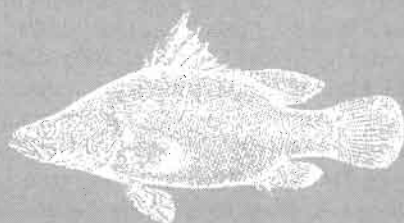


Biogéographie
*et mise en place des
faunes ichthyologiques
actuelles*.....



Les faunes ichthyologiques se sont mises en place et ont évolué en fonction de l'histoire des systèmes aquatiques qu'elles occupent. À diverses échelles de temps, certains bassins ont pu être colonisés à partir d'autres bassins, et ces colonisations ont parfois été suivies d'extinctions sélectives résultant des événements climatiques et (ou) géologiques. En effet, l'existence et la pérennité des habitats aquatiques dépendent de deux facteurs principaux : leur morphologie qui peut être modifiée sur le long terme par l'érosion ou la tectonique ; leur budget hydrologique qui dépend des précipitations, de l'évaporation et de l'infiltration, et pour lequel de légères modifications peuvent mener, à court ou moyen terme, à l'assèchement ou au contraire à l'expansion du milieu aquatique considéré, selon la forme du bassin. Simultanément, certaines espèces ont pu donner naissance à d'autres espèces, et ces phénomènes de spéciation expliquent souvent la présence de foyers d'endémisme.

La biogéographie est la discipline qui cherche à expliquer la répartition des organismes et les relations entre les aires de distribution des différentes espèces, en essayant de reconstituer la séquence des événements qui ont conduit à la situation actuelle. Il s'agit d'établir des relations entre la mise en place des faunes et l'histoire spatio-temporelle des milieux. Les scientifiques ont besoin pour cela d'établir des inventaires, les plus exhaustifs possible, dans différentes régions.

Comment les poissons se dispersent-ils ?

Étant donné que la grande majorité des poissons ne supporte pas l'exondation, c'est grâce à l'existence de communications entre bassins que la colonisation de nouveaux habitats pourra se faire. Même si les réseaux hydrographiques sont actuellement isolés, ces communications ont pu exister dans le passé, permettant les échanges faunistiques.

| | | | | | | | | | | |
|------------------------|-------------|---------------------------|------------|----------|----------|-------------|----------------------------|-------|------------|---------|
| Époque | | Cambrien | Ordovicien | Silurien | Dévonien | Carbonifère | Permien | Trias | Jurassique | Crétacé |
| Période | | | | | | | | | | |
| Ère | Précambrien | Paléozoïque (ex-Primaire) | | | | | Mésozoïque (ex-Secondaire) | | | |
| 10 ^e années | 3800 → 570 | → 500 | → 440 | → 410 | → 365 | → 290 | → 245 | → 210 | → 140 | → 65 |

LES COMMUNICATIONS ENTRE BASSINS

La grande similitude entre les faunes du Nil et du bassin du Tchad est sans aucun doute le résultat de relations qui ont existé entre ces deux bassins lors d'une période humide que l'on a des difficultés à dater (LÉVÊQUE, 1997 a). En revanche, une connexion entre le bassin du Tchad et celui du Niger existe encore à l'heure actuelle : en période de crue, une partie des eaux du Logone, affluent du Chari, se déverse vers l'ouest dans la dépression du Mayo-Kebi qui franchit les chutes Gauthiot et se jette dans la Bénoué, affluent du Niger.

L'érosion régressive qui a entraîné la capture de certains cours d'eau fut probablement le moyen d'échange interbassin le plus important pour les poissons du groupe « primaire ». Il y a effectivement un certain nombre d'exemples connus de captures de rivières en Afrique mais ce phénomène, qui n'a pas toujours laissé de traces identifiables, a dû être assez fréquent. La boucle du Baoulé, affluent du Sénégal au Mali, résulte ainsi d'une capture du Baoulé, qui était autrefois un affluent du Niger, par un petit affluent du Bakoye, lui-même tributaire du Sénégal (MICHEL, 1973). L'histoire du Zambèze est particulièrement complexe, marquée par de nombreuses modifications du cours ainsi que par des captures qui sont à l'origine du bassin actuel (SKELTON, 1994 ; THOMAS et SHAW, 1988).

Certaines espèces de poissons ont eu également la possibilité de coloniser d'autres bassins par les connexions qui peuvent s'établir au niveau des estuaires. Comme le note SYDENHAM (1977), la rivière Ogun est reliée au Niger par un réseau tenu de lagunes qui s'étend du Bénin au delta du Niger. Lorsque plusieurs rivières se jettent dans des lagunes fermées, comme c'est le cas sur la côte ouest-africaine, la forte dessalure temporaire en période de crue permet des échanges d'espèces par ailleurs intolérantes à l'eau de mer.

AUTRES MODES DE DISPERSION

La distribution de quelques espèces peut aussi s'expliquer par les variations du niveau de la mer qui ont entraîné des modifications des zones côtières. L'île de Fernando Poo, maintenant séparée du continent par un bras de mer de 60m de profondeur, abrite par exemple une faune identique, bien qu'appauvrie, à celle du continent qui lui fait face. Il y a 18 000 ans, lorsque le niveau de la mer était à 110 m en dessous du niveau actuel, il y avait vraisemblablement communication des réseaux hydrologiques, et la faune actuelle a été isolée lors de la remontée du niveau de la mer (THYS VAN DEN AUDENAERDE, 1967).

