay, 1819 et *Theotimius* Huchet, 2000. Les espèces malgaches de ce dernier genre appartiennent au sous-genre *Amaecylius* Huchet, 2000, dans lequel figurent également cinq autres espèces localisées essentiellement en Afrique orientale et une dernière récemment décrite d'Angola (Huchet, sous presse). Le genre *Chiron*, auquel appartient l'espèce décrite par Fairmaire, montre une répartition beaucoup plus vaste : l'Afrique subsaharienne (à l'exception des déserts et des régions de forêts dense), le Pakistan, l'Inde (jusqu'à l'Assam), le Népal, le Bangladesh et le Sri Lanka. Pour l'heure, aucun Chironidae n'a été signalé des Comores, des Seychelles ou des Mascareignes.

Il est aujourd'hui admis que les éléments composant la faune de Madagascar figurent parmi les plus originaux et que son taux d'endémisme n'est égalé nulle part : de récentes études montrent qu'approximativement 70 % des genres et 90 % des espèces zoologiques

recensés sont endémiques (Paulian, 1996). Dans l'état actuel des connaissances sur les Chironidae malgaches, aucun endémisme de nature générique n'a été reconnu. De même, les espèces dont il est question ici se montrent très peu différenciées de leur homologues continentales. Elles semblent être toutes aussi rares à Madagascar qu'en Afrique. L'absence de formes paléoendémiques à Madagascar nous conduit à suggérer que l'introduction de cette famille dans cette région est probablement relativement récente. Leur stricte localisation dans les domaines de l'Ouest et du Sud de l'île viendrait corroborer cette première hypothèse puisque, comme l'a souligné Paulian (1990 ; comm. pers., 2001), cette partie de Madagascar comprend une forte proportion d'espèces d'affinités afrotropicales dont l'introduction est datée du Pliocène (ou Plio-Pléistocène). Cette répartition répond sans doute également à des exigences purement écologiques, puisque les Chironidae sont avant tout des Insectes de milieux ouverts. À cette période géologique supposée sont associés un certain nombre de Scarabaeoidea issus de la faune éthiopienne. Leur introduction dans la Grande Île semble s'être effectuée à diverses occasions. Paulian (1990) rattache à cette période l'arrivée de diverses espèces à affinités afrotropicales évidentes (*Scarabaeus radama* Fairmaire, 1895, et les quelques *Onthophagus* Latreille, 1802, endémiques, notamment). À l'encontre d'autres groupes comme les Dynastidae Mac Leay, 1819, les Melolonthidae Mac Leay, 1819, les Cetoniidae Mac Leay, 1819 ou encore les Ochodaeidae Mulsant et Rey, 1871, les Chironides malgaches n'ont pas fait l'objet d'une radiation évolutive importante à Madagascar et, par là même, sont comparables à d'autres familles de Scarabaeoidea (*Passalidae* Leach, 1815, *Lucanidae* Latreille, 1804, *Trogidae* Mac Leay, 1819, *Glaresidae* Semenov-Tian-Shanskii et Medvedev, 1932).

Il serait cependant probablement erroné de penser que leur introduction se soit produite en une seule fois. Il nous semble plus plausible que le peuplement de Madagascar se soit échelonné sur une plus ou moins longue période (par vagues successives, en lien direct avec les fluctuations d'ordre géologique et / ou climatique). Nous verrons également que les deux genres de Chironides présents à Madagascar montrent des affinités morphologiques avec des représentants de faunes géographiquement distinctes suggérant, pour le genre *Chiron*, l'éventualité d'une introduction sensiblement plus ancienne.

RÉFLEXIONS SUR LES ORIGINES DU PEUPEMENT MALGACHE

Bien qu'il soit sans doute prématuré de proposer d'ores et déjà un scénario biogéographique en l'absence d'une étude phylogénétique complète de la famille, nous pensons utile de faire part de nos premières impressions et de nos hypothèses sur les origines possibles des taxa présents dans cette région.

Les formes endémiques malgaches regroupées sous le sous-genre *Amaecylius* montrent d'étroites affinités avec les espèces africaines. Elles se révèlent également très proches entre elles et d'une étude systématique difficile. L'étude détaillée de la morphologie externe et interne des espèces du sous-genre (Huchet, sous presse) suggère que le peuplement a dû se faire à partir de deux origines distinctes, probablement à des époques sensiblement différentes et relativement récentes (Pliocène ou Plio-Pléistocène ?). L'hypothèse que l'espèce la plus septentrionale, *T. (A.) macleayi* n. sp. (Majunga) soit un vicariant malgache de l'espèce somalienne *T. (A.) patrizii* Boucomont n'est pas à écarter.

