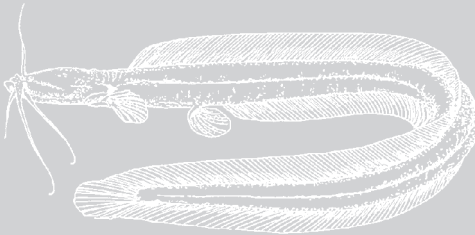


Distribution
géographique
et affinités des poissons
d'eau douce africains.....



L'étude de la distribution géographique des poissons africains (ou zoogéographie) a suscité de nombreux travaux depuis le début du siècle et les idées ont beaucoup évolué en fonction des progrès réalisés dans les inventaires régionaux et la connaissance taxinomique (voir p. 45). On s'est également interrogé sur les conditions de mise en place de ces faunes (biogéographie), ainsi que sur leurs affinités avec les ichtyofaunes présentes sur d'autres continents. Si de nombreuses interrogations subsistent, nos connaissances, qui ont néanmoins beaucoup progressé au cours de ces dernières années, permettent d'expliquer, en grande partie, les situations observées.

Les provinces ichtyologiques

La faune ichtyologique n'est pas répartie de manière homogène sur l'ensemble du continent africain. La distribution actuelle est le résultat de divers facteurs :

- ▶ l'histoire climatique et les événements géologiques qui ont modelé le réseau hydrographique actuel et qui ont rendu possibles dans le passé des interconnexions entre bassins ou, au contraire, l'isolement temporaire ou définitif de certains systèmes aquatiques ;
- ▶ les phénomènes de spéciation qui dépendent de la durée de l'isolement hydrographique et du potentiel évolutif des espèces ;
- ▶ la taille du bassin hydrographique ;
- ▶ la diversité des habitats aquatiques disponibles pour les poissons, qui va déterminer la composition des peuplements observés.

Sur la base de la distribution des différentes familles et espèces de poissons (tabl. IX), les ichtyologues reconnaissent actuellement l'existence de dix grandes provinces ichtyologiques, hébergeant des peuplements caractéristiques (LÉVÊQUE, 1997 a) (fig. 21) :

- ▶ le Maghreb a une faune très pauvre, ayant peu d'affinités avec la faune tropicale et composée essentiellement des Cyprinidae (DOADRIO, 1994) ;
- ▶ la province nilo-soudanienne s'étend de la côte atlantique jusqu'à celle de l'océan Indien et couvre les grands bassins fluviaux du Nil, du Tchad, du Niger,

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

TABLEAU IX

Présence/absence des familles de poissons appartenant aux groupes « primaire » et « secondaire » dans les provinces ichtyologiques africaines (définies sur la figure 21).
 Abréviations pour les provinces : Maghreb (Mag) ; nilo-soudanienne (Nilo-Soudan) comprenant les secteurs éburnéo-ghanéen (EG), nilotique (Nilo), abyssinien (Aby) ; haute Guinée (HG) ; basse Guinée (BG) ; Congo (Co) ; Zambèze (Zz) ; Angola (Ang) ; côte orientale (Ori) ; Cap (Cap) ; Madagascar (Mad).
 ? : incertitude.

	Nilo-Soudan											
	Mag	EG	Nilo	Aby	HG	BG	Co	Zz	Ang	Ori	Cap	Mad
Protopteridae												
Polypteridae												
Denticipidae												
Osteoglossidae												
Pantodontidae												
Notopteridae												
Mormyridae												
Gymnarchidae												
Kneriidae												
Phractolemidae												
Hepsetidae												
Alestidae												
Distichodontidae												
Citharinidae												
Cobitidae												
Bagridae												
Claroteidae												
Schilbeidae												
Amphiliidae												
Clariidae												
Malapteruridae												
Mochokidae												
Cyprinodontiformes												
Channidae												
Synbranchidae												
Nandidae												
Cichlidae												
Anabantidae												
Mastacembelidae												
Nombre de familles	4	21	24	5	20	27	24	17	14	16	3	2

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

Les poissons des eaux continentales africaines

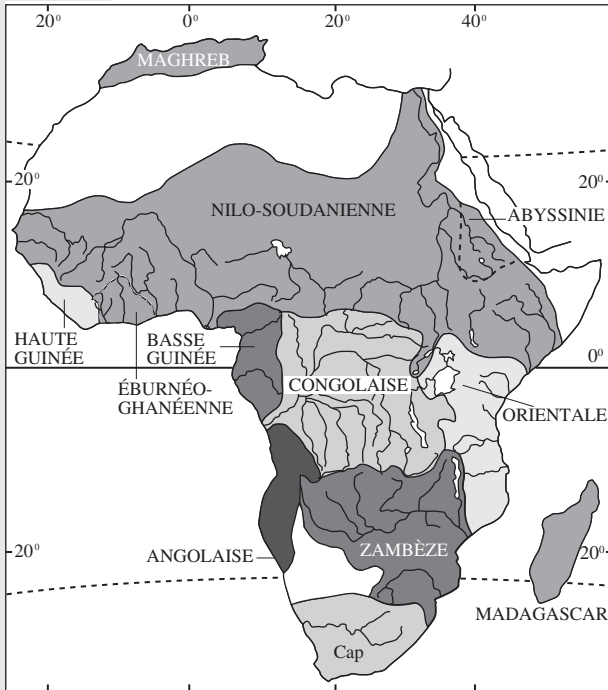


FIGURE 21

Les grandes provinces ichtyologiques en Afrique (d'après LÉVÊQUE, 1997 a).

de la Volta, du Sénégal, de la Gambie, ainsi que la rivière Cross au sud-ouest (LÉVÊQUE *et al.*, 1991 ; PAUGY *et al.*, 1994) ; historiquement, le lac Victoria appartient également à cette province caractérisée par la présence d'un grand nombre de familles, à l'intérieur de laquelle on peut distinguer une sous-province éburnéo-ghanéenne à l'ouest, caractérisée par quelques espèces

endémiques (TEUGELS *et al.*, 1988), et une sous-province abyssinienne à l'est qui est appauvrie par rapport aux autres (HUGUENY et LÉVÊQUE, 1994) ;