Il a été suggéré à diverses reprises que les oiseaux et les mammifères pouvaient transporter des poissons d'un point à un autre, sans que cela soit réellement prouvé. Néanmoins, les œufs de résistance de certains Cyprinodontidae habitant les mares temporaires peuvent probablement être transportés par différents animaux (oiseaux, mammifères), accrochés aux pattes, au pelage ou au plumage. De même, certains cas de transport de poissons ont été constatés lors de tornades ; c'est ce que l'on appelle les « pluies de poissons ».

| | | | | | | | |
|------------|--------|-----------|---------|----------|-------------|----------|--|
| Paléocène | Éocène | Oligocène | Miocène | Pliocène | Pléistocène | Holocène | Époque Période Ère 10 ^e années |
| Tertiaire | | | | | Quaternaire | | |
| Cénozoïque | | | | | | | |
| → 55 | → 38 | → 25 | → 5 | → 2 | → 0,01 | | |

LE RÔLE DES CHUTES COMME BARRIÈRE À LA COLONISATION

Selon leur importance, les chutes d'eau peuvent constituer des barrières infranchissables pour les poissons, de telle sorte que des populations isolées en amont restent à l'abri d'éventuels compétiteurs. Cette situation peut expliquer l'existence d'espèces endémiques dans les hauts cours, comme l'a montré DAGET (1962 b) pour certains cours d'eau de Guinée. Les chutes permettent le passage des espèces dans le sens amont-aval, mais pas en sens inverse (tabl. XIII). Un autre exemple est celui des chutes Gauthiot sur le Mayo-Kebi, qui relie le bassin du Tchad au bassin du Niger. Dans ce cas, toutes les espèces du Logone sont présentes dans la Bénoué et il n'existe aucune espèce endémique dans le bassin du Tchad. En revanche, des espèces du Niger (*Cromeria nilotica*, *Arius gigas*, *Synodontis ocellifer*, *Citharidium ansorgii*, etc.) qui sont présentes dans la Bénoué n'ont jamais été observées dans le bassin du Tchad car elles n'ont pu franchir les chutes Gauthiot (DAGET, 1988 a). Une situation comparable s'observe avec les Rapides de Murchinson sur la rivière Shire, reliant le lac Malawi au Zambèze, qui empêchent les espèces du cours inférieur du Zambèze de remonter dans le lac Malawi (BANISTER et CLARKE, 1980).

TABEAU XIII

Nombre d'espèces présentes en amont et en aval des chutes dans les hauts bassins du Niger (Tinkisso) et du Sénégal (Bafing) dans le Fouta Djallon en Guinée (d'après DAGET, 1962 b).

| | Tinkisso aval | Tinkisso amont | Bafing aval | Bafing amont |
|------------------|------------------|-------------------|----------------|-----------------|
| Mormyridae | 1 | 0 | 1 | 0 |
| Characidae | 1 | 0 | | |
| Distichodontidae | 3 | 0 | | |
| Cyprinidae | 6 | 3 | 11 | 10 |
| Bagridae | 1 | 0 | | |
| Schilbeidae | 1 | 0 | | |
| Amphiliidae | 0 | 1 | 2 | 1 |
| Clariidae | 0 | 0 | 2 | 0 |
| Mochokidae | 2 | 2 | 2 | 0 |
| Cyprinodontidae | 2 | 1 | 3 | 2 |
| Cichlidae | 2 | 1 | 3 | 1 |
| Eleotridae | | | 2 | 2 |
| Total | 19 | 8 | 26 | 16 |

| Époque | Paléozoïque (ex-Primaire) | | | | | | Mésozoïque (ex-Secondaire) | | | |
|------------------------|---------------------------|------------|----------|----------|-------------|---------|----------------------------|------------|---------|------|
| Période | Cambrien | Ordovicien | Silurien | Dévonien | Carbonifère | Permien | Trias | Jurassique | Crétacé | |
| Ère | Précambrien | | | | | | | | | |
| 10 ^e années | 3800 → 570 | → 500 | → 440 | → 410 | → 365 | → 290 | → 245 | → 210 | → 140 | → 65 |

Que nous apprennent les fossiles ?

Les restes fossiles de poissons africains sont peu nombreux et inégalement répartis géographiquement (beaucoup de renseignements proviennent de la vallée du Nil). L'information que l'on peut en tirer pour l'étude de l'évolution et de la distribution des espèces est donc réduite, d'autant que l'identification des restes fossiles ne dépasse pas en général le niveau du genre.

Quelques résultats importants méritent cependant d'être soulignés. En particulier, les plus anciens fossiles trouvés appartiennent aux genres *Protopterus* et *Polypterus* considérés comme très anciens. D'autre part, des restes fossiles de *Lates* ont été trouvés dans des sédiments appartenant aux bassins des lacs Victoria et Édouard, où l'espèce n'était plus présente jusqu'à sa réintroduction récente.

