

La diversité
des poissons africains :
l'héritage
de l'évolution



La faune ichthyologique africaine, telle que nous l'observons aujourd'hui, s'est constituée au fil du temps. Ce patrimoine biologique est un héritage du passé, le produit d'une longue histoire de l'évolution jalonnée de périodes durant lesquelles la vie s'est diversifiée, mais aussi de drames, de grandes « catastrophes » qui ont entraîné la disparition de nombreuses espèces.

Les connaissances sur les processus de spéciation des poissons africains ont beaucoup progressé au cours de ces dernières années, grâce notamment aux progrès de la biologie moléculaire, ainsi qu'à l'intérêt porté sur le plan international aux grands lacs d'Afrique de l'Est qui sont de véritables laboratoires de l'évolution (LOWE-Mc CONNELL, 1987), et dans lesquels des centaines d'espèces de Cichlidae endémiques sont menacées d'extinction alors qu'elles représentent un modèle unique pour l'étude de la spéciation.

Rappel des théories de l'évolution

Du créationnisme au transformisme

Au début du XVII^e siècle, les scientifiques avaient une conception fixiste du monde vivant. On estimait, d'après les textes sacrés judéo-chrétiens, que le peuplement de la terre avait été créé quelque 6 000 ans auparavant, et que les êtres vivants actuels étaient la réplique fidèle de ceux que Dieu avait façonnés.

Par la suite, le progrès des connaissances montra rapidement que l'âge de la terre était largement sous-estimé, et que la faune et la flore avaient considérablement varié au cours du temps. On vit alors apparaître des théories dites créationnistes, respectant la notion de fixité de l'espèce, qui admettaient que chaque espèce avait une date de création et une date d'extinction, ces dates étant différentes selon les espèces. Mais c'est Lamarck qui, au début du XIX^e siècle, remit en cause le dogme de la fixité des espèces et proposa une conception nouvelle du monde vivant, constitué de lignées susceptibles de se modifier lentement et de se ramifier au cours du temps. La reconnaissance de cette conception transformiste, qui bouleversait les idées de l'époque, fut difficile. En effet, Lamarck admettait que tous les caractères d'un individu sont transmissibles à sa descendance, y compris ceux qu'il a lui-même acquis au cours de sa vie. Cette hypothèse explicative, basée sur le postulat de la transmission des caractères acquis, fut largement discutée et remise en cause, d'ailleurs avec juste raison. C'est un demi-siècle plus tard que Darwin proposa

une autre théorie transformiste reconnaissant l'existence d'une variabilité intraspécifique, en opposition avec le concept typologique de l'espèce, et faisant de la sélection naturelle le moteur de l'évolution: dans une population vivant dans des conditions de milieu données, seuls les individus les plus aptes à la vie dans ce milieu participent effectivement à la reproduction. On admet aussi qu'une population est susceptible de s'adapter aux nouvelles conditions qui lui sont offertes lorsque le milieu varie.

Plus tard, au début du xx^e siècle, on découvrit l'existence des mutations et une nouvelle théorie (le mutationnisme) se développa, selon laquelle les mutations seraient le seul moteur de l'évolution, indépendamment de l'environnement. Si cette théorie fut rapidement abandonnée, la prise en compte des mutations reste toutefois un événement majeur de l'histoire des idées sur l'évolution.

La théorie synthétique de l'évolution

La prise en compte simultanée des mutations créatrices de variabilité et de la sélection naturelle assurant le tri à chaque génération des génotypes les plus aptes à vivre et à se reproduire dans des conditions de milieu données est à la base de la théorie synthétique de l'évolution, qui est en quelque sorte une synthèse des théories darwinistes et mutationnistes. Dans un environnement qui se modifie en permanence, les êtres vivants sont amenés à s'adapter en trouvant des solutions physiologiques ou morphologiques aux problèmes posés par les changements du milieu dans lequel ils vivent, sinon ils risquent de disparaître. Les modifications de certains facteurs du milieu, telles la température ou la salinité, peuvent être à l'origine de ces innovations. Mais celles-ci peuvent également résulter de l'apparition de nouveaux habitats, de nouvelles niches écologiques que les organismes vont pouvoir coloniser et dans lesquels ils vont évoluer et se diversifier pour exploiter au mieux les ressources alimentaires disponibles.

Les mécanismes de la spéciation

Les espèces n'apparaissent pas spontanément, comme certains créationnistes ont pu le penser. La spéciation est le phénomène selon lequel une espèce donne naissance à deux ou plusieurs espèces distinctes appelées espèces sœurs. Ce processus est également appelé cladogenèse. La spéciation engendre non seulement de nouvelles espèces, mais également de nouveaux groupes, et toute l'histoire de l'évolution et de l'apparition des différents phylums est le résultat de cette spéciation.

Le mécanisme de spéciation implique deux étapes essentielles qu'il convient de bien distinguer:

- ▶ l'apparition et la diffusion d'une mutation au sein d'une population, d'une part;
- ▶ l'apparition d'un isolement génétique, dû à cette mutation, entre la population qui la possède et les autres populations, d'autre part.

Les mutations génétiques, ou les recombinaisons chromosomiques qui se produisent fréquemment, créent une diversité génétique qui permettra éventuellement aux espèces de s'adapter aux modifications de l'environnement. Beaucoup de ces mutations sont létales ou défavorables pour les individus et

seront éliminées par la sélection naturelle. D'autres sont neutres et se fixeront ou seront éliminées au hasard. Seule une petite fraction aura un effet favorable et parmi celles-ci certaines donneront naissance à une nouvelle espèce.

Les mutations, moteur de l'évolution

La vie commence au niveau moléculaire, et c'est à ce niveau de la variabilité intraspécifique qu'il faut rechercher les origines de la diversité du monde vivant et du potentiel adaptatif des espèces. Chacun des individus, appartenant à une espèce ou une sous-espèce, est en effet légèrement différent des autres sur le plan génétique et cette diversité génétique est la condition nécessaire pour créer la diversité biologique qui permettra aux espèces de mettre en œuvre des stratégies alternatives qui sont leurs réponses adaptatives aux changements de l'environnement. La variabilité intraspécifique ne se limite pas en effet à la composante génétique, mais se traduit par une gamme de phénotypes différents.

