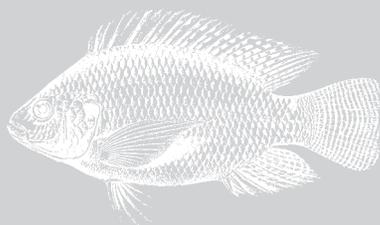


Taxinomie et systématique



La taxinomie, et non taxonomie (voir encadré), consiste à nommer et décrire les organismes. Il s'agit d'une science très formalisée, dont les règles sont établies et révisées régulièrement par une Commission internationale de nomenclature zoologique créée en 1895. Le Code international de nomenclature zoologique contient toutes les règles de désignation des espèces animales qui sont les mêmes pour tous les groupes zoologiques.

Un des principes de base est que le premier nom donné à une espèce a priorité sur les autres. Il n'est pas rare en effet que des révisions taxinomiques d'un groupe mettent en évidence que certaines espèces ont été décrites sous des noms différents, soit que les auteurs n'aient pas eu accès à toute l'information, soit qu'ils se soient trompés. Dans ces conditions la règle de priorité doit être appliquée, ce qui amène à modifier parfois le nom sous lequel l'espèce était connue jusque-là. Cependant la situation peut même être beaucoup plus complexe comme dans le cas de *Schilbe mystus* (voir encadré « Qui est *Schilbe mystus* ? »).

Un autre cas bien connu est celui de l'holotype empaillé de *Synodontis xiphias*, décrit en 1864 par Günther, qui possède un museau prolongé et pointu à la façon d'un espadon. L'espèce n'a jamais été signalée depuis, et pour cause puisque la radiographie a montré que le museau allongé était un faux nez, dû à une armature métallique, et obtenu lors de l'empaillage (POLL, 1971) (fig. 36). L'holotype de *Synodontis labeo* GÜNTHER (1865) appartient à la même espèce, mais le nom de *S. xiphias* reste valable par application de la loi d'antériorité et malgré la difformité de l'individu retenu comme type.

La systématique, quant à elle, est l'étude de la diversité des organismes et des relations entre ces organismes. Elle a pour objectif de classer les espèces et de rechercher quelles sont les phylogénies, ce qui est différent dans son essence des objectifs de la taxinomie. La classification consiste à reconnaître et à définir des groupes ou taxons (c'est-à-dire un ensemble d'organismes possédant en commun un caractère particulier), que les taxinomistes auront à nommer. Selon la classification hiérarchique proposée par LINNÉ (1758), à chaque rang de la hiérarchie correspond un nom de taxon. Si les idées, en matière de classification surtout, ont bien évolué depuis le XVIII^e siècle, les bases jetées par Linné, en matière de taxinomie, restent encore solides. Ce que l'on appelle actuellement biosystématique est une approche moderne de la taxinomie et de la phylogénie, qui fait appel à des informations de différentes origines : morphologie, génétique, biologie, spécificité parasitaire, comportement et écologie. Ce type de démarche est sans aucun doute appelé à se développer.

TAXINOMIE

Pourquoi écrire Taxinomie plutôt que Taxonomie ? Une réponse circonstanciée à cette question a été publiée en 1962 dans *Mammalia* (p. 285) et reprise en 1970 dans le *Bulletin du Muséum* (p. 301, note infrapaginale).. En résumé, la Taxinomie, du grec *taxis* (arrangement) et *nomos* (loi), est l'étude des lois de la classification.

La Taxinomie, du grec *taxis* (unité) et *onoma* (nom), est l'activité qui aboutit à nommer les groupes d'êtres vivants que l'on appelle souvent des taxons. En composition, le radical grec donne donc taxi-, comme dans taxidermie, et non taxo- (DAGET, 1977)..

Qu'est-ce qu'une espèce ?