▶ la haute Guinée comprend l'ensemble des bassins côtiers depuis la rivière Kogon, en Guinée, jusqu'à la rivière Nipoué à la frontière de la Côte-d'Ivoire et du Liberia ; dans l'ensemble, les familles de poissons représentées sont sensiblement les mêmes que celles de la zone nilo-soudanienne, mais la composition spécifique de la faune est très différente et se rapproche en partie de celle de la basse Guinée et du Congo (LÉVÊQUE *et al.*, 1989 ; PAUGY *et al.*, 1989, 1994) ;

▶ la basse Guinée, qui couvre les rivières côtières du Cameroun et du Gabon, jusqu'à l'embouchure du Congo, a également une faune riche et variée (TEUGELS *et al.*, 1992 ; MAMONEKE et TEUGELS, 1993) ;

▶ la province congolaise comprend l'ensemble du bassin du fleuve Congo, y compris les lacs Kivu et Tanganyika ; sa faune est la plus riche du continent, mais est encore assez mal connue aussi bien en ce qui concerne la systématique que la distribution des espèces ;

▶ la province angolaise comprend les rivières côtières de l'Angola et héberge une ichthyofaune caractéristique (POLL, 1967) qui est vraisemblablement aussi la plus mal connue du continent ;

▶ la province du Zambèze, qui inclut les bassins du Zambèze et de l'Okavango, a une faune ichthyologique modérément riche (JACKSON, 1986 ; SKELTON, 1994) ;

Époque Période	Paléozoïque (ex-Primaire)						Mésozoïque (ex-Secondaire)			
	Précambrien	Cambrien	Ordovicien	Silurien	Dévonien	Carbonifère	Permien	Trias	Jurassique	Crétacé
10 ⁶ années	3800 → 570	→ 500	→ 440	→ 410	→ 365	→ 290	→ 245	→ 210	→ 140	→ 65

TABLEAU X

Composition de la faune ichtyologique dans des rivières représentatives des grandes provinces ichtyologiques. Nil, Chari et lac Tchad (Tcha), Niger et Volta d'après LÉVÊQUE *et al.*, 1991 ; Konkouré (Konk) d'après LÉVÊQUE *et al.*, 1989 ; Jong d'après PAUGY *et al.*, 1989 ; Sassandra (Sass) et Bandama (Band) d'après TEUGELS *et al.*, 1988 ; estimations pour la Sanaga (Sana) et l'Ogôoué (Ogou) et le Congo d'après le Cloffa (DAGET *et al.*, 1984, 1986 a, 1991) ; Ruaha d'après ECCLES, 1992 ; Zambèze (Zamb) d'après JACKSON, 1986 ; Orange-Vaal (Oran) d'après SKELTON, 1986. Provinces : NS : nilo-soudanienne ; HG : haute Guinée ; EG : province éburnéo-ghanéenne ; BG : basse Guinée ; PO : orientale ; Co : congolaise ; Zz : Zambèze. int : introduite ; * non vérifié donc incertitude.

Bassins Provinces	Nil NS	Tcha NS	Niger NS	Volt NS	Konk HG	Jong HG	Sass EG	Band EG	Sana BG	Ogo BG	Ruaha PO	Congo Co	Zamb Zz	Oran Cap
Familles														
Dasyatidae			1									1		
Protopteridae	2	1	1	1				1		1		3	1	
Polypteridae	3	3	4	3	1		1	1	1	1		9		
Anguillidae	1										1		4	1
Denticipidae			1											
Clupeidae	1		5	3			1	1	*			13	3	
Osteoglossidae	1	1	1	1				int				1		
Pantodontidae			1							*		1		
Notopteridae	1	1	2		1	2		1	1	1		2		
Mormyridae	15	14	27	16	10	13	8	10	15	22	6	109	10	
Gymnarchidae	1	1	1	1										
Cromeridae	1		1	1										
Kneriidae										1		15	4	
Phractolemidae			1									1		
Hepsetidae		1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	
Alestidae	8	11	16	15	4	7	7	8	12	14	6	55	8	
Distichodontidae	7	10	14	8	1	4	3	4	3	14	3	48	2	
Citharinidae	2	3	4	3			1	1			1	3	4	
Cyprinidae	25	23	35	24	16	13	17	18	26	22	16	128	45	8
Cobitidae	1													
Bagridae	6	5	10	7	4	5	3	3	11	8	2	45	3	1
Schilbeidae	5	5	5	6	2	2	2	3	5	5	3	13	3	
Amphiliidae	1	1	5	3	4	2	1	1	1	8	1	25	1	
Clariidae	7	8	14	7	4	5	3	7	9	8	1	28	8	
Malapteruridae	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1		2	1	
Mochokidae	15	12	26	13	8	5	5	3	5	6	6	82	10	
Ariidae			3	1										
Cyprinodontidae	7	8	23	9	8	8	6	10	15	41	5	59	8	
Channidae	1	1	2	1		1	1	1	1	1		2		
Centropomidae	2	1	1	1	1	1	1	1	1			1		
Synbranchidae														
Nandidae			1							1				
Gobiidae			3	?		1	1	3			1	3	2	
Eleotridae	1	1	5	1	3	3	1	1		1	1	4		
Cichlidae	10	10	17	9	15	16	8	9	7	17	3	90	28	
Anabantidae	2	4	4	1	1	1	1	1	3	4		15	2	
Mastacembelidae		1	3	1	1	3	1	1	6	6	1	23	2	
Tetraodontidae	1	1	1	1								4	?	
Cynoglossidae				1								1		
Soleidae			1											
Nombre de familles	27	25	36	27	19	20	22	24	20	23	16	31	21	3
Nombre d'espèces	127	128	243	139	85	94	76	90	124	185	60	787	149	10

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

- ▀ la province de la côte orientale englobe les bassins côtiers allant du fleuve Juba au nord jusqu'au Zambèze au sud (ECCLES, 1992 ; SKELTON, 1994) ;
- ▀ la province du Cap possède une faune assez pauvre à dominance de Cyprinidae (SKELTON, 1994) ;
- ▀ la province malgache a également une faune ichtyologique assez pauvre et fortement endémique (KIENER, 1963 ; STIASSNY et RAMINOSOA, 1994).