Les mutations au niveau moléculaire

C'est sur le plan génétique que se produit une mutation, c'est-à-dire un changement dans la structure des molécules d'ADN qui constituent les gènes, et qui sont le principal support de l'hérédité. Chez la plupart des êtres vivants, l'information génétique est localisée dans les chromosomes qui présentent une longue chaîne d'acide désoxyribonucléique (ADN) composée de secteurs, les gènes. Ces derniers sont porteurs des caractères héréditaires et de l'information biologique nécessaire au fonctionnement des cellules, des tissus et des organes. Les différentes variantes d'un gène sont appelées allèles. L'ensemble des gènes constitue le génotype d'un individu, son capital initial en quelque sorte, qu'il va pouvoir exploiter différemment selon les conditions qu'il rencontre dans le milieu qu'il habite.

La multiplication cellulaire ou mitose permet d'obtenir deux cellules filles semblables à la cellule mère. Les chromosomes et les gènes se reproduisent en principe à l'identique, mais des « erreurs » peuvent se produire dans l'ordre des séquences d'acides nucléiques lors de la duplication de l'ADN. Ces mutations génétiques spontanées créent de nouveaux allèles. La base de la diversité génétique au sein d'une espèce est constituée par ces variantes des gènes, les allèles.

Si un gène contrôle la production d'une certaine substance chimique, il pourra éventuellement produire une molécule différente. Ces mutations génétiques peuvent être létales, auquel cas il n'y a pas de suite. En revanche, si l'individu est viable et fertile, les mutations sont transmises aux descendants de l'individu chez lequel elles sont apparues et peuvent se traduire par des transformations évolutives comme une modification morphologique. Mais elles peuvent également ne pas être détectables à ce niveau et (ou) affecter des processus physiologiques, biochimiques ou comportementaux.

Compte tenu du nombre élevé de gènes, les mutations ne sont pas rares, mais beaucoup de ces mutants ne sont pas viables, ou ne s'expriment pas de manière visible dans le phénotype (on dit alors qu'elles sont neutres). Ce n'est qu'après une véritable course d'obstacles, à l'issue de laquelle beaucoup disparaîtront, que les survivants auront une chance de donner naissance à une population suffisamment importante pour qu'elle puisse s'établir et se pérenniser. Pour une espèce dont la reproduction est sexuée, c'est-à-dire 95 % du

monde vivant, il y a au moment de la reproduction un brassage des gènes au niveau de la population, des génotypes nouveaux apparaissent alors que d'autres disparaissent.

Le polymorphisme des protéines révélé par les techniques d'électrophorèse, était encore il y a une dizaine d'années le moyen le plus utilisé pour mettre en évidence les différences alléliques d'un gène et évaluer ainsi la diversité génétique. Il est désormais possible d'analyser la structure des gènes, et le polymorphisme de l'ADN peut être mis en évidence grâce aux techniques de plus en plus performantes de la biologie moléculaire. Comme le génome humain, plusieurs génomes de poissons ont été séquencés ou sont en cours de l'être (Fugu, Danio, Carpe)...

Les recombinaisons chromosomiques

Des mutations peuvent également intervenir lors de la mitose par modification de la structure des chromosomes. Le nombre de chromosomes est fixe pour une espèce donnée, mais des cassures, ou au contraire des fusions de chromosomes ou de parties de chromosomes, peuvent se produire, modifiant la composition chromosomique ou caryotype. Cela peut aller de simples inversions de certains bras (fig. 31) jusqu'à la réduction du nombre de chromosomes.

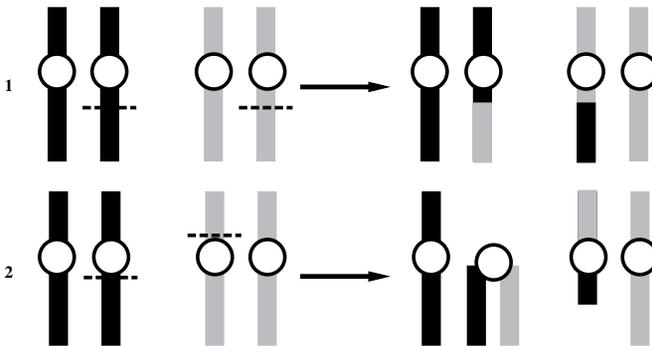


FIGURE 31

Évolution de la forme du chromosome par des changements dans sa structure.
1 : translocation ;
2 : fusion centrique.

Chez les poissons, cette évolution du nombre et de la forme des chromosomes est particulièrement spectaculaire dans l'ordre des Cyprinodontiformes pour laquelle on a pu montrer l'existence de nombreuses espèces très proches morphologiquement, alors que les caryotypes sont différents et qu'elles ne peuvent donc s'hybrider (voir les travaux de SCHEEL, 1968). Chez les *Aphyosemion*, le nombre haploïde varie entre $n = 24$ (nombre de base selon Scheel) chez *A. rectoogoense* et $n = 9$ chez *A. chrystyi*. Il existe un exemple particulièrement intéressant de spéciation avec réduction du nombre de chromosomes de 15 à 13, 11, 10 et 9 paires, respectivement, dans la série *Aphyosemion melanopterocognatum-schoutedeni-elegans-chrystyi*. Les phénotypes de ces espèces sont très semblables et elles ne peuvent être identifiées par la seule utilisation de caractères métriques ou méristiques. Elles se distinguent seulement par des détails de coloration de la livrée des mâles adultes. Ces différences avaient d'abord été attribuées à du polymorphisme intraspécifique, jusqu'à ce que l'étude des caryotypes et des expériences d'hybridation aient montré qu'il s'agissait d'espèces isolées sur le plan reproducteur.

La polyplœidie, qui se manifeste par un accroissement important du nombre de chromosomes, n'est pas rare chez les poissons, en comparaison avec les autres vertébrés. Ce phénomène paraît en particulier jouer un rôle majeur dans l'évolution des caryotypes de la famille des Cyprinidae et l'on a pu montrer récemment que certaines espèces de grands *Barbus* africains étaient hexaploïdes et possédaient 148-150 chromosomes (voir plus loin, tableau XV). Il est également possible d'induire expérimentalement la polyplœidisation chez certaines espèces de poissons.

Spéciation et variabilité de l'environnement : la sélection naturelle

Une population est une collection d'individus interféconds possédant des propriétés génétiques communes. L'espèce peut être constituée par une seule population, ou par plusieurs populations plus ou moins isolées géographiquement (on parle alors de métapopulation).