Les naturalistes du monde entier utilisent un même système de nomenclature pour désigner et identifier les espèces, le système binomial hérité de LINNÉ (1758). Mais la notion d'espèce est depuis longtemps un sujet de controverses et il n'existe à l'heure actuelle aucune définition entièrement satisfaisante.

Le concept typologique de l'espèce

Jusqu'au milieu du XIX^e siècle, les systématiciens avaient une conception fixiste de l'espèce : elles étaient telles que Dieu les avait créées, immuables et en nombre limité. Le but de la taxinomie était alors d'inventorier toutes les formes de vie existantes et de décrire leurs caractères spécifiques. Selon Linné, « il y a autant d'espèces que l'Être suprême a créé dès le début de formes différentes », et il a formalisé cette conception en matérialisant l'espèce par un individu type (holotype ; voir encadré « Code International de Nomenclature ») auquel est affecté un binom latin afin de l'identifier et de le classer.

Pour des raisons pratiques, la notion d'espèce typologique est encore utilisée de nos jours : l'espèce est un ensemble d'individus identiques entre

QUI EST *SCHILBE MYSTUS* ?

Après l'examen de l'holotype supposé de *Schilbe mystus*, De Vos et Skelton (1990) ont montré que celui-ci, décrit en 1758 par Linné, appartenait en réalité à la même espèce que celle appelée jusque-là *S. (Eutropius) niloticus* décrit seulement en 1829 par Rüppell. Si les deux espèces sont synonymes, et en application du Code international de nomenclature zoologique, le nom le plus ancien *S. mystus* a priorité sur celui de *S. niloticus*. En toute rigueur, tous les poissons identifiés jusque-là *S. niloticus* doivent donc être renommés *S. mystus*.

Mais si l'holotype de *S. mystus* est synonyme de *S. niloticus*, ce n'est pas le cas pour les autres poissons identifiés jusque -à sous le nom de *S. mystus* qui sont différents de *S. niloticus* et du type de *S. mystus*. À quelle espèce appartiennent-ils ? Parmi les espèces qui avaient été mises à tort en synonymie avec le type de *S. mystus*, le nom le plus ancien est celui de *S. intermedius* décrit par Rüppell en 1832 et dont la description correspond bien aux « ex-mystus ». En conséquence, les poissons décrits avant 1990 sous le nom de *S. mystus* doivent être renommés *S. intermedius*. Ainsi, l'application de règles taxinomiques au demeurant tout à fait justifiables, conduit à une situation qui est particulièrement confuse pour l'utilisateur non spécialisé : le nom *S. mystus* est maintenant appliqué à une espèce largement citée dans la littérature sous le nom de *S. niloticus*, et les anciens *S. mystus* prennent le noms de *S. intermedius*. Mais ce changement de nomenclature n'a pas été appliqué partout et par tous avec rigueur, de sorte que l'on se demande souvent si le nom utilisé est celui qui est proposé par la révision, ou si c'est l'ancien nom. La rigueur légendaire du taxinomiste n'a guère tenu compte dans ce cas précis de la confusion qui allait en découler pour les ichthyologues biologistes ou écologistes...

EXTRAIT DU CODE INTERNATIONAL
DE NOMENCLATURE ZOOLOGIQUE (troisième édition)

adopté par la xx^e assemblée générale
de l'Union internationale
des sciences biologiques (février 1985)

Type, s.m. Terme utilisé seul, ou constituant une partie d'un terme composé, pour dénoter une sorte particulière de spécimen ou de taxon.

Allotype, s.m. Terme non réglementé par le Code, désigne un spécimen de sexe opposé à l'holotype [Rec. 72A].

Écotype, s.m. Terme non réglementé par le Code, utilisé auparavant dans le sens de syntype ou de paratype, mais qui ne devait plus être utilisé en nomenclature zoologique [Rec. 73E].

Génotype, s.m. Terme non réglementé par le Code, utilisé auparavant dans le sens d'espèce type, mais qui ne devait plus être utilisé en nomenclature zoologique [Rec. 67A].