Les Characidae africains ont également fourni quelques fossiles dont la plupart ont été retrouvés dans les étages de la fin du Tertiaire (Miocène, Pliocène) ou du début du Quaternaire (Pléistocène supérieur) (WHITE, 1937 ; GREENWOOD, 1972 ; GREENWOOD et HOWES, 1975). Mais on a retrouvé en France, dans des gisements du Tertiaire ancien (Éocène) du bassin de Paris et du Languedoc, quelques dents anciennes rapportées au genre *Alestes s. lat.* (CAPPETTA *et al.*, 1972), ce qui laisse donc supposer qu'une faune tropicale a pu exister sous cette latitude à cette époque. En ce qui concerne le groupe des Characidae, on peut estimer, bien qu'il n'y ait pas de restes fossiles, qu'au Mésozoïque existaient deux sous-familles, les Characinae (*Alestes junneri*) et les Sarrasalminae (*Sindacharax deserti*, *S. lepersonnei*). Ces derniers se sont éteints assez rapidement alors que les Characinae ont continué d'évoluer pour donner, entre autres, les genres actuels, *Alestes* et *Brycinus* (PAUGY, 1986).

Scénario biogéographique pour l'Afrique nord-tropicale

Au début du Miocène, il y a environ 20 millions d'années, les barrières géographiques entre les systèmes aquatiques étaient moins importantes qu'aujourd'hui et une ichthyofaune assez uniforme occupait l'Afrique tropicale et subtropicale. Le climat était probablement humide et les forêts s'étendaient du golfe de Guinée jusqu'à l'emplacement de la Méditerranée actuelle. Quelques taxons largement distribués en Afrique tropicale sont probablement des témoins de cette période où les interconnexions entre bassins hydrographiques étaient sans doute plus importantes : *Schilbe mystus*, *Clarias gariepinus*, *Hydrocynus vittatus*, *Brycinus macrolepidotus*, *Hepsetus odoe*, *Tilapia zillii*, *Sarotherodon galilaeus*. Les événements tectoniques de la période miocène et les grandes fluctuations climatiques du Pléistocène ont profondément altéré les bassins hydrographiques du début du Miocène. L'un des événements majeurs fut la formation des deux vallées du Rift il y a environ 15 millions d'années, qui a provoqué

| | | | | | | | |
|------------|--------|-----------|---------|----------|-------------|----------|--|
| Paléocène | Éocène | Oligocène | Miocène | Pliocène | Pléistocène | Holocène | Époque Période Ère 10 ⁶ années |
| Tertiaire | | | | | Quaternaire | | |
| Cénozoïque | | | | | | | |
| → 55 | → 38 | → 25 | → 5 | → 2 | → 0,01 | | |

LA THÉORIE DES ZONES REFUGES

Cette théorie a été développée initialement pour les milieux forestiers (HAFFER, 1982), puis appliquée à des organismes comme les oiseaux ou les poissons. Elle part du constat que la distribution des organismes n'est pas seulement le résultat des conditions écologiques actuelles, mais s'explique également par les changements climatiques de l'époque quaternaire, caractérisés par des alternances de périodes sèches et humides. La conséquence fut une série d'extensions et de récessions de la forêt qui, pendant les périodes arides, a été confinée dans des zones restreintes où les espèces forestières ont pu survivre. Ces zones refuges ont fonctionné comme des centres de spéciation allopatrique, à partir desquels les espèces ont pu recoloniser de nouveaux espaces

lorsque les conditions sont redevenues plus favorables. La vitesse de dispersion est variable selon les espèces et, si la dernière phase de régression n'est pas trop ancienne, une partie des espèces reste encore confinée à la zone refuge ou à son voisinage, ces zones étant alors caractérisées par un fort degré d'endémicité. Par analogie, cette théorie peut être appliquée aux organismes aquatiques, sachant que les zones refuges forestières étaient vraisemblablement des zones suffisamment humides pour que subsistent des biotopes aquatiques où les poissons pouvaient survivre. Cela n'exclut pas bien entendu que d'autres zones refuges, comme des lacs, aient pu exister en période de sécheresse pour les poissons.

l'élévation de chaînes montagneuses et l'isolement de bassins hydrographiques susceptibles de communiquer auparavant. C'est également au Miocène que des mouvements tectoniques ont entraîné la surrection du Fouta-Djalon et de la dorsale guinéenne. En outre, le Quaternaire a été une période de grande instabilité climatique marquée par de nombreux cycles de glaciation (21 cycles durant les 2,3 derniers millions d'années selon HAMILTON, 1988), qui se manifestaient par des périodes arides en Afrique, alors que les interglaciaires étaient plus humides. Le résultat fut une succession d'expansions et de régressions des systèmes aquatiques, accompagnée de phénomènes de colonisation ou d'extinction des populations de poissons (voir encadré « La théorie des zones refuges »).