En termes de diversité et de richesse spécifique, la composition de l'ichtyofaune de bassins hydrographiques appartenant aux différentes ichtyoprovinces (tabl. X) montre que quelques familles ont une vaste répartition et une plus grande importance relative : Mormyridae, Cyprinidae, Mochokidae, Cichlidae. Chacun des grands lacs d'Afrique de l'Est (Victoria, Tanganyika, Malawi, Kivu, et dans une moindre mesure d'autres lacs de la vallée du Rift) héberge un ensemble d'espèces qui lui est propre. Le terme « essaim d'espèces » (*species flocks*) est parfois utilisé pour ces groupes monophylétiques d'espèces voisines coexistant dans un même milieu. Ces grands lacs sont des sites uniques et privilégiés, que l'on a pu comparer à des laboratoires naturels pour l'étude de la spéciation. Il n'y a pas de situation comparable en Amérique du Sud où la famille des Cichlidae est également représentée.

Les grands lacs hébergent en outre une faune ichtyologique plus ou moins diversifiée (tabl. XI) dont l'origine dépend des réseaux hydrographiques avec lesquels ils sont ou ont été en connexion : Nil pour le lac Victoria, Congo pour le Tanganyika, Zambèze pour le Malawi. Dans le lac Tanganyika en particulier, des essaims d'espèces existent également pour d'autres groupes que les Cichlidae : Mastacembelidae, Clariidae (*Chrysichthys*) et Mochokidae (*Synodontis*) (DE VOS et SNOEKS, 1994).

Affinités intercontinentales des poissons africains

La faune ichtyologique africaine comprend des éléments qui sont communs avec l'Amérique du Sud (Alestidae, Cyprinodontiformes) ou l'Asie du Sud-Est (Notopteridae, Bagridae, Clariidae, Schilbeidae, Channidae). Pourquoi certaines familles ont-elles une vaste répartition mondiale et peuplent-elles en particulier des continents dorénavant très éloignés les uns des autres ? L'explication de ce type de distribution géographique est à rechercher à la fois dans l'histoire géologique de la Terre et dans l'histoire de l'évolution des poissons.

En effet, à la fin du Trias, il y a environ 200 millions d'années, tous les continents qui existent aujourd'hui étaient réunis les uns aux autres et ne formaient qu'un seul « supercontinent », la Pangée, le sud s'appelait le Gondwana et le nord la Laurasia (fig. 22). Au milieu du Jurassique (il y a environ 150-160 millions d'années), le Gondwana commence à se séparer en deux parties : une partie orientale (Madagascar, Indes, Australie) et une partie occidentale (Afrique,

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

TABEAU XI

Composition de la faune ichtyologique des grands lacs d'Afrique de l'Est.
 Les données pour les Cichlidae sont tirées du Cloffa IV (DAGET *et al.*, 1991).
 Pour les autres espèces : COULTER, 1991 a (lac Tanganyika) ;
 RIBBINK et ECCLES, 1988 (lacs Malawi et Victoria) ; LÉVÊQUE *et al.*, 1991 (lac Turkana).
 int = introduite.

Familles	Lacs	Tanganyika		Malawi		Victoria		Kivu		Turkana	
		Nbre esp.	Nbre gen.	Nbre esp.	Nbre gen.	Nbre esp.	Nbre gen.	Nbre esp.	Nbre gen.	Nbre esp.	Nbre gen.
Protopteridae		1	1			1	1				
Polypteridae		2	1							2	1
Anguillidae				1	1						
Clupeidae		2	2					1 int			
Osteoglossidae										1	1
Mormyridae		6	6	5		7				2	2
Gymnarchidae										1	1
Kneriidae		1	1								
Alestidae		7	5	1	1	2	1			9	4
Distichodontidae		3	1							1	1
Citharinidae		1	1							1	1
Cyprinidae		35	8	10		12		3	2	10	6
Bagridae/Claroteidae		17	7	1	1	2				4	3
Schilbeidae		2	1			1	1			1	1
Amphiliidae		2	1							1	1
Clariidae		6	4	13		6		2	1	2	2
Malapteruridae		1	1							1	1
Mochokidae		9	2	1		2				3	2
Cyprinodontiformes		2	2	1 ?		3				2	1
Centropomidae		4	1			1 int				2	1
Cichlidae		176 +	54	287 +	53	124	8	14	3	7	5
Anabantidae		1	1			1					
Mastacembelidae		12	2	1		1	1				
Tetraodontidae		1	1							1	1
TOTAL		291 +	103	322 +	56	162	11	20	6	51	35

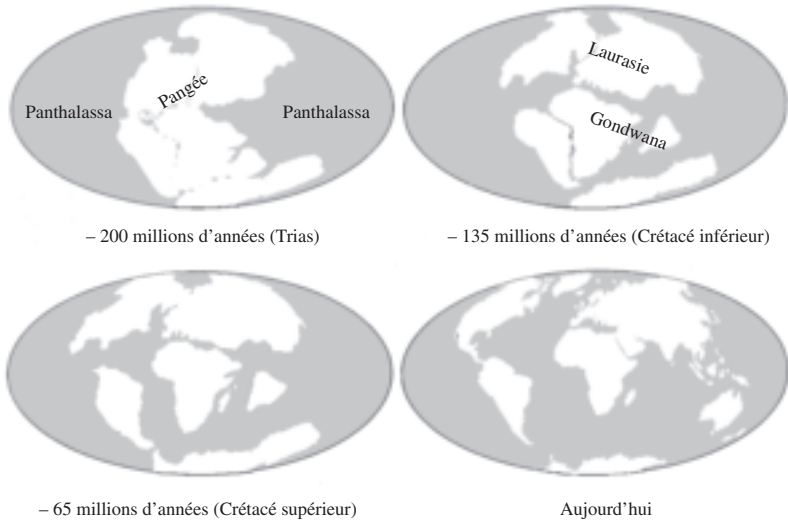
Amérique du Sud). Cette séparation s'achèvera vers le milieu du Crétacé (environ 100 millions d'années). C'est également au début du Crétacé (125 millions d'années) que l'Amérique du Sud commence à se séparer de l'Afrique, et cette séparation est achevée vers la fin du Crétacé (90-80 millions d'années). Au début de l'Éocène, il y a 40 millions d'années, l'Afrique qui est encore réunie à l'Arabie devient une île. L'Inde vient s'ancre au continent asiatique durant l'Éocène, provoquant la surrection de l'Himalaya. Enfin, au Miocène, il y a environ 17 millions d'années, l'Afrique et l'Arabie entrent en contact avec le continent asiatique au niveau de la Turquie et de l'Iran.

