



RÉFLEXIONS SUR LE PEUPLEMENT DE LA MACARONÉSIE

par
GÉRALD LE GRAND *

ABSTRACT

A model is proposed to the composition and origin of biota of the five macaronesian archipelagoes.

RESUMO

Um modelo é proposto para explicar a composição e a origem dos povoamentos dos cinco arquipélagos da Macaronésia.

RÉSUMÉ

Un modèle est proposé pour expliquer la composition et l'origine des peuplements des cinq archipels de la Macaronésie.

A de rares exceptions près, tous les scientifiques ayant étudié une partie de la flore ou de la faune des archipels de la Macaronésie se sont intéressés aux problèmes liés au peuplement de ces îles. Notre intention est de tenter de décrire un modèle synthétique basé sur nos connaissances actuelles.

* Divisão de Ecologia Insular, Laboratório de Ecologia Aplicada, Universidade dos Açores, 9500 Ponta Delgada.

Il nous faut tout d'abord définir les limites géographiques de cette région. Le terme de Macaronésie fut introduit par le botaniste Philip Barker Webb afin de réunir les cinq archipels des Açores, Madère, Salvages, Canaries et du Cap Vert présentant de grandes affinités entre eux. Selon les auteurs, ce terme se limite aux seuls archipels ou inclus quelques enclaves continentales africaines ou de la péninsule ibérique abritant quelques espèces en commun avec les archipels. Nous limiterons notre discussion aux seules îles et nous verrons en premier leurs origines géologiques.

Actuellement tous les géologues sont d'accord pour donner une origine océanique à ces archipels. Seules les îles orientales des Canaries laissent quelques doutes. Rothe (1964) et Sauer & Rothe (1972) ont rencontré à Orzola sur l'île de Lanzarote dans des dépôts datés du miocène des œufs fossiles de ratite; mais Bravo (1970) indique des sédiments d'une épaisseur de 8 000 m entre ces îles et le continent africain. Si ces îles furent reliées au continent, il s'agit d'une époque très lointaine dont on ne retrouve plus de trace dans les peuplements biologiques actuels. Notons aussi que des restes fossilisés de tortue terrestre ont été découvert sur Tenerife (Canaries), *Geochelone burchardii*, dont l'âge a été estimé à trois millions d'années. Des restes de *Mus musculus* furent trouvés par Pieper (1981) à Madère et un rat, *Canaryomys bravoi*, sur Tenerife (Crusafont Pairo & Petter 1964).

L'Atlantide dont ces archipels seraient les derniers vestiges a fait couler beaucoup d'encre. Ce continent disparu aurait existé au moment de la formation de l'Atlantique durant le mésoïque jusqu'au crétacé (il y a 100 millions d'années). On a aussi impliqué l'existence d'un plus grand nombre d'îles aujourd'hui disparues entre les archipels et près des continents. L'idée de l'Atlantique est aujourd'hui complètement abandonnée; aucun résultat géologique ou biogéographique ne confirmant son existence. L'étude des cartes bathymétriques montre l'existence de hauts-fonds qui ont du être émergés

durant les dernières glaciations (voir par ex. fig. 9 in Dillon & Sougy 1974). Evidemment il nous est impossible de connaître les dimensions qu'ont eu ces îles; l'existence de fosses abyssales profondes indique qu'elles ont du être de faibles dimensions ou qu'elles ont été détruites très rapidement et de toutes les façons isolées des masses continentales.

Les roches les plus anciennes rencontrées dans la Macaronésie sont sédimentaires et datent d'environ 80 millions d'année (Rothe 1968). Le volcanisme semble avoir débuté il y a 35 millions d'année dans les Canaries et continue de nos jours. Il serait intéressant de connaître la position et la constitution de ces archipels au cours de la formation de l'Atlantique qui a commencé il y a 180 millions d'année en relation avec la tectonique atlantique et émettre des perspectives à long terme.

Nous sommes encore à l'ère des hypothèses dans ce domaine et en ce qui concerne les peuplements biologiques de ces îles, la géologie ne peut certainement pas à elle seule les expliquer.

Afin d'illustrer notre discussion nous passerons très rapidement en revue l'origine biogéographique de certains groupes du peuplement actuel des Açores avec quelques exemples des autres archipels.