Les inventaires ichtyologiques de ces populations réalisés en Afrique nord-tropicale (LÉVÊQUE *et al.*, 1989, 1991 ; PAUGY *et al.*, 1989, 1994 ; TEUGELS *et al.*, 1988, 1992) et la recherche de provinces ichtyologiques (HUGUENY et LÉVÊQUE, 1994) ont permis d'identifier trois provinces (provinces nilo-soudanienne, de haute Guinée, de basse Guinée) ainsi que deux grands ensembles de poissons (LÉVÊQUE, 1997 a) :

- ▶ les espèces qui colonisent la plupart des bassins nilo-soudaniens et qui dans leur grande majorité sont absentes du bassin du Zaïre ;
- ▶ les espèces qui sont essentiellement représentées dans les bassins côtiers de haute et de basse Guinée et qui présentent à de nombreux égards des affinités avec la faune du Zaïre.

| Époque | Paléozoïque (ex-Primaire) | | | | | | Mésozoïque (ex-Secondaire) | | | |
|------------------------|---------------------------|------------|----------|----------|-------------|---------|----------------------------|------------|---------|------|
| Période | Cambrien | Ordovicien | Silurien | Dévonien | Carbonifère | Permien | Trias | Jurassique | Crétacé | |
| Ère | Paléozoïque (ex-Primaire) | | | | | | Mésozoïque (ex-Secondaire) | | | |
| 10 ^e années | 3800 → 570 | → 500 | → 440 | → 410 | → 365 | → 290 | → 245 | → 210 | → 140 | → 65 |

La faune nilo-soudanienne actuelle trouve probablement son origine dans la faune panafricaine qui existait avant que le bassin du Zaïre ne s'isole du bassin du Tchad au cours du Pliocène (entre 2 et 5 millions d'années). Cette faune, par de nombreux aspects, est d'ailleurs assez proche de la faune zaïroise. Des échanges ont eu lieu, à une période qu'il est encore difficile de préciser, entre le Nil et le bassin tchadien dont la faune est très proche. Par ailleurs, le bassin tchadien est toujours en communication avec le Niger *via* le Mayo-Kebi. Le Niger, quant à lui, fut probablement une zone refuge qui a servi de réservoir pour la recolonisation des bassins du Sénégal, de la Gambie, du Bandama, du Sassandra et de la Comoé, de la Volta, de l'Ouémé, après de longues périodes d'aridité durant lesquelles ces fleuves étaient partiellement asséchés. Les progrès de la phylogénie moléculaire, et plus particulièrement l'analyse du polymorphisme de l'ADN mitochondrial, devraient permettre de retracer l'histoire des colonisations. Ainsi, des études sur la variabilité génétique des populations d'*Oreochromis niloticus* suggèrent que cette espèce est originaire du bassin du Nil à partir duquel elle s'est répandue en Afrique de l'Est et de l'Ouest (POUYAUD et AGNÈSE, 1995).

Les espèces des provinces de basse et de haute Guinée ont en partie une origine différente. Il est vraisemblable que les bassins côtiers de haute Guinée ont été isolés des bassins nilo-soudaniens lors de la surrection de la dorsale guinéenne et du Fouta-Djalon au cours du Miocène, et que certaines espèces sont des formes vicariantes d'espèces soudanaises. Mais il apparaît également qu'à une époque plus ou moins lointaine, il y a eu migration vers le nord d'espèces de poissons originaires du bassin du Zaïre, le long de la côte ouest-africaine où existait une frange continue de forêt humide (fig. 25). Cette colonisation des bassins côtiers qui s'est faite de proche en proche a pu avoir lieu par vagues successives, avec des périodes d'interruption ou de régression, voire d'extinction d'espèces. En particulier en période aride, la forêt a été fragmentée par des avancées de la savane, comme on peut le voir actuellement, par exemple, au niveau du Togo et du Bénin (le Dahomey Gap). La présence d'espèces communes ou très proches entre les provinces de haute et de basse Guinée, ayant des affinités avec la faune congolaise, atteste de cette origine commune. Ainsi, *Ichthyborus quadrilineatus* de haute Guinée est proche d'*I. monodi* de basse Guinée et d'*I. ornatus* du Congo. *Sarotherodon melanotheron* quant à lui a une distribution continue le long de la côte, du Zaïre au Sénégal. D'autres espèces comme *Mormyrus tapirus*, *Marcusenius mento*, *Brienomyrus brachyistius*, *Mormyrops caballus* sont présentes dans les provinces de haute et de basse Guinée, et plusieurs autres espèces s'observent de manière plus ou moins sporadique sur la côte ouest-africaine (LÉVÊQUE, 1997 a).

D'après les données palynologiques (MALEY, 1989), une partie des provinces de haute Guinée et de basse Guinée ont été des zones refuges forestières au cours des dernières périodes arides (fig. 26). Elles ont pu également constituer des zones refuges pour les poissons, ce qui pourrait expliquer la grande richesse

| | | | | | | | |
|------------|--------|-----------|---------|----------|-------------|----------|--|
| Paléocène | Éocène | Oligocène | Miocène | Pliocène | Pléistocène | Holocène | Époque Période Ère 10 ⁶ années |
| Tertiaire | | | | | Quaternaire | | |
| Cénozoïque | | | | | | | |
| → 55 | → 38 | → 25 | → 5 | → 2 | → 0,01 | | |