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

Les poissons des eaux continentales africaines

FIGURE 22

Reconstitution des emplacements des masses continentales depuis l'ère secondaire (d'après CLOUD, 1978).

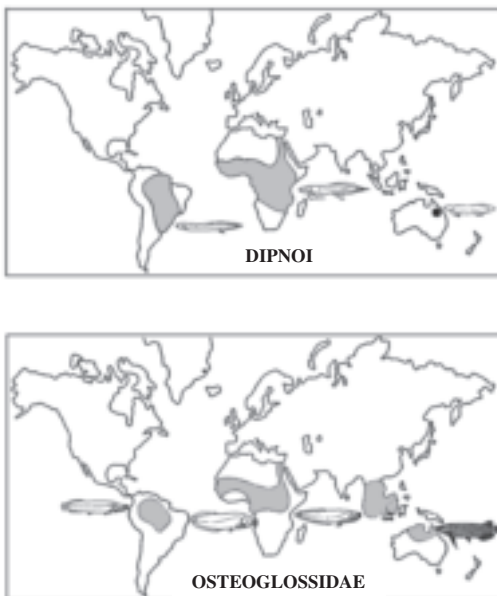


Les spécialistes considèrent que la majorité des grands groupes de taxons (de rangs ordinal et familial) qui composent les faunes ichthyologiques continentales actuelles, sont en place à la fin du Crétacé quels que soient les continents considérés. De ce point de vue, Amérique du Sud et Afrique se ressemblent tout en montrant des histoires quelque peu différentes (Maisey, 2000). L'étude des fossiles a montré qu'une partie de la faune ichthyologique africaine était déjà différenciée au milieu du Jurassique c'est-à-dire au début de la fragmentation du Gondwana. Des représentants de certaines familles de poissons qui peuplaient les divers continents qui se sont par la suite isolés les uns des autres, ont pu ainsi subsister et évoluer de manière indépendante. C'est ainsi que l'on explique l'existence de familles ayant une large répartition au niveau mondial. D'autres comme les

oséoglossidés ont pu ainsi subsister et évoluer de manière indépendante. C'est ainsi que l'on explique l'existence de familles ayant une large répartition au niveau mondial. D'autres comme les

FIGURE 23

Distribution mondiale des Dipnoi et des Osteoglossidae.



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

Polypteridae et les Lepisosteidae ont suivi des histoires différentes (voir encadré « Les Polyptères »).

L'exemple de la famille des Osteoglossidae est un des mieux connus (fig. 23). Elle comprend à l'heure actuelle une espèce africaine (*Heterotis niloticus*), trois espèces sud-américaines (*Arapaima gigas*, *Osteoglossum bicirrhosum* et *O. ferreirai*) ainsi qu'un genre (*Scleropages*) que l'on trouve en Australie (*S. jardinii* et *S. leichardti*) et en Asie du Sud-Est (*S. formosus*). Des fossiles appartenant à cette famille ont également été découverts en Asie et en Amérique du Nord (GAYET et MEUNIER, 1998).

Chez les Dipnoi (fig. 23), la famille des Protopteriidae est également représentée en Afrique par quatre espèces vivantes de *Protopterus*, et la famille voisine des Lepidosirenidae par une espèce sud-américaine (*Lepidosiren*). À ce groupe, on peut rattacher la famille des Ceratodidae représentée par une espèce vivant en Australie, et de nombreux fossiles de Protoptères ont été identifiés dans différentes parties du monde, tout particulièrement en Amérique du Sud et en Afrique.

La distribution de la famille des Cichlidae (fig. 24) est également tout à fait conforme à une origine gondwanienne : Afrique, Madagascar, Inde, Amérique du Sud et centrale. Des restes fossiles sont également connus en Europe. L'ordre des Characiformes est généralement considéré comme le plus primitif parmi les Ostariophysiens. Quatre familles sont connues en Afrique et