Le principe de la sélection naturelle implique deux processus complémentaires : l'existence d'une variabilité génétique héréditaire et un phénomène de sélection des individus les plus performants sur le plan reproducteur dans un type d'environnement donné. En effet, chaque espèce est en principe adaptée à un type d'environnement, mais tous les individus d'une population ne sont pas strictement identiques entre eux sur le plan génétique et phénotypique. Grâce au polymorphisme génétique, les individus constituant la population peuvent répondre de manière un peu différente aux contraintes de cet environnement. Lorsque les conditions se modifient, les génotypes qui produisent les phénotypes les plus aptes à répondre aux nouvelles contraintes ont un avantage adaptatif et sont sélectionnés au cours des générations successives. De manière générale, la sélection naturelle avantage les caractères favorables aux organismes en question.

Si les mutations génétiques favorisent l'apparition de nouveaux phénotypes au niveau individuel, c'est la sélection naturelle qui permettra ou non que les gènes mutants contrôlant ces innovations se répandent dans la population, à condition que ces mutants aient des aptitudes supérieures à la survie et à la reproduction. Dans le cas contraire, la mutation a peu de chances de se répandre, et peut même disparaître complètement si les conditions environnementales ne se modifient pas.

La sélection naturelle est donc un processus qui s'exerce sur des individus constituant une population. Elle implique :

- ▶ l'existence dans cette population d'une variabilité entre les individus qui la composent en termes de performances ou de caractéristiques phénotypiques (coloration, taux de croissance, résistance à l'anoxie, vitesse de nage) ;
- ▶ que ces caractères soient héréditairement transmissibles ;
- ▶ qu'ils aient une influence notable sur le taux de reproduction ou de survie.

La sélection affecte essentiellement la fréquence des gènes : tout gène contrôlant des adaptations qui renforcent les chances de succès de la reproduction sera avantagé, et sa fréquence peut alors s'accroître au cours des générations.

Les écosystèmes actuels ont subi beaucoup de modifications dans le passé, sous l'influence des changements climatiques et de l'histoire géologique (voir page 31). C'est grâce à la diversité génétique que les espèces ont pu mettre en œuvre de nouvelles stratégies qui constituent leurs réponses adaptatives aux changements de l'environnement. Dans certains cas, notamment lorsque des populations d'une même espèce ont été isolées géographiquement, cette recherche d'un ajustement avec les caractéristiques du milieu a pu conduire à l'apparition de nouvelles espèces : la spéciation peut alors être considérée comme la conséquence fortuite de l'adaptation d'une population à son environnement.

Modes de spéciation : comment les espèces naissent-elles ?

Toutes les espèces ayant évolué à partir d'un ancêtre commun, les espèces ancestrales ont donné naissance à de nombreuses reprises à deux ou plusieurs espèces filles. Dans quelles circonstances a lieu ce processus de subdivision qu'est la spéciation ? Deux théories ont suscité bien des débats : la théorie allopatrique (spéciation en un « autre lieu ») qui stipule qu'il doit y avoir isolement géographique pour que la spéciation ait lieu, et la théorie sympatrique (spéciation en un « même lieu ») qui estime que l'isolement n'est pas indispensable (fig. 32).

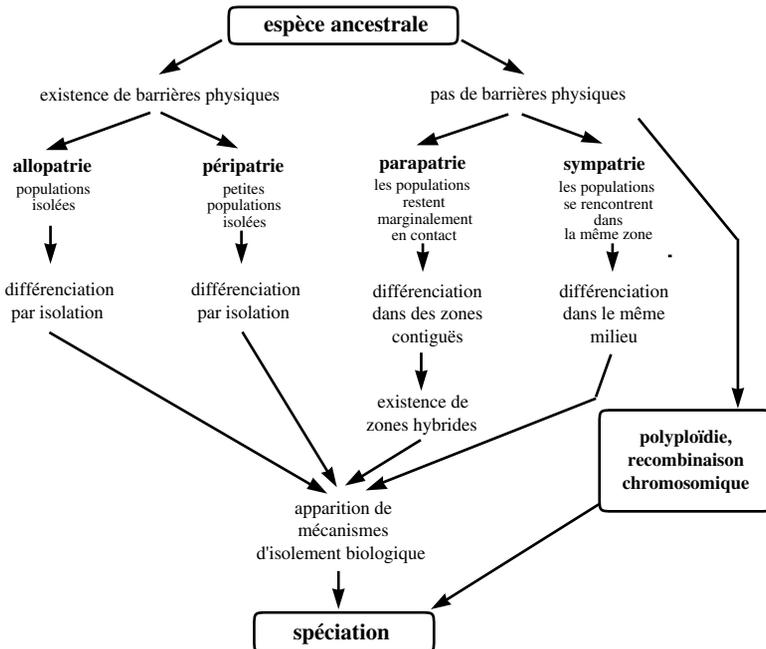


FIGURE 32
Les différents modes de spéciation pour les poissons africains.

DIFFÉRENTIATION GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS DE *SAROTHERODON MELANOTHERON*

Sarotherodon melanotheron est un tilapia qui habite les eaux saumâtres des lagunes et des estuaires de la bande côtière du Sénégal au Congo. D'après les caractères génétiques, cette espèce classée jusqu'ici dans le genre *Sarotherodon* est cependant plus proche du genre *Oreochromis* et pourrait même constituer un genre distinct car elle présente des différences assez marquées par rapport aux autres espèces de *Tilapia s. l.* (POUYAUD et AGNÈSE, 1995). Il faut d'ailleurs noter que c'est le seul incubateur paternel connu dans ce groupe.

L'étude du polymorphisme enzymatique de différentes populations de *S. melanotheron* de la côte ouest-africaine (POUYAUD et AGNÈSE, 1995) a également permis de confirmer l'existence de différences génétiques entre trois sous-espèces décrites par TREWAVAS (1983) sur la base de caractères morphologiques :

- ▶ *S. m. heudeloti* du Sénégal jusqu'en Guinée ;
- ▶ *S. m. melanotheron* de la Côte d'Ivoire jusqu'au Cameroun ;
- ▶ *S. m. nigripinis* du Rio Muni jusqu'au Congo.

Une autre sous-espèce, *S. m. leonensis*, est également mentionnée par Trewavas de la Sierra Leone jusqu'au Liberia.