Hapantotype, s.m. Une ou plus d'une préparation d'individus directement en rapport, représentant différents stades dans le cycle évolutif et formant ensemble un type porte-nom d'une espèce actuelle de protozoaires [Art. 72c (iv)].

Un hapantotype est une série qui ne doit pas être restreinte par une sélection de lectotype ; toutefois, s'il est constaté qu'un hapantotype consiste en individus de plus d'une espèce, des composants peuvent être éliminés jusqu'à ce qu'il ne contienne que des individus d'une seule espèce [Art. 72c (iv) (1)].

Holotype, s.m. Spécimen unique désigné comme le type porte-nom d'une espèce ou d'une sous-espèce lorsque celle-ci est établie, ou le spécimen unique sur lequel un tel taxon est fondé lorsque le type n'est pas spécifié [Art. 73A].

Lectotype, s.m. Syntype désigné comme le seul type porte-nom subséquemment à l'établissement d'une espèce ou d'une sous-espèce nominale [Art. 74].

Néotype, s.m. Le spécimen unique désigné comme le type porte-nom d'une espèce ou d'une sous-espèce nominale pour laquelle il y a lieu de croire qu'il n'existe plus d'holotype, de lectotype, de syntype ou de néotype antérieur [Art. 75].

Paralectotype, s.m. Chacun des spécimens d'une série type syntypique qui restent après la désignation d'un lectotype [Art. 72a (iii), Rec. 74F].

Paratype, s.m. Chacun des spécimens d'une série type autres que l'holotype [Art. 72a (iii), Rec. 73D].

Syntype, s.m. Chacun des spécimens d'une série type lorsque l'holotype et le lectotype n'ont pas été désignés [Arts 72a (ii), 73b, 74].

Topotype, s.m. (topotypique, a.). Terme, non réglementé par le Code, qui désigne un spécimen originaire de la localité type de l'espèce ou de la sous-espèce à laquelle il est censé appartenir, qu'il s'agisse ou non d'un spécimen de la série type.

eux et avec le spécimen « type », c'est-à-dire l'exemplaire ayant servi à décrire et caractériser l'espèce sur le plan morphologique. Ce type est déposé dans un musée où il sert de référence ou en quelque sorte d'étalon pour des comparaisons ou des révisions ultérieures.

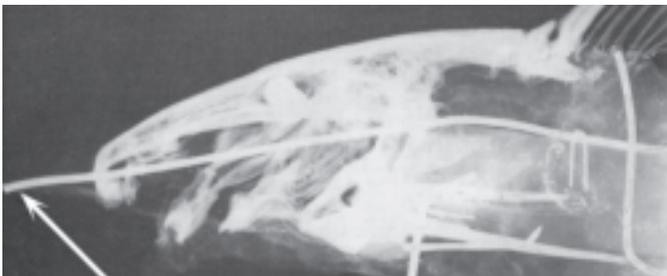


FIGURE 36
Radiographie
de la tête de
Synodontis xiphias
(d'après PoLL,
1971).

Le concept d'espèce biologique

La conception typologique de l'espèce fit lentement place, au début du xx^e siècle, au concept d'espèce biologique. Cuvier, en 1798, avait déjà utilisé un critère biologique en définissant l'espèce comme « la collection de tous les corps organisés, nés les uns des autres, ou de parents communs, et de tous ceux qui leur ressemblent autant qu'ils se ressemblent entre eux ». La définition qu'en a donné MAYR (1942), un siècle et demi plus tard, n'est pas fondamentalement différente mais insiste sur l'aspect biologique : les espèces sont des groupes de populations dont les membres peuvent se croiser entre eux, et qui sont reproductivement isolés des autres groupes. L'un des critères majeurs pour différencier des espèces voisines est le fait que les hybrides éventuels ne seront pas viables ou seront stériles. « La genèse des espèces consiste donc simplement en l'acquisition, par le jeu de l'évolution, de quelque différence - n'importe laquelle - qui empêche la production d'hybrides féconds entre des populations, dans des conditions naturelles. » (WILSON, 1993)

Sur le plan génétique, le concept d'espèce biologique implique qu'il existe un pool de gènes qui peut se recombiner à l'intérieur de toute la population lors de la reproduction sexuée, mais que ce pool génique est en quelque sorte « protégé » d'un mélange possible avec d'autres pools par des mécanismes biologiques, physiologiques ou comportementaux.