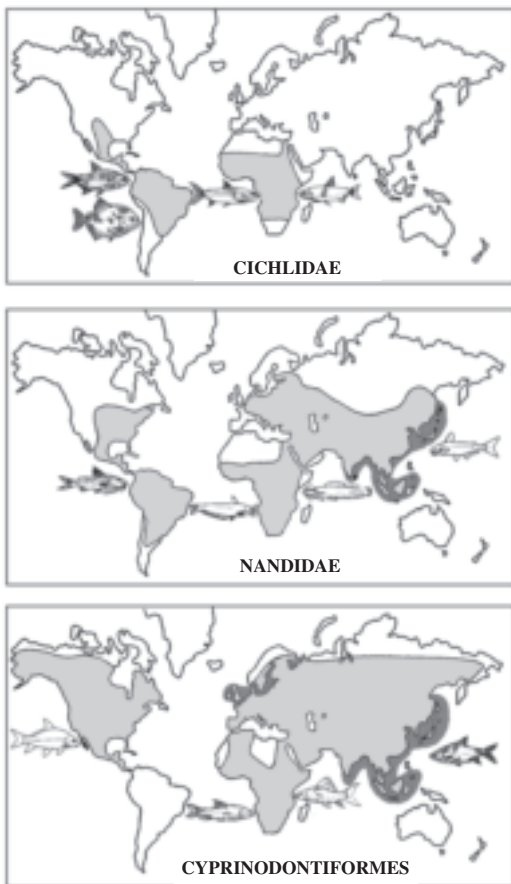
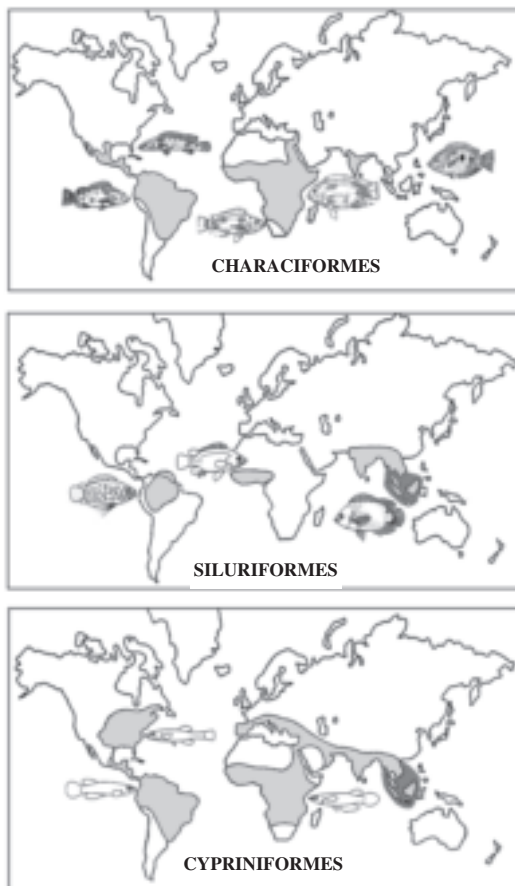


FIGURE 24
Distribution mondiale des Cichlidae, des Nandidae et des Cyprinodontiformes.

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

FIGURE 25

Distribution mondiale
des Characiformes,
des Siluriformes
et des
Cypriniformes.



quinze en Amérique du Sud, mais une seule, la famille des Alestidae, est commune aux deux continents (fig. 25). Des Characiformes fossiles sont connus d'Europe (Serrasalminae), mais on ne sait pas pour quelles raisons ils n'ont pas survécu et ne se sont pas répandus en Asie ou en Amérique du Nord.

Les Siluriformes (fig. 25) sont présents sur les différents continents, mais alors que trois familles (Bagridae, Clariidae, Schilbeidae) (fig. 26) sont communes à l'Afrique et l'Asie, il n'y a pas de familles communes entre l'Afrique et l'Asie d'une part et l'Amérique du Sud d'autre part. Leur origine, ainsi que celle des Cypriniformes (fig. 25), est encore sujette à discussion.

La dérive des continents explique que la faune ichthyologique du sous-continent indien soit très proche de celle de l'Afrique et qu'il y ait pour certains groupes de fortes ressemblances morphologiques. On observe en particulier que la famille des Notopteridae (fig. 26) est représentée en Afrique par deux espèces à large distribution : *Xenomystus nigri* et *Papyrocranus afer*, cette dernière ressemblant superficiellement au genre asiatique *Notopterus* représenté par quatre espèces en Asie du Sud.

D'autres familles ont une distribution limitée à l'Afrique et à l'Inde : des familles appartenant à l'ordre des Siluriformes (Bagridae, Schilbeidae, Clariidae), mais également les Mastacembeloidei (fig. 26) ou poissons serpents, certains groupes de Cyprinidae, des familles appartenant à l'ordre des Perciformes (les Channidae avec le genre *Parachanna* en Afrique et les genres *Channa*, *Micro-*

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

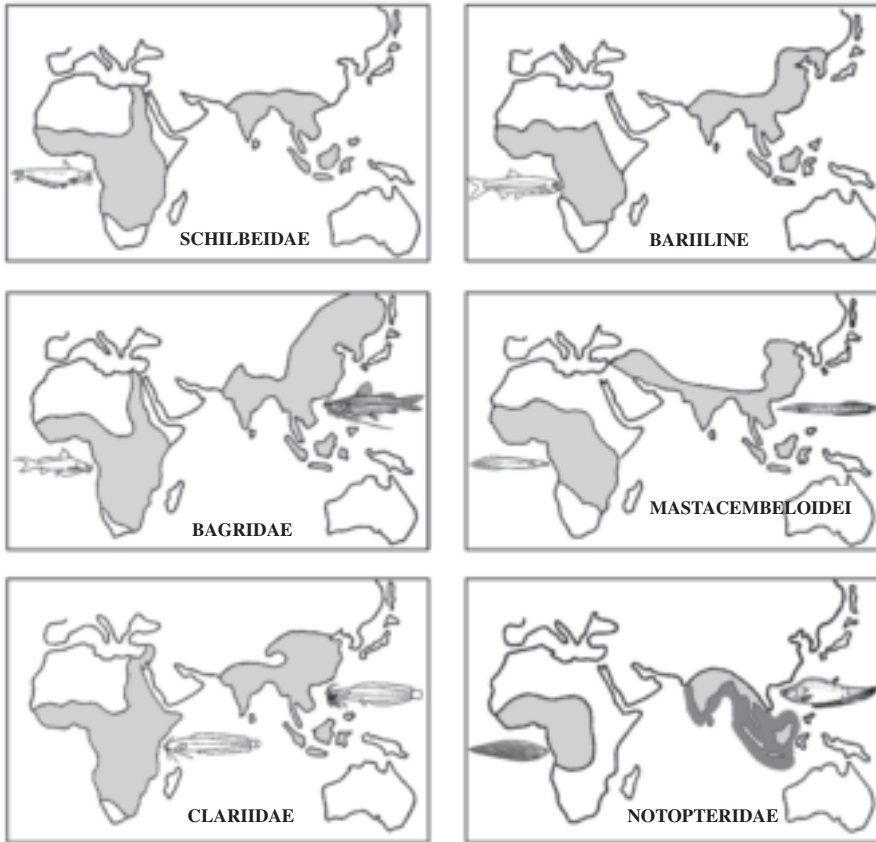


FIGURE 26
Distribution mondiale des Schilbeidae, des Bagridae, des Clariidae, des Bariiline, des Mastacembeloidei et des Notopteridae.

pletés et *Ophicephalus* en Asie méridionale), les Anabantidae, avec les genres africains *Ctenopoma* et *Sandelia* et les espèces asiatiques de la famille des Belontiidae.