La spéciation allopatrique

Le modèle classique de spéciation est celui de la *spéciation allopatrique* : des populations d'une même espèce ancestrale, ayant une distribution continue, deviennent isolées géographiquement du reste de l'espèce. En l'absence d'échanges de gènes entre ces populations, elles évoluent indépendamment et donnent naissance à de nouvelles espèces ne pouvant se reproduire entre elles. C'est de toute évidence la situation la plus courante, qui fait suite à des événements géologiques ou climatiques qui ont favorisé la fragmentation puis l'isolement de populations d'une même espèce. La plupart des bassins hydrographiques étant actuellement isolés les uns des autres, ils constituent, en quelque sorte, des îles dans lesquelles les populations d'une même espèce peuvent évoluer indépendamment les unes des autres. Si l'isolement est suffisamment long, les populations peuvent diverger au point de devenir des espèces différentes.

Un cas limite de la spéciation allopatrique est celui de la *spéciation péripatrique*. Il s'agit en termes simples de la spéciation intervenant dans des petites populations le plus souvent isolées à la marge d'une aire de répartition d'une espèce. Un exemple de spéciation péripatrique est celui d'espèces proches de *Brycinus imberi*. Trois espèces endémiques sont connues de zones limitées en marge de la zone de distribution de *B. imberi* : *B. abeli* (Oubangui), *B. carolinae* (Niger supérieur), *B. nigricauda* (Nipoué, Côte d'Ivoire) (voir p. 105). Ces trois espèces ressemblent beaucoup à *B. imberi* sur le plan morphologique et s'en différencient essentiellement par la coloration (PAUGY, 1986).

On parle également de *spéciation parapatrique* lorsque la spéciation intervient dans un milieu où les échanges de gènes peuvent exister mais sont fortement limités en raison, par exemple, de l'existence d'un cline géographique ou d'une ségrégation écologique. Un exemple connu est celui de *Sarotherodon melanotheron* qui est distribué le long de la côte ouest-africaine et pour lequel

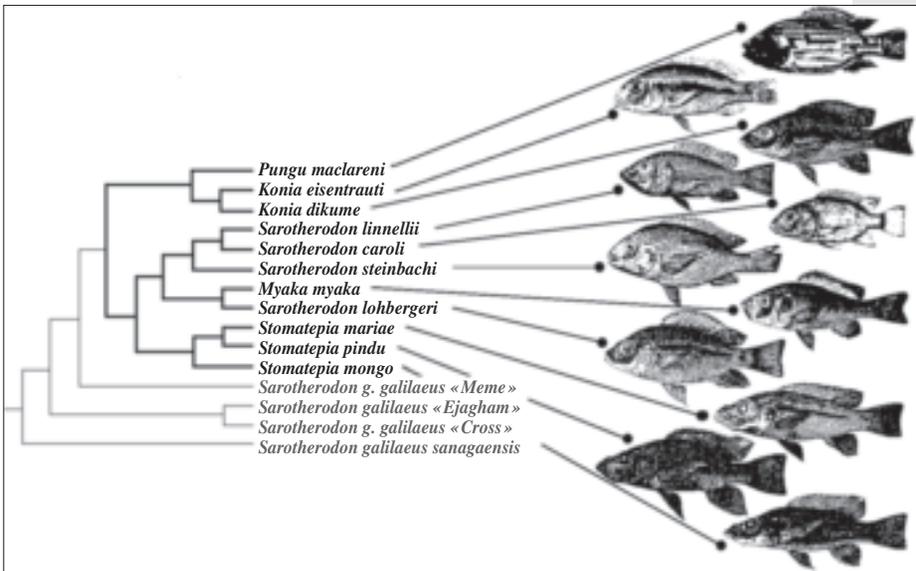
on distingue trois sous-espèces assez bien identifiées géographiquement, mais qui peuvent se trouver en contact aux limites de leurs aires de répartition.

La spéciation sympatrique

La spéciation sympatrique intervient dans une population occupant la même aire géographique et dans laquelle les échanges de gènes sont théoriquement possibles. Ce mode de spéciation a été très controversé et même contesté par certains scientifiques. Partant du principe que le concept d'espèce biologique implique que chaque espèce soit constituée de populations interfécondes, on estimait en effet que le flux de gènes et son brassage continu à l'intérieur d'une population étaient un obstacle à l'apparition de nouvelles espèces. Selon MAYR (1988), la théorie sympatrique conduit au paradoxe suivant : la coexistence de deux formes n'est pas possible sans isolement reproductif. Or cet isolement ne peut apparaître, à moins que les deux formes ne coexistent de façon stable. Cependant, un certain nombre de faits tendent à montrer que des mécanismes d'isolement peuvent apparaître dans des conditions sympatriques sous l'effet de la sélection naturelle, et le principe de la spéciation sympatrique s'est progressivement imposé (GIBBONS, 1996). On pourrait schématiser ainsi les processus impliqués : tout d'abord, à l'intérieur de l'aire de répartition continue d'une espèce, la sélection naturelle favorise l'apparition de deux formes qui peuvent avoir des comportements éthologiques différents (préférences alimentaires, préférences d'habitat, saison de reproduction décalée, etc.). Si la pression de sélection est suffisante et si le processus se poursuit assez longtemps, ces deux formes pourront diverger ensuite suffisamment pour donner naissance à deux espèces distinctes.

Un exemple de spéciation sympatrique a été proposé par SCHLIEWEN *et al.* (1994) pour des Cichlidae des lacs de cratère (lacs Barombi Mbo et Bermin) au Cameroun (fig. 33). Ils ont montré, sur la base de l'analyse de l'ADN mito-

FIGURE 33
Spéciation sympatrique des Cichlidae du lac Barombi Mbo au Cameroun (redessiné d'après SCHLIEWEN *et al.*, 1994 et TREWAVAS *et al.*, 1972).



LES ESSAIMS D'ESPÈCES

On utilise également les termes « essaim d'espèces » ou « foule d'espèces » (traduction approximative du terme anglais *species flocks*) pour désigner des groupes monophylétiques ou d'espèces très proches issues d'un ancêtre commun et endémiques dans un même milieu (GREENWOOD, 1984).

Ces essaims d'espèces comprennent un nombre anormalement élevé d'espèces voisines, qui sont le produit d'une spéciation particulièrement rapide (on parle parfois de spéciation explosive). Celle-ci correspondrait à la réponse évolutive d'une faune qui après avoir colonisé un nouveau milieu, se différencie en se spécialisant dans l'exploitation des différentes ressources offertes par ce milieu.