Les thysanoures et machilidés sont soit européens soit très récents (Wygodzinsky 1962). Parmi les six espèces de neuroptères (Tjeder 1963) cinq sont holarctiques (introduites?) et une endémique d'origine atlantique, *Hemerobius azoricus*. Sur les cinq espèces recensées de copépodes cyclopidés (Lindberg 1962), trois sont cosmopolites, une d'origine européenne et la dernière des régions arides de l'Eurasie et d'Afrique. Parmi les nematocère chironomides des Açores (20 sp.) et de Madère (15 sp.), soit 27 espèces connues (Freeman 1959), 70 % sont européennes. Sur les sept espèces d'amphipodes terrestres (Dahl 1967), trois sont endémiques de la Macaronésie, trois sont d'origine w-européenne ou nord-africaine et une cosmopolite. Parmi les 27 espèces de dermaptères connues de la Macaronésie (Brindle 1969), 14 sont endémiques, 6 cosmopolites et une d'origine

w-paléarctique; les endémiques de Madère ont des affinités avec les espèces montagnardes d'Europe et d'Asie occidentale alors que celles des Canaries ont des affinités avec les espèces des régions basses tempérées et des montagnes tropicales. Les affinités des espèces açoriennes et madériennes de thysanoptère (Strassen 1973, 1977) sont nord européennes avec 40 à 45 % d'espèces introduites récemment. Les coléoptères (Lindroth 1960) des Açores ont des affinités européo-atlantiques, ceux de Madère et des Canaries ont des affinités méditerranéennes et africaines et pour ceux du Cap Vert, 17 % sont d'origine africaine et pour quelques unes méditerranéenne. Par exemple chez les 32 espèces de Carabidés connues des Canaries, 7 sont endémiques et de 11 à 17 ont été introduites récemment. Sur les 88 espèces connues de Madère 43 sont considérées endémiques. Parmi les 12 espèces de lamellicornes recensés pour les Açores (Landin 1960) 2 sont d'origine méditerranéenne, 3 cosmopolites, une d'affinité N.W-européenne et 5 introduites récemment.

Nous pourrions ainsi multiplier les exemples, nous renvoyons le lecteur aux articles parus dans le Boletim do Museu Municipal do Funchal ou Bramwell (1976) et Baez (1982).

Que peut-on conclure de ces inventaires.

Les archipels de Macaronésie possèdent très peu d'espèces. Celles-ci sont souvent «banales» avec une affinité européenne ou africaine. Pour l'archipel le plus nordique (Açores) l'affinité est principalement atlantique ou nord-européenne; pour les archipels médians (Madère et Canaries) l'affinité est méditerranéenne et nord-africaine et pour les îles du Cap Vert l'affinité est essentiellement africaine avec un élément paléarctique faiblement représenté. L'élément néarctique est pratiquement inexistant. L'endémisme est très variable selon les taxons et les archipels, atteignant en moyenne 10 à 20 % mais s'élevant à 75 % chez les dermoptères, 70 % chez les tricoptères et 65 % chez les coléoptères des Canaries. L'élément macaronésien est peu important tout comme l'élément paléoendémique. Il existe peu de radiation et de vicariance au sein des archipels. Bramwell

(1976, p. 227) donne une liste des espèces végétales relictées retrouvées sous forme fossilisée sur les continents mais remarquons que la plupart des espèces de ces gisements continentaux n'ont jamais été rencontrées dans la Macaronésie.

Il nous a paru aussi intéressant de quantifier l'affinité entre les différents archipels. Nous prendrons l'exemple de la flore vasculaire et de l'avifaune terrestre. (Tableau 1 et Figure 1).

TABLEAU 1

Nombre d'espèces en commun entre les différents archipels de la Macaronésie (moitié gauche inférieure) et degrés de similitude (indice de SØRENSEN — moitié droite supérieure).						
Plantes vasculaires (sources: Sunding 1979, Eriksson et al. 1979)						
		Açores	Madère	Salvages	Canaries	Cap-Vert
Açores	843 sp	—	56	10	37	17
Madère	1141 sp	551	—	11	49	20
Salvages	87 sp	44	70	—	8	9
Canaries	1860 sp	499	735	76	—	18
Cap-Vert	650 sp	124	181	33	229	—
Avifaune terrestre (Le Grand, 1984)						
		Açores	Madère	Salvages	Canaries	Cap-Vert
Açores	20 sp	—	61	9	45	26
Madère	29 sp	15	—	19	66	37
Salvages	3 sp	1	3	—	12	14
Canaries	47 sp	15	25	3	—	31
Cap-Vert	25 sp	6	10	2	11	—