Reconstruire le passé à partir des fossiles

Les restes fossiles de poissons africains sont peu nombreux et inégalement répartis géographiquement (beaucoup d'informations proviennent de la vallée du Nil). Toutefois, un certain nombre de gisements fossilifères assez riches et relativement anciens (Crétacé) permet de jalonner quelque peu l'histoire ichtyologique continentale de l'Afrique (Égypte, Soudan, Niger, Maroc) ; mais l'Afrique de l'Ouest et l'Afrique du Sud restent très pauvres en fossiles. 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.

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

LES POLYPTÈRES (par François MEUNIER)

Des Polyptères américains !

D'origine incertaine (probablement proches des Palaeonisciformes), les Polyptères ont longtemps été considérés comme des poissons typiquement africains. En effet, les espèces actuelles sont affiliées aux régions tropicales du continent et les fossiles, limités à des restes épars non connectés (écailles, vertèbres et rayons de pinnules, fragments crâniens), se répartissaient, jusqu'à la fin des années 1980, uniquement dans divers gisements d'âge tertiaire et crétacé moyen (GREENWOOD, 1972, 1984), recouvrant leur zone de distribution géographique actuelle ; une seule mention, en Tunisie (GREENWOOD, 1974), est nettement à l'extérieur. Le seul Polyptère fossile complet connu en Afrique a été trouvé au Tchad, il y a très peu de temps, dans un gisement fossilifère récent âgé de 7 millions d'années (OTERO *et al.*, 2005). Le point d'interrogation que représentait, d'une part, l'origine de ce groupe de poissons et, d'autre part, son histoire géologique, a donc été très longtemps le résultat de cette pauvreté de la documentation fossile. En fait, des études récentes, basées essentiellement sur les techniques paléohistologiques et de microscopie électronique à balayage ont quelque peu révolutionné ces conceptions classiques (bien établies). Tout d'abord, en 1986, des écailles, des vertèbres et des rayons de pinnules étaient décrits dans un gisement du Niger à In Becetem, d'âge sénonien, soit il y a environ 75 millions d'années, ce qui repoussait donc de façon substantielle leur ancienneté (la plupart des restes fossiles étaient de la fin du Tertiaire). Le grande surprise fut la découverte, en 1991, dans plusieurs gisements fossilifères boliviens (Amérique du Sud) datant de la fin du Crétacé-début Tertiaire, de restes incontestables de Polypteridae (GAYET et MEUNIER, 1991). Il s'agit d'écailles dont la structure est en tous points comparable à celle d'écailles de Polyptères actuels ou des fossiles africains, avec, notamment, la présence entre la dentine et la plaque basale osseuse d'un contreplaqué orthogonal caractéristique. De plus, ces écailles

sont accompagnées de rayons de pinnules et de vertèbres dont la morphologie et les caractéristiques histologiques sont typiques des Polypteridae. Ces gisements étant situés dans les zones ouest du bouclier brésilien, il restait un énorme hiatus entre ces sites et les provinces africaines. Il a été supprimé en 2001 avec la découverte d'écailles, de pinnules et de vertèbres de Polypteridae (DUTRA et MALABARBA, 2001), à l'est du Brésil, plus précisément dans un gisement paléontologique albien-cénomaniens (100 millions d'années) de l'état du Maranhão (à l'est de l'embouchure de l'Amazonie).

Une origine américaine ou africaine ?

Les Polyptères étant des espèces typiquement dulçaquicoles et les restes boliviens étant localisés dans des sédiments continentaux, cette découverte implique que l'origine de cette famille d'Ostéichthyens est antérieure à l'ouverture de l'océan Atlantique sud, quand Amérique du Sud et Afrique étaient encore en connexion, soit il y a plus de 110 millions d'années (fig. 20). En outre, à cette époque, les Polypteridae américains avaient probablement une morphologie proche de celle des Polyptères actuels puisque les espèces boliviennes avaient aussi des pinnules. Malheureusement, aucun des fossiles américains, comme la plupart des fossiles africains, ne possède d'éléments squelettiques en connexion et les os du crâne, trop rares et (ou) incomplets, ne permettent pas d'effectuer une reconstitution des animaux. Malgré tout, on pouvait imaginer que, peut-être, les ancêtres de la famille des Polypteridae étaient « américains » ! Toutefois, tout récemment plusieurs fossiles assez bien conservés (SERENO *et al.*, 1996) et constitués des éléments squelettiques en connexion ont été trouvés dans un gisement fossilifère du Maroc (âgé de 93 millions d'années),. Un premier fossile, nommé *Serenoichthys kemkemensis* (DUTHEIL, 1999), dont on ne connaît pas la tête, ainsi qu'une deuxième espèce, en cours de description, aux corps beaucoup plus courts que les Polyptères actuels, permettent de reconsidérer la région d'origine de ces animaux ; l'Afrique reprend ainsi

Époque										
Période										
Ère	Précambrien	Paléozoïque (ex-Primaire)						Mésozoïque (ex-Secondaire)		
10 ^e années	3800 → 570	→ 500	→ 440	→ 410	→ 365	→ 290	→ 245	→ 210	→ 140	→ 65

l'avantage et cela d'autant plus que la famille des Polypteridae semble s'y être nettement plus diversifiée qu'en Amérique, tout au moins d'après les connaissances paléontologiques actuelles

De curieux Polyptères !