Si de nombreux genres de Cichlidae des grands lacs d'Afrique de l'Est correspondent effectivement à la définition d'une foule d'espèces, il faut savoir néanmoins que ce phénomène est observé pour d'autres groupes, comme les poissons-chats du genre *Dinopterus* (dix espèces) du lac Malawi, les *Chrysichthys* (six espèces), les *Caecomastacembelus* (huit espèces), les *Lates* (quatre espèces) du lac Tanganyika, les grands *Barbus* du lac Tana (treize espèces), les *Brienomyrus* du Gabon (six espèces).

chondrial, que les neuf espèces du lac Bermin et les onze du lac Barombi Mbo constituent des ensembles monophylétiques qui ont évolué chacun dans le lac lui-même à partir d'une seule espèce colonisatrice. Compte tenu de la taille et de la forme du lac, il est peu probable que des microbarrières géographiques aient favorisé une spéciation micro-allopatrique. Les auteurs suggèrent plutôt que la diversification des comportements trophiques (et du comportement écologique qui en découle) a été le facteur principal de la spéciation sympatrique dans chacun de ces lacs.

Les grands *Barbus* du lac Tana (Éthiopie) présentent également une remarquable diversité morphologique. Ils ont d'abord été décrits comme des espèces, puis comme des morphotypes d'une même espèce (BANISTER, 1973). NAGELKERKE *et al.* (1994), à la suite d'une étude détaillée, ont distingué treize morphotypes et constaté des différences dans les habitudes alimentaires des morphotypes. Ils ont alors émis l'hypothèse qu'il existait plusieurs espèces se différenciant par leur niche alimentaire et leurs préférences en termes d'habitat. Ils ajoutent qu'il s'agit probablement d'un phénomène de spéciation sympatrique. Cependant, MINA *et al.* (1996) ont montré que la diversification mor-

phologique n'intervenait qu'à un stade avancé de la croissance. Tout en soutenant l'hypothèse d'une spéciation sympatrique, ils estiment donc que le processus est en cours mais n'est pas encore achevé.

Compte tenu des observations précédentes, il est fort possible que le processus connu sous le nom de *radiation adaptative*, c'est-à-dire la colonisation de plusieurs niches d'un même système écologique par des populations ou des espèces descendant d'un ancêtre commun, soit une illustration de la spéciation sympatrique. Ce phénomène favorise en effet la spéciation car les colonisateurs développent des adaptations morphologiques et comportementales particulières à leur nouveau mode de vie.

Un exemple célèbre de radiation adaptative chez les poissons est celui des Cichlidae des grands lacs d'Afrique de l'Est. Ainsi, les Cichlidae du lac Victoria paraissent descendre d'une seule espèce d'origine fluviale qui aurait colonisé le lac et donné naissance aux quelque 300 espèces vivantes qui occupent toutes les principales niches écologiques disponibles pour les poissons d'eau douce. Pour certaines fonctions adaptatives en liaison avec le régime alimentaire, on peut observer différentes étapes de la spécialisation, depuis les premiers stades de la modification morphologique jusqu'aux formes corporelles les plus extrêmes. Par exemple, chez les poissons malacophages, certaines

espèces sont dotées seulement de quelques dents pharyngiennes élargies servant à écraser les coquilles, alors que d'autres espèces ont un très grand nombre de dents, certaines possédant même des os pharyngiens mêlés aux dents (voir p. 177).

La spécialisation du comportement est probablement un élément important du succès de la radiation adaptative. Au-delà de la spécialisation trophique, il y a celle du comportement reproducteur, y compris les parades, les colorations sexuelles et spécifiques, le comportement territorial et parental. On réunit donc ainsi toutes les conditions favorables à une spéciation sympatrique.

La spéciation des Cichlidae des grands lacs d'Afrique de l'Est: quels processus sont en jeu ?

Les grands lacs africains, où coexistent plusieurs centaines d'espèces de Cichlidae endémiques, sont de véritables laboratoires pour l'étude de la spéciation. De nombreux scientifiques se sont interrogés sur l'origine de cette grande diversité d'espèces et du mode de spéciation (allopatrique ou sympatrique ?) qui aurait permis d'y parvenir. Fortement marqués par l'idée que la spéciation allopatrique était le modèle dominant, ils se sont interrogés sur les conditions dans lesquelles celle-ci aurait pu se produire alors que les poissons peuvent, en principe, se déplacer sur l'ensemble du lac et maintenir ainsi un flux génique entre populations. Pour quelles raisons la spéciation des Cichlidae n'a-t-elle pas connu un tel succès dans les rivières et les fleuves ?

Pour expliquer qu'une telle spéciation allopatrique ait pu se produire dans ces lacs, des mécanismes différents, mais complémentaires, ont été suggérés (MARTENS *et al.*, 1994).

La fragmentation du système lacustre en plusieurs lacs de taille plus petite

Il y a maintenant des preuves que le niveau des grands lacs africains n'a pas été stable mais a beaucoup varié, même dans un passé récent. Ainsi, il y a 15 000 ans, le niveau du lac Victoria était d'au moins 75 m en dessous de son niveau actuel. Les fluctuations du niveau du lac Malawi ont pu atteindre 250 à 300 m au cours des derniers 25 000 ans (OWEN *et al.*, 1990).

Quant au lac Tanganyika, on a pu montrer que son niveau était inférieur de 600 m par rapport au niveau actuel il y a 25 000 ans (TIERCELIN *et al.*, 1989). Au cours du Pléistocène, le lac Tanganyika a été fragmenté en deux ou trois bassins séparés et en de nombreux petits lacs occupant le fossé d'effondrement. Cela a créé des conditions favorables à une spéciation allopatrique (MARTENS *et al.*, 1994). Les faunes se seraient mélangées de nouveau lors de la remontée des eaux, mais les espèces sexuellement isolées se seraient maintenues. Un tel mécanisme se répétant plusieurs fois à l'échelle géologique pourrait expliquer la grande richesse en espèces des grands lacs d'Afrique de l'Est.