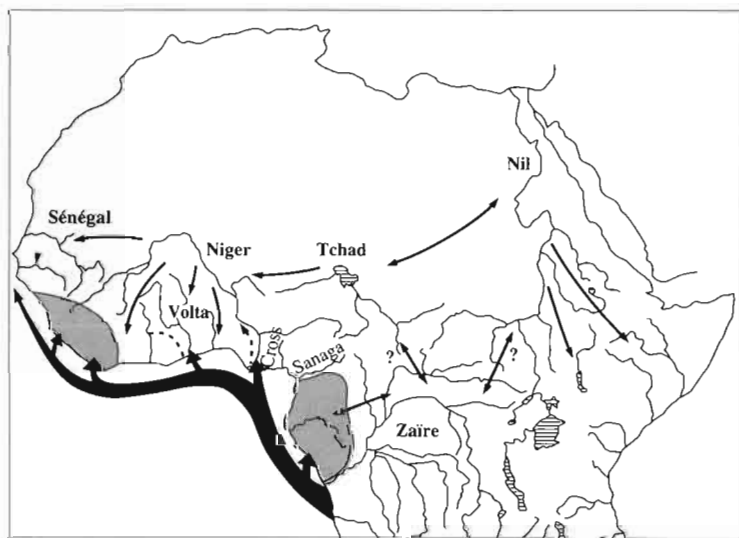
**LES POISSONS DU SAHARA :
TÉMOINS D'UN PASSÉ HUMIDE**

Plusieurs espèces de poissons tropicaux ont été récoltées dans des mares du Sahara central (LÉVÊQUE, 1990). C'est dans la région du Borkou-Ennedi-Tibesti que l'on rencontre la faune la plus variée, similaire à celle des bassins du Tchad et du Nil (*Barbus bynni occidentalis*, *Barbus macrops*, *Labeo niloticus*, *Labeo parvus*, *Raiamas senegalensis*, *Clarias gariepinus*, *Hemichromis bimaculatus*, *Sarotherodon galilaeus*, *Tilapia zillii*). Il est maintenant démontré que, durant la dernière période humide de l'Holocène, le bassin du Tchad s'étendait au pied de l'Ennedi-Tibesti dont les réseaux hydrographiques, alors fonctionnels, se jetaient dans le Tchad (TALBOT, 1980). La faune de cette région est donc un vestige de l'ichtyofaune du bassin tchadien qui s'est maintenue dans des conditions précaires, après que la situation climatique se fut dégradée. Les populations ont dû s'isoler il y a 5 000 à 6 000 ans, ce qui n'a pas été suffisant pour qu'elles se différencient.

La faune du Hoggar, beaucoup plus pauvre, serait le vestige de la faune du Niger, sachant que cette partie du Sahara était fortement irriguée à l'Holocène par un réseau dense de rivières maintenant asséchées. Au début de l'Holocène, il y avait même de grands lacs tropicaux dans le Sahara central (RISER et PETIT-MAIRE, 1986) et l'on a retrouvé de nombreux restes fossiles de poissons (DAGET, 1959, 1961 b ; GAYET, 1983). Il est vraisemblable que la pauvreté de la faune ichtyologique actuelle est la conséquence du manque d'habitats aquatiques suffisamment pérennes pour jouer dans une certaine mesure le rôle de zone refuge. La présence de *Barbus apleurogramma* dans l'Ennedi est surprenante car cette espèce n'est connue aujourd'hui que du lac Victoria et de ses affluents. Il est possible que ce soit le vestige d'une faune plus ancienne dont certains représentants auraient ensuite disparu des rivières nilo-soudaniennes.

FIGURE 25

Scénario biogéographique possible concernant l'époque post-miocène pour la faune ichtyologique de l'Afrique nord-tropicale (d'après LÉVÊQUE, 1997 a).



| Époque | Cambrien | Ordovicien | Silurien | Dévonien | Carbonifère | Permien | Trias | Jurassique | Crétacé | |
|------------------------|-------------|---------------------------|----------|----------|-------------|---------|----------------------------|------------|---------|------|
| Période | | | | | | | | | | |
| Ère | Précambrien | Paléozoïque (ex-Primaire) | | | | | Mésozoïque (ex-Secondaire) | | | |
| 10 ^e années | 3800 → 570 | → 500 | → 440 | → 410 | → 365 | → 290 | → 245 | → 210 | → 140 | → 65 |

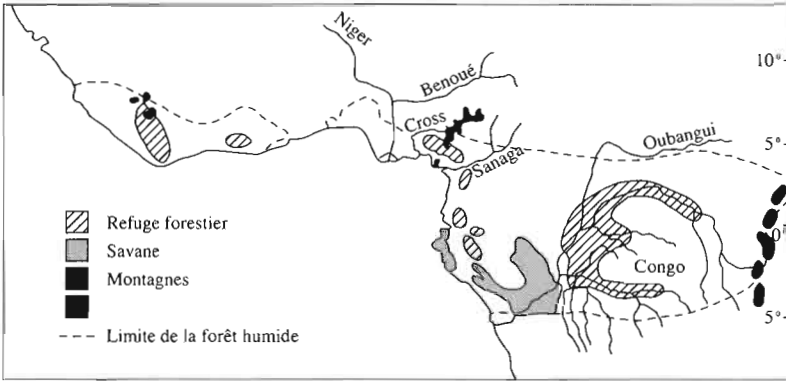


FIGURE 26 — Distribution des principales zones refuges forestières en Afrique équatoriale durant le maximum de la dernière phase aride, soit environ 18000 BP (d'après MALEY, 1989).

et la grande endémicité de ces zones. Certaines observations laissent penser également qu'une zone refuge a pu exister pour les poissons à la frontière sud du Ghana et de la Côte-d'Ivoire.

TABEAU XIV

Présence d'espèces de poissons dans différentes régions du Sahara (d'après LÉVÊQUE, 1990).