T. (A.) mahafalensis Paulian et *T. (A.) pauliani* n. sp. présentent plusieurs caractères communs (taille et proportions globales, conformation de la partie apicale du lobe médian...) et l'hypothèse que ces deux espèces soient issues d'une origine commune nous semble pour l'instant la plus vraisemblable. Cependant, l'origine géographique de l'hypothétique élément fondateur africain pose davantage de problèmes. Nous pensions initialement que *T. (A.) mahafalensis* et *T. (A.) pauliani* s'étaient différenciés à partir d'une forme ancestrale de l'espèce kényane *T. (A.) laevicollis* Arrow (vicariance), de part et d'autre du canal de Mozambique. Ces trois espèces se révèlent en effet morphologiquement très proches, suggérant une étroite parenté. Le Muséum de Paris possède un spécimen de *T. (A.) mahafalensis* (Paulian) (loc. : Ampandrandava) vu par Arrow et déterminé comme *Chiron laevicollis* Arrow. L'étude des genitalia mâles ne soutient guère cette hypothèse initiale et, de façon assez surprenante, les caractères tirés de la partie apicale du lobe médian semblent indiquer une parenté plus étroite avec l'espèce la plus méridionale du sous-genre : *T. (A.) gravis* Péringuey, décrite du Lesotho.

Une éventuelle convergence nous semblant être exclue, l'importance phylogénétique que revêt ce dernier caractère nous conduit à émettre des réserves sur notre première hypothèse. En accord avec Jeannel (1955), nous sommes convaincu que les caractères sexuels, parce que moins sensibles à la pression sélective du milieu, sont d'excellents marqueurs des relations phylogénétiques. À cet égard, la découverte d'un spécimen mâle de l'espèce zambienne *T. (A.) rhodesianus* Arrow pourrait s'avérer déterminante.

De manière assez contradictoire, l'unique *Chiron* malgache présente quant à lui de nettes affinités orientales et se révèle morphologiquement très proche de l'espèce indienne *Chiron cylindrus* (F.). L'hypothèse que ces deux espèces soient issues d'une souche commune présente sur le bloc continental indo-malgache qui se serait différenciée lors de la séparation des plaques au Crétacé supérieur (Barron, 1987a,b) nous semble peu vraisemblable. Du fait de l'ancienneté et de la durée de cet événement, il est probable que cet isolement aurait entraîné l'apparition de biotes plus ou moins fortement différenciés montrant des caractères morphologiques plus marqués. Cette assertion est toutefois purement hypothétique, puisque nous n'avons aucune information sur le taux de mutation de ces espèces. De même, l'éventualité d'une convergence (ou réversion) de caractères n'est pas à écarter.

À l'encontre du continent africain où la famille s'est davantage diversifiée (3 genres et plus de 20 espèces, toutes endémiques), le genre *Chiron*, tant à Madagascar qu'en Inde, se montre d'une extrême pauvreté spécifique. Cette constatation permet d'envisager que la présence de ce taxon dans la région orientale et malgache ne serait sans doute pas originelle mais plutôt le résultat d'une arrivée secondaire.

Comme Arrow (1936) l'a suggéré, il y a tout lieu de penser que l'origine des Chironidae soit africaine : ... *although first discovered in India, where seemingly it most abounds, as represented by the very common species C. cylindrus, the genus must be regarded as an African one, with a representative in Madagascar and with its predominant species distributed throughout a large part of Africa and extending by way of the Nile Valley into India.* Cet auteur considère cependant à tort que la plus grande partie des espèces africaines décrites à cette époque sont synonymes de *Chiron cylindrus* (F.). Nous avons montré depuis (Huchet, 2000) que cette espèce avait une distribution strictement orientale.