Si le concept d'espèce biologique n'est pas discutable, il est néanmoins difficile à appliquer chez les poissons dans la mesure où des essais systématiques de croisement entre diverses populations naturelles sont particulièrement difficiles à mettre en œuvre.

Le concept de système spécifique de reconnaissance pour l'accouplement

En réaction au concept d'isolement reproductif qui sous-tend celui d'espèce biologique, PATERSON (1985) estime qu'il n'y a aucune raison apparente pour que des espèces qui évoluent indépendamment dans des aires géographiques isolées aient avantage à développer des mécanismes qui aboutissent à un isolement reproductif.

Le concept de système spécifique de reconnaissance pour l'accouplement part au contraire du principe que les partenaires sexuels conspécifiques doivent partager des caractères spécifiques comme un ensemble co-adapté de signaux et de réponses entre mâles et femelles de la même espèce pendant la parade nuptiale, pour se rencontrer et assurer la fertilisation des gamètes (RIBBINK, 1988). Une espèce est ainsi composée d'individus qui ont un même système de fertilisation, c'est-à-dire l'ensemble des adaptations qui concourent à favoriser et faciliter la rencontre entre les partenaires sexuels pour assurer la reproduction : signaux de reconnaissance visuels, chimiques ou soniques, colorations, parades nuptiales, périodes de reproduction synchrones, préférence pour les mêmes types d'habitat et les mêmes sites de ponte, territorialité...

Ce concept est une alternative intéressante. Ce n'est pas l'existence de barrières à l'hybridation qui constitue un critère important de spéciation, mais l'existence de systèmes de reconnaissance sélectifs entre partenaires conspécifiques.

Espèces jumelles

Ce sont des espèces biologiques qui ont acquis un isolement reproductif mais qui sont encore difficiles à discerner sur la base de leur morphologie. Ces espèces résulteraient le plus souvent d'une spéciation récente.

Nous donnerons deux exemples qui illustrent bien ce que certaines techniques récentes peuvent apporter pour mieux séparer certaines espèces de phénotypes proches, résultant donc vraisemblablement d'une spéciation assez récente.

FIGURE 37

Morphologie générale de trois espèces sympatriques de *Labeo* d'Afrique occidentale (d'après PAUGY *et al.*, 1994).



Labeo du Sénégal et du Niger

Dans le haut cours de ces deux bassins, nous avons trouvé de nombreux spécimens intermédiaires entre *L. senegalensis* et *L. coubie*, que nous pensions, au début, être d'éventuels hybrides. Si cette forme se rapproche par sa morphologie générale de *L. senegalensis*, en revanche, l'anatomie de sa bouche rappelle celle de *L. coubie*. De même, le nombre de branchiospines sur le premier ceratobranchial ne permet pas de trancher et laisse également supposer une forme hybride. L'analyse comparée de la parasitofaune branchiale (Monogènes) des trois formes de *Labeo* permet en revanche de trancher et prouve qu'il ne s'agit pas d'un hybride mais bien d'une espèce valide possédant une parasitofaune spécifique. Également, l'étude génétique par électrophorèse de protéines des trois formes permet, sans ambiguïté, de statuer sur la spécificité réelle de l'hybride supposé. En raison de sa coloration particulière, cette nouvelle espèce a été nommée *L. roseopunctatus* (fig. 37).