- 1: Adrar (Mauritanie); 2: Tunisie et Sud algérien; 3: Air; 4: Hoggar; 5: Tassili N'Ajjer; 6: Ghat; 7: Tibesti; 8: Ennedi; 9: Borkou.

| Espèces | Régions | | | | | | | | |
|----------------------------------|---------|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
| Cyprinidae | | | | | | | | | |
| <i>Barbus apleurogramma</i> | | | | | | | | ● | |
| <i>Barbus occidentalis</i> | | | | | | | ● | | |
| <i>Barbus deserti</i> | | | | | ● | ● | | | |
| <i>Barbus macrops</i> | ● | | | ● | | | ● | ● | |
| <i>Barbus pobeguini</i> | ● | | | | | | | | |
| <i>Labeo niloticus</i> | | | | | | | ● | | |
| <i>Labeo parvus</i> | | | | | | | ● | ● | |
| <i>Raiamas senegalensis</i> | | | | | | | ● | | |
| Clariidae | | | | | | | | | |
| <i>Clarias anguillaris</i> | ● | | | | | | | | |
| <i>Clarias gariepinus</i> | | | | | | | | | |
| Cyprinodontidae | | | | | ● | | | | |
| <i>Epiplatys spilargyreus</i> | | | | | | | ● | ● | |
| Cichlidae | | | | | | | | | |
| <i>Hemichromis bimaculatus</i> | | ● | | | ● | | | ● | ● |
| <i>Sarotherodon g. galilaeus</i> | ● | | | | | | | | |
| <i>Sarotherodon g. borkuanus</i> | | | | | | | ● | ● | ● |
| <i>Tilapia zillii</i> | | ● | | ● | ● | | ● | ● | |

| | | | | | | | |
|------------|--------|-----------|---------|----------|-------------|----------|--------------------------|
| Paléocène | Éocène | Oligocène | Miocène | Pliocène | Pléistocène | Holocène | Époque Période Ère |
| Tertiaire | | | | | Quaternaire | | |
| Cénozoïque | | | | | | | 10 ⁶ années |
| → 55 | → 38 | → 25 | → 5 | → 2 | → 0,01 | | |

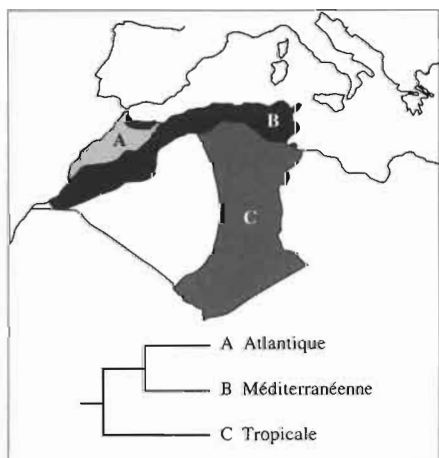
À une époque plus récente, la présence d'une faune de poissons à affinité tropicale dans le Sahara (voir encadré) trouve son origine dans les fluctuations climatiques du Quaternaire récent (tabl. XIV). Ici encore, la présence de cette faune s'explique par l'existence de connexions physiques avec les bassins méridionaux.

Mise en place des faunes ichthyologiques en Afrique du Nord

La province du Maghreb, située entre les plaques tectoniques africaine et européenne, héberge des familles à distribution tropicale (Cichlidae, Clariidae) et d'autres d'origine holarctique (Salmonidae, Cobitidae). Selon DOADRIO (1994), on distingue en Afrique du Nord trois zones biogéographiques (fig. 27) :

- ▶ la zone atlantique au nord-ouest, caractérisée par la présence de Cyprinidae, tels *Labeobarbus* et *Varicorhinus*, et de Cobitidae ;
- ▶ la zone méditerranéenne, caractérisée par les Cyprinidae *Pseudophoxinus* et *Barbus s. s.* au sens de HOWES (1987), qui est absent du reste de l'Afrique ;
- ▶ la zone tropicale à l'est, y compris les puits artésiens du Sahara, où l'on rencontre des Cichlidae (*Haplochromis*, *Hemichromis*, tilapias) et des Clariidae (*Clarias*).

Selon DOADRIO (1994), la région nord-africaine aurait eu des connexions avec les faunes asiatiques et avec la péninsule Ibérique au cours du Cénozoïque. La faune ichthyologique est différente de celle de l'Europe, et la présence de taxa africains proches de formes asiatiques, tels *Pseudophoxinus* et *Barbus s. s.* (*Barbus callensis*, par exemple), pourrait suggérer une connexion asiatique au cours de



la période de l'Oligocène et (ou) du Miocène inférieur. Les relations avec la péninsule Ibérique seraient plus récentes et pourraient dater du Miocène supérieur, lorsque la Méditerranée s'est asséchée. Certaines espèces de la péninsule Ibérique et de la Grèce sont d'ailleurs plus proches, sur le plan phylogénétique, des espèces nord-africaines (*Barbus callensis*) et asiatiques que des *Barbus* européens (DOADRIO, 1990).

L'existence en Afrique du Nord de quatre espèces endémiques du genre *Labeobarbus*, proches des grands *Barbus* d'Afrique de l'Ouest, paraît militer en faveur d'une origine ancienne de ce genre qui aurait des racines africaines.