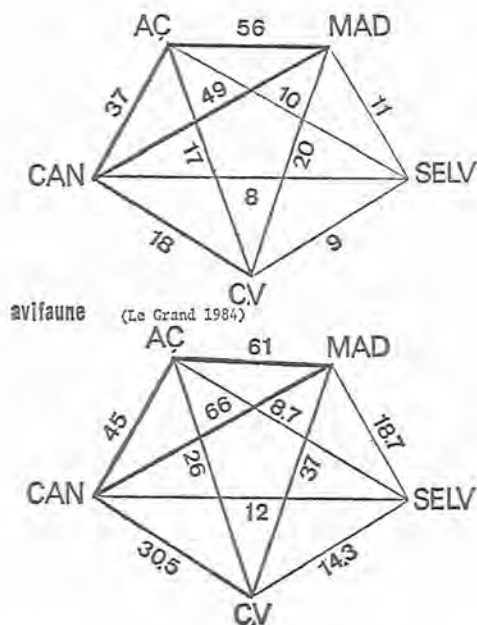


Fig. 1 — DEGRÉS DE SIMILITUDE BIOLOGIQUE ENTRE LES ARCHIPELS DE MACARONÉSIE

flore (Sunding 1979, Eriksson et al. 1979).

— Endémiques avec une affinité pour les organismes des montagnes africaines ou avec ceux de l'Afrique du sud. Le meilleur exemple est la fleur nationale des Canaries: *Canarina canariensis*.

— Enfin quelques endémiques ont des affinités avec l'Asie orientale ou même l'Australie comme par exemple *Apollonias* ou *Piconia* (*azorica* et *excelza*); ces derniers sont séparés de 19 000 km de leur plus proche relatif. Les endémiques montrant une affinité américaine sont rares mais représentés sur les quatre archipels principaux.

Il est donc évident que même en tenant compte de l'élément endémique, l'affinité des peuplements de la Macaronésie est principalement méditerranéenne avec une tendance atlantique (ou nord-européenne) pour les archipels septentrionaux et une tendance africaine pour les archipels méridionaux.

Les aires disjointes de répartition sont généralement expliquées par la disparition des relatifs dans l'intervalle géographique. De nombreux exemples pour la Macaronésie sont donnés par Meusel (1965), Sunding (1970, 1972) ou Bramwell (1972, 1976). Mais certaines de ces aires disjointes doivent être le résultat de la dispersion océanique passive ou assistée (radeaux, oiseaux ...). Un fait généralement reconnu est l'affinité de l'élément endémique avec les écosystèmes de la fin du Tertiaire qui occupaient la région de la mer Téthys en Europe et Afrique du Nord (Meusel 1952, Tahktajan 1969) aujourd'hui complètement disparus sauf en de rares enclaves appauvries sur la façade atlantique de la péninsule ibérique et de l'Afrique du nord. A ce propos il est intéressant de remarquer que des études récentes ont prouvées que la Méditerranée n'a pas toujours existée et que cycliquement elle fut asséchée (Gore 1982) offrant à cette flore (et faune) un vaste territoire sans interruption. Les essences botaniques dominantes de la «laurisilve» actuelle de la Macaronésie étaient très largeemnt répandues en Europe du sud et en Afrique du nord. C'est donc sans doute à cette

Il ressort de ces deux exemples que les trois archipels septentrionaux (Açores, Madère et Canaries) ont des peuplements très similaires; entre 65 et 75 % des espèces des Açores se retrouvent à Madère et entre 64 et 86 % des espèces de Madère se retrouvent aux Canaries. Dans le cas des Salvages, la faible superficie de ces îlots, leur climat relativement aride et la grande pauvreté en biotopes se traduisent par des indices de similitude très faibles. Le peuplement de cet archipel est constitué par des espèces communes aux deux archipels voisins. Pour les îles du Cap-Vert 20 % de la flore et 30 % de l'avifaune sont communs aux archipels nordiques ce qui justifie pleinement leur inclusion dans la Macaronésie. Cet archipel accueille un important élément africain pratiquement absent des autres archipels.