L'établissement de connexions terrestres au Miocène entre l'Afrique et l'Eurasie (à laquelle l'Inde appartenait déjà) a permis de nombreux flux migratoires de mammifères entre ces deux domaines (Cox, 2000) et il est logique de penser que de semblables échanges fauniques se sont produits au niveau des invertébrés. Au cours de cette même période géolo-

gique, alors que Madagascar était isolée du continent africain depuis déjà fort longtemps, des introductions d'éléments africains via le canal de Mozambique (Rongeurs, Insectivores, Lémuriens, Insectes...) sont attestées (Paulian, 1990). Dans de nombreux cas, ces taxons ont bénéficié d'un intense courant de spéciation et donné naissance à des formes endémiques souvent hautement différenciées (Scarabaeidae Helictopleurinae, Cetoniidae...). Les fortes similitudes morphologiques existant entre *Chiron hovanus* Fairmaire et les formes orientales permettraient de penser qu'elles sont peut-être issues d'une origine africaine commune, sinon apparentée, qui se serait dispersée hors du continent africain au cours du Miocène puis spécifiquement différenciée en Inde et à Madagascar. Ce scénario, purement hypothétique, serait à même de justifier les fortes affinités subsistant entre ces formes aujourd'hui géographiquement éloignées. De même, à l'encontre des espèces du genre *Theotimus*, plus ou moins étroitement localisées sur la côte occidentale, la distribution insulaire de *Chiron hovanus* (carte 4) suggère une introduction relativement ancienne. Au sujet de la faune malgache, Paulian (1952) avance des arguments qui viendraient corroborer cette hypothèse : « Les affinités dominantes sont africaines, mais une partie du fond africain, archaïque, a conservé des traits orientaux ou néotropicaux qui ont pu disparaître en Afrique même (...) »

ORIGINE DES CHIRONIDAE

Si, comme nous venons de le voir, il est possible de formuler certaines hypothèses (sujettes à réfutation ultérieure) sur l'origine historique et biogéographique des Chironidae malgaches, l'histoire spatio-temporelle globale de la famille (que nous considérons comme monophylétique) semble beaucoup plus difficile à retracer.

Le fait qu'aucune forme fossile de Chironidae ne soit actuellement connue ne permet pas de fixer un âge absolu minimum. Comme nous l'avons précédemment signalé, la famille est présente en Afrique subsaharienne (75 % des espèces), en Asie et à Madagascar. Son absence dans la région néotropicale et australienne laisse présumer que ceux-ci sont probablement apparus au plus tôt au Mésozoïque (Albien : env. 100 Ma ; Rage, 1996), à partir de l'époque où l'Afrique s'est retrouvée totalement isolée des autres éléments gondwaniens. Cette constatation suggère fortement que les Chironidae appartiendraient à une lignée d'origine africaine post-Jurassique (et non gondwanienne) qui serait apparue, puis se serait différenciée, après l'isolement de ce continent.

Du point de vue morphologique, cette famille montre incontestablement une série de caractères que l'on a coutume d'attribuer aux formes primitives de Scarabaeoidea : labre et mandibules fortement sclérifiés, non recouverts par le clypéus, édéage de type trilobé (D'Hotman et Scholtz, 1990), huit paires de stigmates fonctionnels, structure oculaire avec les ommatidies de type eucône, conformation de la partie baso-articulaire de l'aile (J. Browne, comm. pers., 2000). Cette opposition constatée entre la supposée apparition tardive du groupe et « l'archaïsme morphologique » des formes chironiennes actuelles demeure énigmatique.

À cet égard, l'utilisation combinée des résultats de l'analyse phylogénétique et des données biogéographiques permettra sans doute d'apporter quelques éléments de réponse. Cette analyse phylogénétique devra reposer aussi sur des études moléculaires.

À diverses occasions, Paulian (1956, 1990) a relevé le caractère profondément dysharmonique de la faune malgache où se juxtaposent l'absence inexplicquée de certains groupes et la diversification exubérante de quelques autres. Il souligne également une autre caractéristique singulière du peuplement insulaire malgache (1990 : 825) : « La composition des diverses familles ou groupes de genres de la faune malgache diffère toujours profondément de celle de ces mêmes unités de la faune d'Afrique continentale ». Un schéma semblable se retrouve au sujet des Chironidae dont la représentation insulaire malgache se montre radicalement différente de celle d'Afrique continentale. En Afrique, les espèces appartenant au genre *Theotimius* sont nettement minoritaires et représentent 35 % des taxa. La proportion s'élève à 75 % à Madagascar où ce genre a connu une diversification spécifique notable (ces pourcentages sont calculés en faisant abstraction des espèces appartenant au genre sud-africain *Amphiceratodon* Huchet, 2000)