FIGURE 27
Zones biogéographiques dans le nord de l'Afrique.

| | | | | | | | | | | |
|------------------------------|-------------|---------------------------|------------|----------|----------|-------------|----------------------------|-------|------------|---------|
| Époque | | | | | | | | | | |
| Période | | Cambrien | Ordovicien | Silurien | Dévonien | Carbonifère | Permien | Trias | Jurassique | Crétacé |
| Ère | Précambrien | Paléozoïque (ex-Primaire) | | | | | Mésozoïque (ex-Secondaire) | | | |
| 10⁶ années | 3800 → 570 | → 500 | → 440 | → 410 | → 365 | → 290 | → 245 | → 210 | → 140 | → 65 |

L'Afrique centrale

Le bassin du Zaïre, qui couvre environ 4 millions de kilomètres carrés, paraît avoir eu une existence continue bien avant le Pléistocène. Il se compose d'une région centrale sans relief. Au cours du Mésozoïque, elle a été envahie à diverses reprises par les eaux marines qui ont laissé des sédiments et des fossiles. Au cours de la fin du Miocène-début du Pliocène, le bassin du Zaïre était de type endoréique et un grand lac occupait la cuvette centrale. Avant le début du Pléistocène, ce bassin fut ensuite capturé par une rivière côtière se jetant dans l'Atlantique, qui devint le bas Zaïre. Le point de capture fut probablement entre Brazzaville et Kinshasa. Les zones marécageuses de la moitié ouest du bassin où se trouvent les lacs Tumba et Maji Ndombe pourraient être des restes de ce grand lac (BEADLE, 1981).

Il y a eu, à des époques variées, des connexions entre le bassin du Zaïre et des bassins adjacents. Ainsi, un affluent du Nyong aurait été capturé par le Dja, un tributaire de la rivière Sangha (bassin du Zaïre). Il y aurait eu également des connexions temporaires et difficiles à dater avec d'autres fleuves côtiers de la province de basse Guinée, comme l'Ogôoué, ainsi qu'avec les rivières angolaises (Cuanza, Cunene) par la rivière Kasai.

Des échanges avec le bassin du Tchad auraient eu lieu pendant des périodes très humides. Des espèces telles que *Tilapia zillii* et *Sarotherodon galilaeus* (THYS VAN DEN AUDENAERDE, 1963), ou *Clarias albopunctatus* (TEUGELS, 1986), auraient ainsi pu coloniser les biefs supérieurs du bassin tchadien via les tributaires de l'Oubangui.

Scénario biogéographique pour le sud de l'Afrique

SKELTON (1994) a également proposé un scénario biogéographique pour l'Afrique du Sud (fig. 28) sur la base des types de distribution actuels des espèces. Au début du Tertiaire (stade I), il existait trois grands ensembles hydrographiques. Le bassin occidental correspondait au cours supérieur du Zambèze, de la Cunene, de la Kafue, et au bassin de l'Okavango, qui étaient les tributaires d'un fleuve qui coulait vers le sud et dont l'exutoire, sur la côte occidentale d'Afrique, correspondait à l'embouchure actuelle de la rivière Orange. Le bassin méridional correspondait au cours supérieur actuel de la rivière Orange. Le bassin oriental, qui comprenait le cours moyen et inférieur du Zambèze, le Limpopo et la rivière Shiré, était en communication avec le Zaïre jusqu'à la formation des lacs de la vallée du Rift. Les faunes des bassins occidentaux, méridionaux et orientaux ont évolué indépendamment pendant plusieurs millions d'années et se sont différenciées (fig. 28).

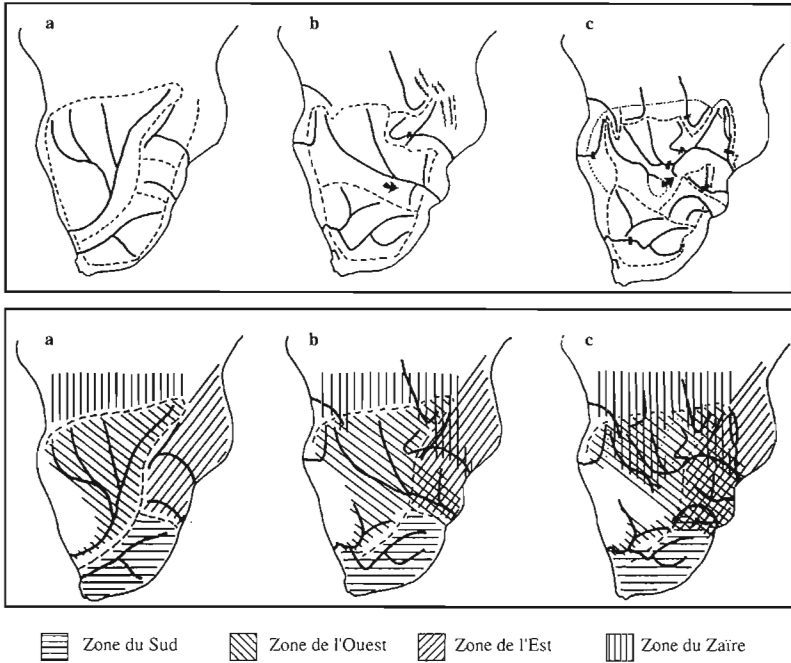
Puis, vers le milieu du Tertiaire (stade II), à la suite de captures de rivières et de mouvements tectoniques, le secteur occidental s'est fragmenté et il y a eu diversion vers la côte est du bassin supérieur qui s'est trouvé rattaché, ainsi

| | | | | | | | |
|------------|--------|-----------|---------|-------------|-------------|----------|--|
| Paléocène | Éocène | Oligocène | Miocène | Pliocène | Pléistocène | Holocène | Époque Période Ère 10 ⁶ années |
| Tertiaire | | | | Quaternaire | | | |
| Cénozoïque | | | | | | | |
| → 55 | → 38 | → 25 | → 5 | → 2 | → 0,01 | | |