Donc malgré un endémisme assez fort, du moins pour certains taxons, il existe bien une région biogéographique individualisée ayant de fort degrés de similitude entre ses constituants. Comme nous l'avons vu plus haut cette similitude est principalement due à l'élément récent des peuplements, nous analyserons rapidement l'élément ancien dont dérive la plupart des endémiques.

Nous pouvons classer l'élément endémique en fonction des affinités de ses constituants :

— Endémiques d'affinité méditerranéenne auquel appartient la majorité des endémiques de Madère et des Canaries comme par exemple *Echium* et *Sonchus* bien connues pour leur diversification dans ces archipels.

— Endémiques d'affinité atlantique comprenant un grand nombre de fougères et d'espèces forestières. Ce groupe est mieux représenté dans les archipels septentrionaux (Açores et Madère).

— Endémiques avec une affinité pour les organismes des régions sèches de l'Afrique du Nord; principalement représentés dans les Canaries et les îles du Cap-Vert.

époque que les archipels furent colonisés par cet élément souvent traité de relict (Laurier, Pigeons, ...). Durant le Tertiaire les variations climatiques furent importantes. Par exemple l'étude des dépôts de sable de la pointe de São Lourenço à Madère (Ziechen 1981) montre l'existence d'une succession rapide de périodes humides et de périodes sèches.

Que faut-il conclure de toutes ces informations. Les opinions diffèrent selon les auteurs et nous n'apporterons que notre réflexion personnelle à ce sujet. Un fait certain est que les archipels de la Macaronésie existaient déjà lorsque la «laurisilve» * (ou son équivalent) recouvrait une grande partie de l'Europe et de l'Afrique du Nord (l'actuel Sahara compris). Si l'on tient compte de l'insularité, la Macaronésie a été colonisée par un faible nombre d'espèce ayant de bonnes aptitudes à la dispersion (passive ou non). Le hasard des colonisations et l'évolution sur place des communautés font que la flore et la faune des îles de cette époque aient été très différentes les unes des autres et qu'un faible reflet de celles des continents voisins. Avec les perturbations du Tertiaire (glaciation, assèchement de la Méditerranée, changement dans les circulations atmosphériques ou marine atlantique, ...) chacun des archipels a évolué en vase clos recevant de nouveaux immigrants (nordiques en période froide, tropicaux en période chaude) et expérimentant des extinctions d'espèce. Il n'est pas impossible qu'il y ait eu aussi des échanges entre les archipels. La majorité des immigrants récents (n'ayant pas ou très peu évolués sur les îles) ont des affinités avec les communautés actuelles de la zone méditerranéenne. Les archipels des latitudes extrêmes ont subi les plus fortes modifications écologiques. Les Açores par leur position nordique sont aujourd'hui habitées par une forte proportion d'espèces atlantiques ou nord-

* Par commodité nous utilisons le terme de laurisilve (*sensu lato*) pour désigner la forêt tertiaire qui était une forêt subtropicale humide.

européennes alors que les îles du Cap-Vert sont dominées par l'élément africain. Ceci expliquerait en partie les différences observées dans les taux d'endémisme des différents archipels. Les Açores auraient subi les plus fortes perturbations montrant des communautés relativement récentes (l'isolation et le volcanisme très récent de cet archipel ont sans doute aussi contribué à cette caractéristique), à l'opposé les îles du Cap-Vert ont sans doute toujours possédées une zone côtière sèche permettant l'évolution d'un élément endémique lié à ces milieux alors que l'endémisme est actuellement très faible dans les milieux plus humides de l'intérieur des terres. Les communautés de ces milieux humides cap-verdiens ont du expérimenter des réductions importantes de leur superficie au cours des variations climatiques entraînant des extinctions en masse. Les archipels centraux, en particulier les Canaries, grâce à la présence d'îles hautes de grande superficie ont sans doute toujours abrités des écosystèmes de superficie suffisante permettant leur pérennité depuis la fin du Tertiaire.

Pour plus de clarté nous décrirons un modèle pour le peuplement de la Macaronésie.