MÉCANISMES IMPLIQUÉS DANS LA SPÉCIATION DES CICHLIDAE DES GRANDS LACS D'AFRIQUE DE L'EST

Ce qui surprend lorsqu'on observe les essais d'espèces de Cichlidae dans les grands lacs d'Afrique de l'Est, c'est bien sûr l'extrême richesse des formes et des couleurs de ces poissons mais aussi la grande ressemblance des formes d'un lac à l'autre. Cette ressemblance a fait penser que ces essais d'espèces avaient une origine commune. MEYER *et al.*, 1990 ont clairement montré qu'il n'en était rien et que chaque lac avait développé son propre essaim d'espèces. On peut alors se demander pourquoi, dans des lacs aussi différents les uns des autres, l'évolution a abouti à des formes si ressemblantes. En effet, quoi de commun entre le lac Tanganyika très profond (1 470 m) et très ancien (20 millions d'années) et le lac Victoria qui ne fait qu'une quarantaine de mètres de profondeur et qui se serait asséché, au moins partiellement, il y a 14 000 ans environ ? Pourquoi des phénomènes identiques se répètent-ils à chaque fois et indépendamment dans ces lacs.

Pour le comprendre, il faut d'abord noter que dans chaque lac, chacun de ces essais d'espèces a pour origine une espèce fluviatile qui colonisa le milieu lacustre. Il semble ensuite que l'évolution ait joué sur deux leviers à la fois : la forme du crâne et particulièrement de la mâchoire d'une part, et la couleur d'autre part.

En effet, une fois dans le milieu lacustre, notre Cichlidae fluviatile trouva à sa disposition un grand nombre de biotopes différents à coloniser, avec chacun ses propres ressources alimentaires : des algues à brouter, des mollusques à consommer, des proies pélagiques à capturer... Rapidement, des groupes se spécialisèrent dans un type de régime alimentaire, comme l'ont bien montré ALBERSTON *et al.* (1999) dans le lac Malawi, où très tôt les espèces se sont réparties en deux groupes : celles qui exploitent les habitats rocheux, et celles qui exploitent les fonds sableux. Ce type d'adaptation a été possible grâce à l'extraordinaire plasticité du crâne et de la mâchoire de ces espèces. ALBERSTON *et al.* (2003 a et b) ont montré également que seuls une dizaine

des différences morphologiques observés (entre brouteurs, filtreurs, prédateurs, etc.). Ces gènes sont pour la plupart groupés (on dit « liés ») à l'intérieur du génome et ont souvent des effets multiples. Par exemple, certains gènes peuvent intervenir à la fois sur la hauteur et la longueur d'une mâchoire. ALBERSTON *et al.* (2003 b) ont également mis en évidence que des phénomènes sélectifs sont bien intervenus pour aboutir aux formes que l'on observe aujourd'hui.

Si l'on considère que les espèces fluviatiles, ayant donné naissance à ces différents essais d'espèces, possédaient les mêmes potentialités génétiques d'évolution de la mâchoire, il n'est pas étonnant dès lors que des pressions sélectives identiques dans des lacs différents aient donné lieu à des phénotypes identiques dans ces mêmes lacs. Autrement dit, dans deux lacs différents, les pressions de sélection qui vont contraindre une espèce à se spécialiser dans le broutage des algues, par exemple, vont conduire à adopter une même solution, quel que soit le lac.

Enfin, les variations de couleur constituent un autre mode de diversification qui fait intervenir la sélection sexuelle particulièrement bien étudiée chez les Cichlidae du lac Victoria. Les mâles sont souvent brillamment colorés alors que les femelles arborent des couleurs plus ternes. La reproduction est souvent sous la dépendance de signaux visuels liés à ces colorations. Généralement la femelle choisit le mâle en fonction de critères de coloration. SEEHAUSEN *et al.* (1997) ont ainsi montré que la turbidité de l'eau (due par exemple à l'eutrophisation) pouvait altérer la perception des couleurs par les poissons et ainsi rompre les barrières éthologiques qui séparent les espèces (et donc aboutir à des hybridations). Si l'on ajoute aussi que les gènes qui contrôlent la morphologie crânienne peuvent être liés à ceux qui contrôlent les choix des partenaires (sélection sexuelle), on peut alors prédire une sélection directionnelle liant morphologie et couleur et comprendre alors pourquoi les essais d'espèces des grands lacs d'Afrique de l'Est se ressemblent tant.

Des régimes alimentaires très variés

Alors que leurs ancêtres d'origine fluviale qui ont peuplé les grands lacs étaient vraisemblablement des généralistes, les Cichlidae, de même que les pinsons de Darwin, ont développé une large gamme de régimes alimentaires en milieu lacustre. Il en est résulté un certain nombre d'adaptations morphologiques au type de nourriture et à sa capture, ainsi que des adaptations écologiques et comportementales comme, par exemple, une fréquentation plus systématique de certains types d'habitat où la nourriture est présente (voir radiation adaptative ci-dessus).

Une spéciation allopatrique dans le lac lui-même

Elle peut avoir lieu, même s'il n'y a pas fragmentation du milieu lacustre. Les recherches menées sur les peuplements de poissons des grands lacs ont montré en effet que beaucoup d'espèces de Cichlidae benthiques ne sont présentes qu'à certaines profondeurs et sur certains types de fond dont elles ne s'éloignent guère au cours de leur vie. Ce comportement sédentaire (on parle également de sténopie) est associé à un comportement reproducteur impliquant la garde d'un territoire et des soins parentaux, qui ne favorise pas non plus la dispersion.

De nombreuses espèces de *mbuna*, ces Cichlidae endémiques du lac Malawi, ont ainsi des habitats très spécifiques et sont susceptibles de passer leur vie entière, de la fécondation à la mort, dans le seul habitat auquel elles sont inféodées. Il est donc possible, dans des lacs de grande superficie, que l'existence d'îles et (ou) de fonds hétérogènes distribués en taches favorise le maintien de populations isolées qui, en raison de leur sténopie, entretiennent peu d'échanges entre elles. Cette situation est favorable à la spéciation d'espèces sympatriques, selon un modèle que l'on peut comparer dans une certaine mesure à celui de la spéciation allopatrique, des barrières comportementales et écologiques au sein d'un même système lacustre limitant ou empêchant cette fois le flux génique entre sous-populations. RIBBINK (1994) considère que la sténopie particulièrement marquée des Haplochromines expliquerait pour une grande part l'extraordinaire diversification observée dans ce groupe (près de 1 000 espèces). Il est admis en effet que les ancêtres des essaims d'espèces de Cichlidae des grands lacs sont des espèces fluviales eurytopes, c'est-à-dire peu sélectifs en termes d'habitat, et que l'histoire de leur évolution va dans le sens d'une spécialisation croissante. Le potentiel évolutif de ces colonisateurs eurytopes était probablement faible, mais serait devenu de plus en plus important au fur et à mesure que certaines lignées se spécialisaient et devenaient sténopes (RIBBINK, 1994).