Les poissons des eaux continentales africaines

FIGURE 28

Modèle biogéographique pour les poissons d'eau douce du sud de l'Afrique (d'après SKELTON, 1994).
 a: début du Tertiaire (stade II); b: milieu du Tertiaire (stade II); c: fin du Tertiaire (stade III).
 En haut, évolution des réseaux hydrographiques; les flèches indiquent les principales diversions de l'ensemble Okavango-haut Zambèze.
 En bas, évolution dans la distribution des faunes ichtyologiques en fonction des modifications du réseau hydrographique.



que sa faune, au bassin actuel du Limpopo. Au sud, le réseau hydrographique de la rivière Orange s'est constitué en annexant au secteur méridional le cours inférieur du précédent bassin occidental, entraînant un mélange des faunes. Des connexions se sont également établies entre le bassin du Zaïre et le nord du bassin oriental.

À la fin du Tertiaire (stade III), les intrusions d'espèces congolaises se sont accentuées, y compris dans le secteur occidental. La capture du haut Zambèze par le moyen Zambèze, au cours du plio-Pléistocène, a entraîné une extension vers l'est de la faune ichtyologique occidentale et isolé le bassin de l'Okavango qui est maintenant de type endoréique. Les bassins du Limpopo et de la Save se sont individualisés dans le secteur oriental, et leur faune ichtyologique est actuellement un mélange d'éléments occidentaux et orientaux.

Madagascar

La faune de poissons d'eau douce de Madagascar est pauvre tant au niveau spécifique (une soixantaine d'espèces) que par les familles représentées. En particulier, il y a peu d'ostariophysaires et, par comparaison avec celle du continent africain, la faune est dépourvue de Cypriniformes et de la plupart des

| Époque | Paléozoïque (ex-Primaire) | | | | | | Mésozoïque (ex-Secondaire) | | | |
|------------------------|---------------------------|------------|----------|----------|-------------|---------|----------------------------|------------|---------|------|
| Période | Cambrien | Ordovicien | Silurien | Dévonien | Carbonifère | Permien | Trias | Jurassique | Crétacé | |
| Ère | Paléozoïque (ex-Primaire) | | | | | | Mésozoïque (ex-Secondaire) | | | |
| 10 ^e années | 3800 → 570 | → 500 | → 440 | → 410 | → 365 | → 290 | → 245 | → 210 | → 140 | → 65 |

Siluriformes, ainsi que de familles afro-asiatiques importantes telles que les Notopteridae, les Anabantidae et les Channidae, ou de groupes anciens comme les Polyptères, les Protoptères et les Osteoglossidae (DE RAHM, 1996). Presque tous les poissons d'eau douce appartiennent à des familles périphériques ou secondaires, ce qui semble indiquer que le peuplement actuel de Madagascar s'est fait depuis la mer, bien que les lignées des espèces de familles secondaires, comme les Cichlidae, étaient très probablement déjà sur place avant que Madagascar ne soit complètement séparée du bloc indien (STIASSNY et RAMINOSOA, 1994). Cette situation est surprenante pour une île considérée par ailleurs comme un refuge de formes archaïques.

Le manque de groupes importants, aujourd'hui dominants sur les continents africain ou indien, est un phénomène général pour la faune de vertébrés malgaches. On l'attribue parfois à un isolement précoce du bloc indo-malgache du continent africain (plus de 160 millions d'années), mais cette hypothèse n'est pas entièrement convaincante. En effet, Madagascar serait restée longtemps en relation avec le continent indien, où l'on trouve notamment des Anabantidae, des Notopteridae, des Mastacembelidae, des Clariidae et des Schilbeidae, autant de familles qui sont présentes également sur le continent africain. Certains ont suggéré également que l'absence des groupes présents sur le continent africain résulterait d'extinctions massives après l'isolement du continent indien (STIASSNY et RAMINOSOA, 1994). De fait, la presque totalité des espèces strictement d'eau douce est endémique à l'île. Pour plusieurs familles, les espèces malgaches sont des espèces archaïques qui constituent des éléments particulièrement importants pour les études de phylogénie et d'évolution, en raison de leurs caractères archaïques (STIASSNY et RAMINOSOA, 1994). C'est le cas chez les Cichlidae, par exemple, pour le genre *Ptychochromis* qui est considéré comme le groupe frère de l'ensemble des autres Cichlidae africains (STIASSNY, 1991).

| | | | | | | | |
|------------|--------|-----------|---------|----------|-------------|----------|--------------------------|
| Paléocène | Éocène | Oligocène | Miocène | Pliocène | Pléistocène | Holocène | Époque Période Ère |
| Tertiaire | | | | | Quaternaire | | |
| Cénozoïque | | | | | | | 10 ⁶ années |
| → 55 | → 38 | → 25 | → 5 | → 2 | → 0,01 | | |