D'origine océanique datant du tertiaire, les archipels de la Macaronésie furent colonisés par la flore (et faune) existant à cette période, que nous avons dénommée par commodité laurisilve, en obéissant aux caractéristiques de l'insularité. Les archipels les plus éloignés (ou les plus petits) étant les plus pauvres en espèce. Lors des grandes perturbations climatiques cette laurisilve a pratiquement entièrement disparue des masses continentales subsistant dans les archipels de la Macaronésie sous une forme insulaire propre à chacun. Lors des périodes froides, les archipels centraux et méridionaux gardaient le plus grand potentiel pour la survivance de cet élément et lors des réchauffement, les archipels centraux et nordiques devenaient les plus favorables. Pour l'élément ancien les archipels de Madère et des Canaries posséderaient donc les communautés les plus riches et les plus évoluées. Les Açores par leur éloigne-

ment et leur position septentrionale ne présenteraient qu'un facies froid et appauvri de ces communautés. Les îles du Cap-Vert à l'opposé n'abriteraient qu'un facies chaud et sec.

En dehors de cette forêt subtropicale humide, un autre type d'écosystèmes mérite une mention particulière, ce sont les zones sèches côtières. Ce type, absent des Açores, ne se rencontre que sous forme de traces à Madère (Ponta de S. Lourenço, Desertas et Porto Santo). Bien développé aux Canaries, il atteint son développement le plus important aux îles du Cap-Vert avec un niveau d'endémisme élevé.

Il nous faut aussi parler des communautés montagnardes de type alpin. Climatiquement présente aux Açores, cette zone n'y possède aucun écosystème différencié peut-être à cause de l'âge excessivement récent (10 000 ans) de cette zone et de l'isolement de l'archipel. Nous devinons seulement sa présence sur Madère par l'apparition de quelques espèces mais pas de véritable communautés. Son meilleur développement se rencontre aux Canaries (Tenerife) avec un écosystème bien individualisé. En raison de la sécheresse actuelle, même la laurisilve a disparu des îles de Cap-Vert et seuls subsistent quelques espèces témoins. Les pinèdes endémiques des Canaries constituent un cas particulier. Elles ne forment pas vraiment un étage de végétation mais plutôt un facies particulier.

De nos jours l'archipel des Açores présente les meilleurs potentialités de développement pour la laurisilve mais du fait de certains événements (disparition du pool d'immigration, variations climatiques et récemment réduction considérable des zones favorables), elle n'y est représentée que par une communauté pauvre en espèce et très sensible à l'invasion de nouvelles espèces. Les communautés des zones sèches et des zones alpines n'y sont pas représentées.

La laurisilve est bien représentée sur l'île de Madère, les communautés des zones sèches sont peu étendues dans les zones marginales sauf sur les îles et îlots bas.

Aux Canaries, la laurisilve est de nos jours très localisée et, dans certaines zones écologiquement en sursis. La zone

alpine est bien différenciée et les zones sèches bien représentées aux basses altitudes et dans les îles orientales ayant eu la possibilité de développer un véritable écosystème endémique.

Aux îles du Cap-Vert seules les zones sèches sont représentées par des écosystèmes bien différenciés.

L'élément récent, pour la plupart introduit par l'homme, provient principalement de la péninsule ibérique ou de pays ayant des affinités bioclimatiques avec ces archipels. Cet élément devient dominant sur la plupart des îles et n'a que peu d'intérêt du point de vue biogéographique.

Ces modèles, forcément grossier, pourrait servir de trame à un programme interdisciplinaire et international. Les recherches sur les îles sont trop souvent biaisées par le chauvinisme et la propre insularité des scientifiques.

RÉFÉRENCES

- BAEZ, M. (1982) — Consideraciones sobre las características zoogeográficas de la fauna de Canarias. Inst. Est. Canarias. CECEL 50 aniversario : 22-69.
- BRAMWELL, D. (1972) — Endemism in the flora of the Canary Islands. in *Taxonomy, Phytogeography and Evolution* (D. H. Valentine Ed.) : 141-159 — Academic Press. London & N. York.
- (1976) — The endemic flora of the Canary islands. in *Biogeography and ecology in the Canary islands* (G. Kunkel Ed.) : 207-240. Monogr. Biol. 30. Junk — The Hague.
- BRAVO, T. (1970) — La situación de Canarias en la tectónica atlántica. Univ. La Laguna. Sec. de publicaciones.
- BRINDLE, A. (1969) — The dermaptera of the Azores. Bol. Mus. Muni. Funchal 23 (103) : 5-24.
- CRUSAFONT PAIRO, M. & PETTER (1964) — *Mammalia* 28 : 607-712.
- DAHL, E. (1967) — Land Amphipods from the Azores and Madeira. Bol. Muni. Funchal 21 (96) : 8-23.
- DILLON, W. P. & SOUGY, J. M. A. (1974) — Geology of west Africa and Canary and Cape Verde. In Nairn, A. E. M. & Stehli, F. G. (Ed.) *The Ocean basins and margins*. Plenum Press. New York : 315-367.
- ERIKSSON, O.; A. HENSEN & P. SUNDING (1979) — *Flora of Macaronesia* — checklist of vascular plants. Oslo. revised edition.
- FREEMAN, P. (1959) — Chironomidae (Diptera, Nematocera) from the Azores and Madeira. Bol. Mus. Muni. Funchal 12 (29) : 5-15.
- GORE, R. (1982) — The Mediterranean, Sea of man's fate. Nat. Geo. Mg. 162 (6) : 694-738.