L'hypothèse a également été avancée que la variabilité de l'environnement en milieu fluvial sélectionne les espèces eurytopes au détriment des espèces sténopes qui ne peuvent se maintenir. Ce serait une explication possible au fait qu'il y a plus d'espèces de Cichlidae dans les lacs que dans les fleuves africains. D'ailleurs, les tilapias qui sont eux aussi eurytopes, ne sont représentés que par une dizaine d'espèces dans les grands lacs. Cependant, la sténopie n'est possible que dans les lacs où les conditions restent relativement stables sur le long terme. Le nombre plus restreint de Cichlidae présents dans le lac

Tanganyika résulterait du fait que les habitats démersaux sont trop instables (remontées d'eaux profondes anoxiques, en particulier) pour permettre l'évolution des spécialisations aboutissant à la sténopie et le développement d'une importante foule d'espèces (ECCLES, 1986).

De même, le faible nombre de Cichlidae (seize espèces d'Haplochromines) observé dans le lac Kivu serait dû à l'instabilité géologique depuis le Pléistocène, qui aurait causé des extinctions importantes d'espèces et inhibé la diversification des espèces survivantes. Ces dernières ont échappé aux périodes d'instabilité en se réfugiant dans les rivières avoisinantes, à partir desquelles elles ont recolonisé le lac lors de périodes plus favorables. Ces espèces, contrairement à la plupart des autres Haplochromines des grands lacs, sont d'ailleurs généralistes et eurytopes, ce qui conforte les conclusions précédentes sur le rôle de la sténopie.

Le rôle de la prédation

Dans la spéciation des poissons africains, et notamment celle des Cichlidae des grands lacs, le rôle de la prédation a fait l'objet de nombreuses discussions. Selon certaines hypothèses, les prédateurs, en patrouillant dans des zones possédant des abris, contribuent à fractionner les populations et à les maintenir sous forme de taches isolées, ce qui favorise la spéciation (LOWE-McCONNELL, 1987). Dans les peuplements pélagiques, la pression de prédation semble au contraire aboutir à l'uniformité et à une réduction de la diversité. Cette hypothèse est confirmée par COULTER (1991 a) pour les poissons du lac Tanganyika, où les *Lates* spp. et le Cichlidae *Boulengerochromis microlepis* exercent une grande influence sur les juvéniles et les petits poissons qui sont obligés de se cacher ou d'adopter des comportements en bancs. Ces prédateurs ont également une forte influence sur les stratégies de reproduction des proies, leur comportement et leur taux de mortalité. Il semble cependant que le rôle des prédateurs ne soit pas aussi important dans les lacs Victoria et Malawi où les nombreux prédateurs sont, eux-mêmes, inféodés à certains types d'habitat. Les conséquences dramatiques de l'introduction du *Lates* dans le lac Victoria montrent *a posteriori* que les nombreuses espèces de Cichlidae qui ont disparu ne possédaient pas, en fait, les mécanismes comportementaux ou les abris adéquats pour échapper à la prédation.

À quelle vitesse se fait la spéciation ?

Il n'y a pas beaucoup de données sur la vitesse de spéciation des poissons africains, mais il est évident que celle-ci est éminemment variable selon les groupes phylogénétiques et les conditions de l'environnement (COULTER, 1994).

Ainsi, dans le lac Nabugabo qui a été isolé du lac Victoria il y a environ 4 000 ans par une bande de sable, il existe actuellement huit espèces d'Haplochromines, dont cinq endémiques. Ces dernières sont apparues depuis l'isolement du lac, à partir de sous-populations d'espèces qui étaient présentes dans le lac Victoria. Dans ce dernier, il est possible qu'un épisode de spéciation ait pu intervenir il y a environ 14 000 ans, période de relative sécheresse durant laquelle le lac était fragmenté en de nombreux petits lagons. On peut d'ailleurs

penser qu'à cette occasion plusieurs espèces existant préalablement ont également disparu.

En ce qui concerne les Haplochromines du lac Malawi, OWEN *et al.* (1990) estiment que la spéciation a pu être très rapide et avancement une durée de 200 ans !

Sur le plan évolutif, VRBA (1980) a avancé l'hypothèse que les différences observées, en ce qui concerne les vitesses de spéciation à l'intérieur d'un « clade », sont la conséquence d'une différenciation eurytope/sténotope : un taux élevé de spéciation ainsi qu'un fort taux d'extinction sont associés à une grande sténopathie. En d'autres termes, lorsque la sténopathie augmente en raison d'une plus grande spécialisation, le taux de spéciation augmente. Cette hypothèse paraît être vérifiée chez les Cichlidae des grands lacs africains : les Haplochromines, qui sont beaucoup plus sténotopes que les tilapias, ont également beaucoup plus d'espèces. En outre, parmi les Haplochromines, ce sont les foules d'espèces dont les membres sont les plus sténotopes qui ont le plus d'espèces (RIBBINK, 1994).

Les convergences évolutives : hasard ou nécessité ?

Il y a convergence lorsqu'il y a apparition, au cours de l'évolution, de caractéristiques similaires chez des espèces différentes appartenant éventuellement à des lignées très éloignées. Ces convergences sont liées le plus souvent au fait que les espèces sont soumises à des contraintes similaires en occupant des niches écologiques comparables dans des systèmes écologiques différents. Des espèces appartenant à des groupes taxinomiques différents peuvent présenter des convergences remarquables sur le plan morphologique. C'est le cas par exemple pour l'espèce africaine *Hepsetus odoe* (Hepsetidae), qui ressemble beaucoup au brochet européen *Esox lucius* et au genre sud-américain *Boulengerella* (Ctenoluciidae).

Les espèces des genres africains *Alestes* et *Brycinus* (Alestidae) ressemblent, respectivement, à l'ablette *Alburnus* et au gardon *Rutilus*, ou au rotengle *Scardinius* (Cyprinidae), par la forme du corps, de la bouche, des nageoires anales et la coloration.

Citharinus (Citharinidae) des bassins nilo-soudaniens ou *Distichodus* (Distichodontidae) sont également proches de la brème *Abramis brama* par la forme du corps et des nageoires (fig. 34, voir planches couleur hors texte).

Enfin, la forme et certaines caractéristiques des Cichlidae rappellent celles de certains Percidae européens et Centrarchidae nord-américains.