Effectivement, deux gisements fossilifères africains de la fin du Crétacé, respectivement 87 millions d'années pour In Becetem au Niger (GAYET et MEUNIER, 1996) et 95 millions d'années pour Wadi Milk au Soudan (WERNER et GAYET, 1997), livrent beaucoup d'ossements déconnectés de Polyptères et notamment des écailles et surtout des rayons épineux de pinnules. L'étude de ces rayons montre, pour certains d'entre eux, des morphologies assez proches des espèces actuelles et pour d'autres, au contraire, des formes très différentes. Certains de ces rayons sont nettement dissymétriques ce qui implique qu'ils ne se mouvaient pas dans le plan de symétrie de l'animal. Ils devaient plutôt s'écarter de ce plan comme c'est le cas, aujourd'hui, pour le « poisson ananas », une espèce marine du Pacifique. Malheureusement, comme aucun fossile complet (avec ses ossements en connexion) n'a été trouvé, il est difficile de faire le « portrait » précis de cet

animal si ce n'est une hypothétique vue de face (GAYET *et al.*, 1997). Quoi qu'il en soit, la présence de ces rayons aux morphologies très variées laisse entendre qu'à la fin de l'ère secondaire les Polyptères présentaient une importante diversification en Afrique, nettement supérieure à ce que l'on observe aujourd'hui.

Histoires parallèles

À la fin du Crétacé, Amérique du Sud et Afrique déjà nettement séparées, abritent alors dans leurs fleuves un deuxième groupe de poissons « primitifs » à écailles épaisses, les Lépisostées. Ces derniers sont sans doute d'origine un peu plus récente que les Polyptères. Curieusement, les Lépisostées ont totalement disparu d'Afrique alors qu'ils sont toujours présents en Amérique du Nord et en Amérique centrale. En revanche, les Polyptères, comme nous l'avons vu plus haut, se sont maintenus seulement en Afrique et ont disparu d'Amérique latine. Quels sont les événements biogéographiques qui sont responsables de ces deux histoires depuis le début du Tertiaire (GAYET *et al.*, 2002) ? La découverte de nouveaux fossiles permettra peut-être de répondre à cette question.

En fait, les poissons fossiles d'un gisement sont souvent signalés à l'occasion de travaux sur les reptiles ou les mammifères et se trouvent ainsi maintenus dans un certain anonymat, notamment pour l'Afrique et l'Asie. Ainsi, le matériel, souvent fragmenté et incomplet, reste insuffisamment étudié alors qu'il mériterait d'être revu à la lumière des nouveaux modes d'approche de la paléoichthyologie, ce qui permettrait sans doute de jeter un regard nouveau au moins sur la paléobiogéographie des taxons de haut niveau hiérarchique. Il faut noter que les restes fossiles pléistocènes apparaissent très nombreux en Afrique, relativement à d'autres continents ; cela est à relier aux nombreuses recherches qui y sont effectuées pour reconstruire l'histoire des Primates.

L'une des difficultés des paléoichthyologues, pour décrypter le matériel fossilisé, provient du fait que les fossiles sont le plus souvent désarticulés dans les gisements d'origine continentale (après leur mort, les animaux sont transportés, roulés et, après la destruction des tissus non minéralisés, les ossements sont dispersés et se retrouvent dans les accumulations détritiques). Il est alors souvent difficile d'attribuer un os isolé, voire un fragment, à une espèce précise, un genre, voire une famille. Ainsi, les musées possèdent-ils un abondant matériel disparate non étudié qui dort dans les tiroirs. Toutefois, dans un

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

Les poissons des eaux continentales africaines

TABLEAU XII

Restes fossilisés de poissons africains qui ont été observés à diverses époques géologiques (résultats résumés de LÉVÊQUE, 1997 ; MURRAY, 2000 et STEWART, 2001). Ma: millions d'années.

Ères géologiques	Éocène	Oligocène	Miocène	Pliocène	Pléistocène	Holocène
	54-36 Ma	36-23 Ma	23-6 Ma	6-1,8 Ma	1,8-0,01 Ma	
Familles						
Alestidae	●	●	●	●		
Bagridae					●	
Cichlidae		●	●	●	●	
Clariidae			●	●	●	
Cyprinidae		●				
Cyprinodontiformes		?				
Mochokidae			●			
Mormyridae					●	
Genres / espèces						
<i>Alestes deserti</i>				●		
<i>Alestes junneri</i>					●	
<i>Alestes</i> sp.		?	●	●	●	●
<i>Anguilla anguilla</i>			●			
<i>Arius</i> sp.					●	●
<i>Auchenoglanis</i> sp.			●	●	●	
<i>Bagrus docmak</i>				●		
<i>Bagrus</i> sp.			●	●	●	●
<i>Barbus altianalis</i>					●	
<i>Barbus bynni</i>					●	
<i>Barbus</i> sp.			●	●	●	●
<i>Bunocharax</i> sp.				●	●	
<i>Chrysichthys macrotis</i>				●	?	
<i>Chrysichthys</i> sp.		●	●			
<i>Citharinus</i> sp.					●	
<i>Clarias gariepinus</i>					●	
<i>Clarias lazera</i>					●	
<i>Clarias mossambicus</i>					●	
<i>Clarias</i> sp.			●	●	●	●
<i>Clarotes laticeps</i>				●	●	
<i>Clarotes</i> sp.			●	●	●	
<i>Dasyatis africana</i>				●	●	
<i>Distichodus</i> sp.			●	●	●	
<i>Eaglesomia eaglesomei</i>	●					
<i>Gymnarchus niloticus</i>				●	●	
<i>Gymnarchus</i> sp.			●	●	●	
<i>Heterobranchus</i> sp.			●	●	●	●
<i>Heterobranchus bidorsalis</i>				●		
<i>Heterotis</i> sp.			●	●	●	
<i>Hydrocynus</i> sp.				●	●	
<i>Hyperopisus</i> sp.				●	●	
<i>Kalptochromis hamulodentis</i>			●			
<i>Labeo</i> sp.			●	●	●	