- LANDIN, B. O. (1960) — The Lamellicorn-Beetles of the Azores with some Reflexions on the Classification of certain Aphodiini. Bol. Mus. Muni. Funchal 13 (32) : 49-81.
- LE GRAND, G. (1984) — Ornithologie et conservation aux Açores. Tese de doutoramento. Universidade dos Açores.
- LINDBERG, K. (1962) — Cyclopides (Crustacés copépodes) des Açores. Bol. Mus. Muni. Funchal 15 (51) : 5-19.
- LINDROTH, C. H. (1960) — The Groud-Beetles of the Azores. Bol. Mus. Muni. Funchal 13 (31) : 5-48.
- MEUSEL, H. (1952) — Über Wuschformen, Verbreitung und Phylogenie einige mediterran-mitteuropaischen Angiospermen-Gattungen. Flora 139 : 333-393.
- (1965) — Die Reliktvegetation der Kanarischen Inseln in ihren Beziehungen zur Sud- und mitteleuropaischen Flora. in Gesammelte Vorträge über modern Probleme der Abstrammungslehre 1 (M. Gersch Ed.) : 117-136. Jena.
- PIEPER, H. (1981) — Ein subfossiles vorkommen der Hausmaus auf Madeira. Bocagiana, Mus. Muni. Funchal 59 : 3 p.
- ROTHER, P. (1964) — Fossile Strausseneier auf Lanzarote. Natur und Museum 94 : 175-178.
- (1968) — Mesozoische Flysh-Ablagerungen auf der Kanarien insel Fuerteventura. Geol. Rundschau 58 : 314-332.
- SAUER, E. G. & P. ROTHE (1972) — Ratite eggshells from Lanzarote, Canary Islands. Science 176 : 43-45.
- STRASSEN, R. zur (1973) — Zur Faunistik und Zoogeographie der Thysanopteren-Fauna der Azoren im Mittel-Atlantik. Bol. Mus. Muni. Funchal 27 (117) : 26-50.
- (1977) — Internationales Forschungsprojekt Makaronesischer Raum. Studies der Fransenfluger auf den Madeira-Inseln im Atlantik nebst Daten zur Abundanz und Faunistik (Insecta: Thysanoptera). Bol. Mus. Muni. Funchal 31 (134) : 5-78.

GÉRALD LE GRAND

- SUNDING, P. (1970) — Elementer i Kanariyenes flora, og teorien til forklaring av floraens opprinnelse. *Blyttia* 28 : 229-259.
- (1972) — The vegetation of Gran Canaria. *Skr. Norske vid. Akad. Oslo I- Matem.-neturv Kl.n.s.* 29 : 1-186.
- (1979) — Origine of the Macaronesian Flora. in *Plants and Islands* (Bramwell Ed.) : 13-40. Academic Press. London & N. York.
- TAHKJAN, A. (1969) — Flowering Plants. Smithsonian Inst. Press. Washington D.C.
- TJEDER, B. (1963) — On the Neuroptera of the Azores. *Bol. Mus. Muni. Funchal* 17 (26) : 5-9.
- WYGODZINSKY, P. (1962) — On some Thysanura and Machilida from the Azores. *Bol. Mus. Muni. Funchal* 16 (55) : 28-32.
- ZIEHEN, W. (1981) — The Sandpatch of Ponta de São Lourenço, Madeira. *Bocagiana, Mus. Muni. Funchal* 57 : 14 p.