Dans le cas des grands lacs d'Afrique de l'Est, on observe également des exemples d'évolution convergente de certains caractères anatomiques ou comportementaux chez les Cichlidae. La spécialisation pour l'utilisation de mêmes ressources s'est produite simultanément dans plusieurs lacs et a donné lieu le plus souvent à des modifications morphologiques comparables chez des espèces n'appartenant pas à la même lignée évolutive. On a pu parler à ce sujet d'espèces « écologiquement équivalentes » (FRYER et ILES, 1972). Ainsi, les genres *Bathybates* et *Rhamphochromis*, endémiques respectivement

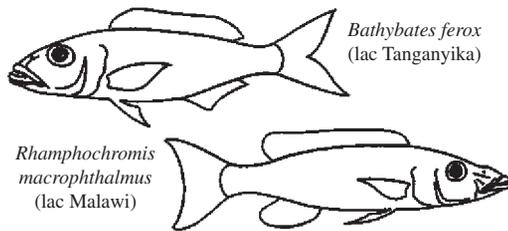
des lacs Tanganyika et Malawi, sont des piscivores de pleine eau partageant des caractères similaires : une tête et un corps allongés, et des dents pointues (STIASSNY, 1981). Ces deux genres ne sont pas phylogénétiquement proches et ont évolué indépendamment dans chacun des lacs (fig. 35).

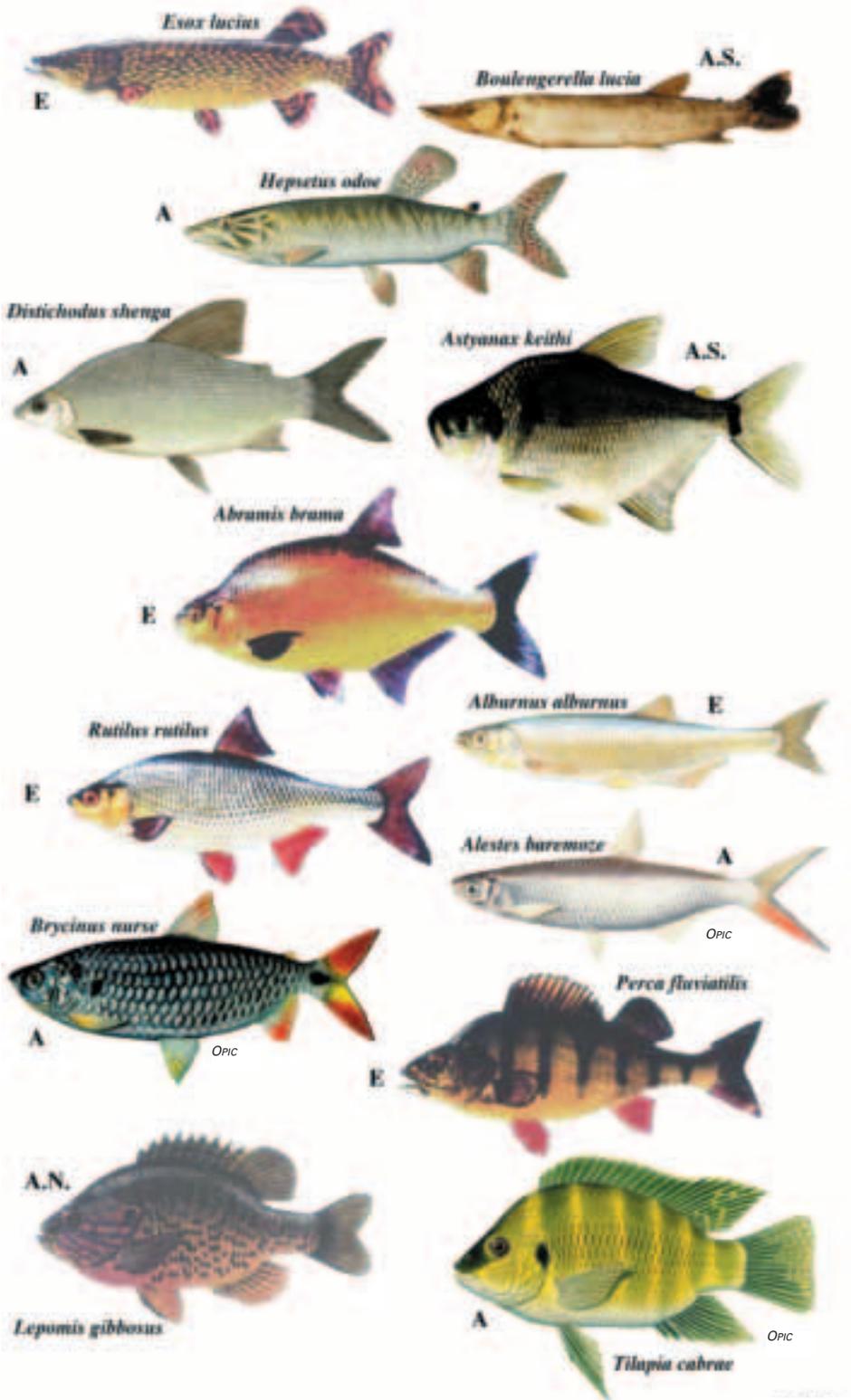
Chez les Cichlidae qui se nourrissent de mollusques, on a observé le développement d'épaisses meules pharyngiennes pour écraser les coquilles aussi bien chez les *Mylochromis* du lac Victoria que chez des espèces du lac Malawi comme *Maravichromis sphaerodon* ou *Lethrinops mylodon*.

D'autres exemples de convergences morphologiques (certains auteurs préfèrent parler de parallélisme) liées à des habitudes alimentaires ont également été signalés chez les poissons pédophages ou lépidophages des grands lacs.

FIGURE 35

Exemple d'espèces endémiques « écologiquement équivalentes » et phylogénétiquement éloignées (redessiné d'après FRYER et ILES, 1972).





La diversité des poissons africains : l'héritage de l'évolution

Fig. 32 – Quelques exemples de convergence de forme entre espèces de familles différentes provenant d' Afrique (A), d' Amérique du Nord (A.N.), d' Amérique du Sud (A.S.) et d' Europe (E).

B. lucia (d'après PLANQUETTE *et al.*, 1996; *A. keithi* (d'après BOUJARD *et al.*, 1997); *D. shenga* (d'après SKELTON, 1993).