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

Distribution géographique et affinités

CHRISTIAN LÉVÊQUE ET DIDIER PAUGY

Ères géologiques	Éocène	Oligocène	Miocène	Pliocène	Pléistocène	Holocène
	54-36 Ma	36-23 Ma	23-6 Ma	6-1,8 Ma	1,8-0,01 Ma	
Genres / espèces						
<i>Lates karungae</i>			●			
<i>Lates niloticus</i>			●	●	●	
<i>Lates rhachirhincus</i>			●	●	●	
<i>Lates</i> sp.			●	●	●	●
<i>Lepidosiren paradoxa</i>				●		
<i>Macfadyena dabanensis</i>		●				
<i>Nderechromis cichloides</i>			●			
<i>Nkondobagrus longirostris</i>				●		
<i>Oreochromis harrisiae</i>				●		
<i>Palaeochromis roussetti</i>			●			
<i>Palaeochromis darestei</i>			●			
<i>Palaeodenticiceps tanganyikae</i>	●					
<i>Palaeofulu kuluensis</i>			●			
<i>Parachanna</i> sp.				●	?	
<i>Polypterus bichir ornatus</i>			●			
<i>Polypterus</i> sp.	●		●	●	●	
<i>Protopterus aethiopicus</i>					●	
<i>Protopterus polli</i>			●			
<i>Protopterus</i> sp.	●	●	●	●	●	●
<i>Sarotherodon martyni</i>			●			
<i>Sarotherodon</i> sp.					●	
<i>Semlikiichthys rhachirhincus</i>			●	●		
<i>Schilbe</i> sp.			●			
<i>Sindacharax deserti</i>				●	?	
<i>Sindacharax greenwoodi</i>				●	●	
<i>Sindacharax howesi</i>				●		
<i>Sindacharax lepersonnei</i>			●	●		
<i>Sindacharax lothagamensis</i>			●	●		
<i>Sindacharax mutetii</i>				●		
<i>Sindacharax</i> sp.			●	●	●	
<i>Singida jacksonoides</i>	●					
<i>Synodontis frontosus</i>					●	
<i>Synodontis schall</i>					●	
<i>Synodontis</i> sp.			●	●	●	●
<i>Tetraodon</i> sp. nov.				●	●	
<i>Tetraodon</i> sp.				●	●	
<i>Tilapia crassispina</i>					●	
<i>Tilapia fossilis</i>					●	
<i>Tilapia melanopleura</i>					●	
<i>Tilapia nigra</i>					●	
<i>Tilapia</i> sp.			●	●	●	●

certain nombre de cas, les ossements sont suffisamment caractéristiques pour un positionnement systématique assez précis soit par leur morphologie (mâchoire de dipneuste, pinnule de Polyptère...), soit par leur histologie (écaille de Polyptère).

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

Les poissons des eaux continentales africaines

Quelques résultats importants méritent cependant d'être soulignés. En particulier, les plus anciens fossiles trouvés (tabl. XII) appartiennent aux genres *Protopterus* et *Polypterus* considérés comme très anciens (début du Crétacé pour le premier, milieu du Crétacé pour le second). D'autre part, il est intéressant de noter également que des restes fossiles de *Lates* ont été trouvés dans des sédiments appartenant aux bassins des lacs Victoria et Edouard, où l'espèce n'était plus présente jusqu'à sa réintroduction récente.

Des restes d'Osteoglossidae, comme de Mormyridae, sont rares et d'âge Miocène tardif. Les Cyprinidae avec les genres *Labeo* et *Barbus* ne remontent pas avant le milieu du Miocène. Les Characiformes fossiles sont représentés par plusieurs genres et trois familles ; celle des Alestidae, avec 6 genres, (*Alestes* et *Brycinus* étant toujours présents alors que trois ont totalement disparu aujourd'hui, notamment *Sindacharax* et *Bunocharax*), est avérée dès le Miocène inférieur.

Parmi les Perciformes, la famille des Latidae occupe une place importante dans la faune continentale africaine. Les premiers Latidae reconnus sont du début du Miocène, dans la région des grands lacs, en Libye et à proximité du delta du Nil. La famille des Cichlidae, actuellement très importante, est connue en Afrique par deux sous-familles (Tilapinae et Haplochrominae). Les Cichlidae fossiles sont difficiles à rapprocher des formes actuelles et les premières espèces ont été trouvées dans le Miocène inférieur en Ouganda et au Kenya. Un autre groupe de poissons osseux très spécialisé, les Tetraodontidae (poissons coffres) a été décrit du Pliocène inférieur de la région des grands lacs. Enfin, il faut mentionner que l'on a trouvé dans des dépôts de la fin du Miocène en Tunisie, une faune d'eau douce diversifiée présentant de fortes affinités avec celle de l'Afrique nord-tropicale (GREENWOOD et HOWES, 1975). Des restes fossiles des genres *Lates*, *Clarias*, *Heterobranchus* et *Polypterus* ont également été identifiés dans des sédiments du début de l'Éocène du versant sud de l'Atlas algérien (MAHBOUDI *et al.*, 1984). Ces observations indiquent donc qu'à une certaine époque l'ichtyofaune tropicale atteignait les rives de la Méditerranée, alors que cette faune est très pauvre à l'heure actuelle dans le Maghreb. En fait, on a pu montrer l'existence d'une forêt dense ainsi que de mangroves le long des côtes septentrionales de l'Afrique au début de l'Éocène, il y a 60 millions d'années, époque à laquelle l'équateur était par ailleurs situé 10° à 15° plus au nord qu'à l'heure actuelle. Des restes de Cichlidae proches de certaines espèces connues actuellement d'Afrique de l'Ouest et centrale et datant de la fin du Miocène (5 à 10 millions d'années) ont également été découverts en Algérie (VAN COUVERING, 1982), ce qui tend à prouver que la faune tropicale s'est maintenue longtemps en Afrique du Nord.

Époque Période	Paléozoïque (ex-Primaire)						Mésozoïque (ex-Secondaire)			
	Précambrien	Cambrien	Ordovicien	Silurien	Dévonien	Carbonifère	Permien	Trias	Jurassique	Crétacé
10 ⁶ années	3800 → 570	→ 500	→ 440	→ 410	→ 365	→ 290	→ 245	→ 210	→ 140	→ 65