Petrocephalus du Niger

Dans le bassin supérieur du Niger, on rencontre trois formes de *Petrocephalus* aux caractéristiques métriques et méristiques identiques et qui ne diffèrent que par le patron de coloration :

► forme A, livrée uniformément argentée ;

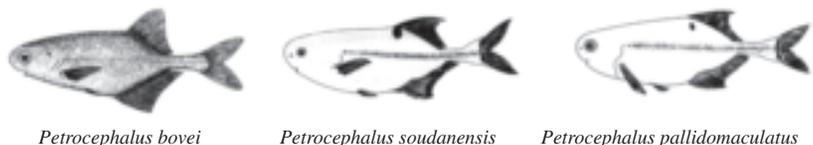


FIGURE 38

Morphologie générale de trois espèces sympatriques de *Petrocephalus* d'Afrique occidentale (d'après PAUGY *et al.*, 1994).

► forme B, premiers rayons de la dorsale fortement marqués de noir, une tache sous-dorsale noire attenante à la nageoire ;

► forme C, une tache grise sous-dorsale isolée de la nageoire.

La forme A, connue depuis longtemps, correspond à *P. bovei*, espèce largement répandue mais dont la morphologie, hormis la coloration, ne diffère pas des deux autres formes. Afin de statuer sur l'éventuelle spécificité de ces trois formes, les caractéristiques de la décharge électrique émise par ces Mormyridae ont été étudiées. Si les formes A et C ne peuvent être différenciées, en revanche, les individus du groupe B montrent des caractéristiques différentes. De même, la forme des décharges ne permet pas de distinguer A et C, mais les séparations génétiques confirment le niveau spécifique de ces trois formes (AGNÈSE et BIGORNE, 1992). Outre *P. bovei* déjà connu, l'aide de nouvelles techniques a permis de reconnaître la validité spécifique des deux autres formes et donc de contribuer à la description de deux nouvelles espèces, *P. soudanensis* et *P. pallidomaculatus* (fig. 38).

Les espèces polytypiques

Le concept d'espèce polytypique se réfère à une espèce qui peut présenter plusieurs formes et (ou) qui est composée de plusieurs sous-espèces pouvant présenter des différences sur le plan morphologique, physiologique, écologique ou comportemental.

Reconnaître une variabilité à l'intérieur d'une population peut conduire à deux attitudes entre lesquelles les ichthyologues ont longtemps hésité : les « variétés » sont des adaptations locales d'une même espèce, ou alors il s'agit réellement d'espèces différentes. Ainsi, pour l'espèce *Brycinus nurse* répandue en zone sahéenne, on connaît deux populations lacustres naines, chacune sympatrique des populations fluviales : *B. nurse dageti* du lac Tchad et *B. nurse nana* du lac Turkana. La première sous-espèce avait initialement été décrite comme une espèce différente, *B. dageti* (PAUGY, 1986). Beaucoup d'exemples d'espèces polytypiques existent également chez les Cyprinidae (LÉVÉQUE, 1989 a et b) et les Mormyridae (BIGORNE, 1987, 1989 ; BIGORNE et PAUGY, 1991). En réalité, étant donné que les bassins hydrographiques constituent actuellement des îles