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel étudié

- *Chiron hovanus* Fairmaire : 92 spécimens
- *Theotimius (Amaecylius) mahafalensis* (Paulian) : 6 spécimens
- *Theotimius (Amaecylius) macleayi* n. sp. : 1 spécimen
- *Theotimius (Amaecylius) pauliani* n. sp. : 4 spécimens

Nous avons étudié au total 104 spécimens (y compris l'ensemble du matériel type disponible), parmi lesquels nous avons découvert deux espèces inédites : *Theotimius (Amaecylius) macleayi* n. sp. et *T. (A.) pauliani* n. sp., décrites ici.

Observation des structures internes des genitalia

Après dissection, les genitalia mâles ont fait l'objet d'un traitement à la potasse (solution à 5 %) afin de faciliter l'extraction du lobe médian et/ou des pièces copulatrices du sac interne. Un procédé analogue a été utilisé pour les femelles, suivi d'une coloration au noir chlorazol selon la méthode préconisée par Carayon (1969). Les pièces anatomiques issues des dissections sont ensuite montées au DMHF. Le DMHF (diméthyl hydantoïne formaldéhyde) est une résine synthétique hydrosoluble transparente et incolore à faible indice de réfraction. De séchage rapide (elle polymérise en moins de 15 mn), elle permet d'inclure les organes disséqués (genitalia, pièces buccales, etc.) dans une goutte sur une paillette de Rhodoïd® piquée sous le spécimen (Bameul, 1990).

Étude des larves

Le matériel suivant a été étudié : 23 larves de 3^e stade de *Chiron senegalensis* (Hope et Westwood, 1845) collectées dans le sol au pourtour de mares temporaires au Sénégal (août 1996) : Richard-Toll (16° 28' N, 15° 35' W) et Dagana (16° 28' N, 15° 41' W). Ce matériel a été fixé *in situ* dans une solution de KAAD. Le KAAD de Peterson est préconisé

par Carne (1951) pour prévenir le noircissement post-mortem des larves. C'est une solution fixative composée de toluène (8 %), d'éthanol à 95° (70 %), d'acide acétique glacial (14 %) et de dioxane (8 %). Les larves sont placées vivantes dans ce mélange pendant au moins trois heures, puis rincées à l'éthanol. On peut les conserver indéfiniment dans du KAAD ou en éthanol à 70°.

Les stigmates thoraciques ont fait l'objet d'un traitement à la potasse (5 %) et d'une coloration au noir chlorazol ; la terminologie utilisée suit celles de Böving et Craighead (1931), Böving (1936), Ritche (1966), Kim et Lumaret (1988), Verdú et Galante (1997). Les photographies au microscope électronique à balayage (Hitachi S-4000 FE-SEM) ont été réalisées par Paul E. Skelley (Florida State Collection of Arthropods).

Morphologie des adultes

La terminologie employée est celle de Caveney (1986 et comm. pers., 2000) pour la structure oculaire et celle de Ritche (1969*a, b*) pour les stigmates mésothoraciques, abdominaux et l'intersegmentalium.

Abréviations morphométriques

DIT : distance inter-tuberculaire (distance inter-sommitale ou calculée à partir des milieux des tubercules) ; LAE : plus grande largeur des élytres réunis ; LAL : largeur du labre ; LAP : plus grande largeur du pronotum ; LAT : plus grande largeur de la tête ; LE : longueur des élytres ; LP : longueur du pronotum (rebord membraneux antérieur exclu) ; LT : longueur totale, mesurée du bord antérieur du clypéus jusqu'à l'apex élytral (labre, mandibules et pygidium exclus) (fig. 14, 15).

Localités malgaches et cartographie

Nos recherches sur la localisation des espèces malgaches ont été largement facilitées par l'ouvrage de Viette (1991).

La distribution géographique connue d'une espèce est représentée sur les cartes par un symbole, qui est entouré d'un carré dans le cas de la station d'où est originaire l'holotype.

Sigles employés

BMNH : The Natural History Museum (ex British Museum, Natural History), Londres
MHNG : Musée d'histoire naturelle de la ville de Genève, Suisse
MNHN : Muséum national d'Histoire naturelle, Paris
USNM : National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D. C., Etats-Unis
IRSN : Institut Royal de Sciences naturelles, Belgique