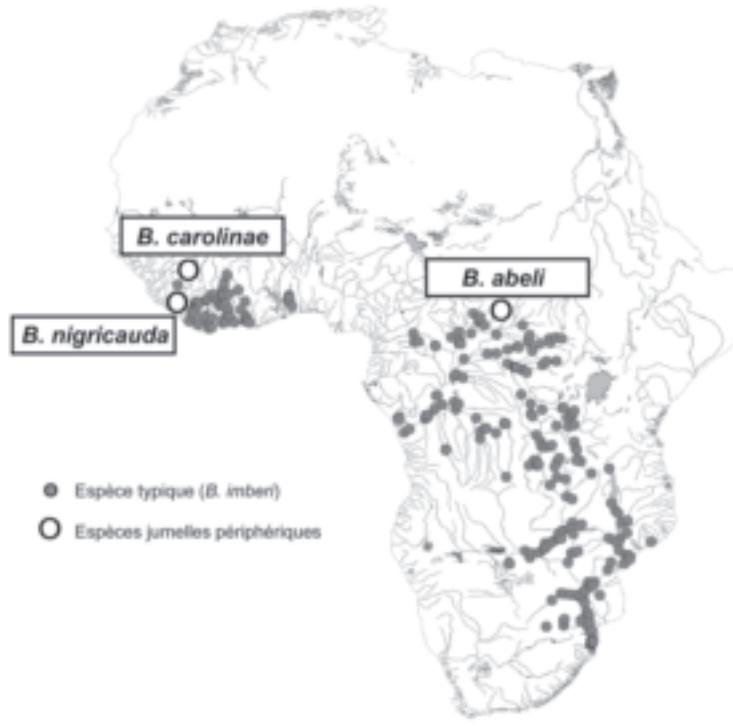


FIGURE 39

Distribution de *B. imberi*, *B. abeli*, *B. caroliniae* et *B. nigricauda*.

géographiques, une espèce est le plus souvent scindée en plusieurs populations isolées ayant peu ou pas d'échanges entre elles (fig. 39). Il n'est alors pas surprenant, dans ces conditions, que les populations isolées aient commencé à développer certaines adaptations en fonction des conditions de leur environnement, ce qui expliquerait la variabilité observée.

Les clines géographiques

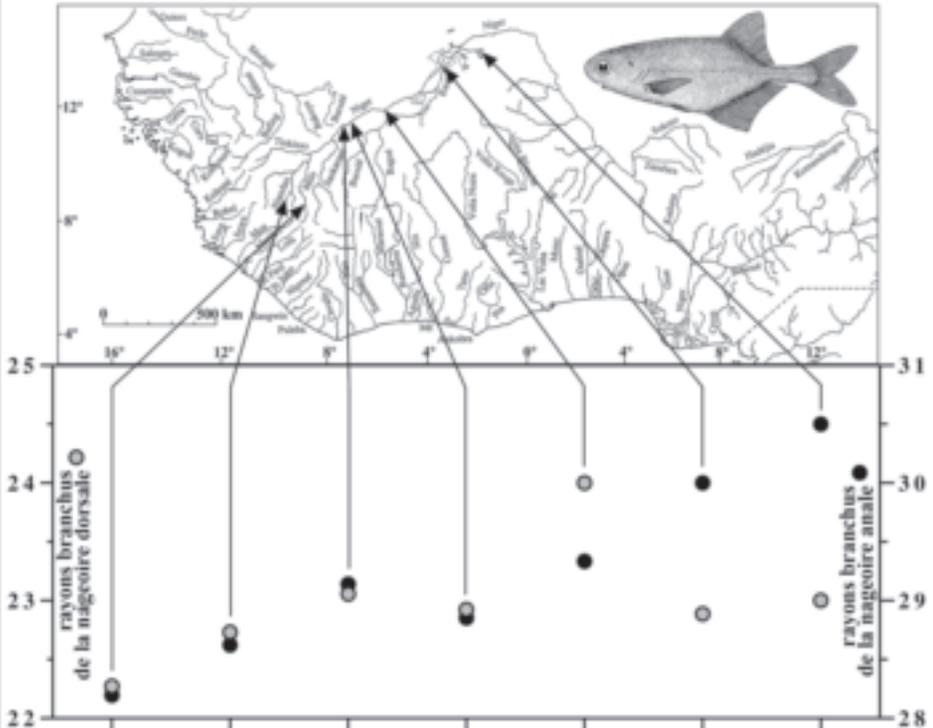
On a observé en milieu terrestre que lorsque les facteurs de l'environnement varient de manière graduelle, il peut exister également des changements progressifs de certaines caractéristiques morphologiques ou morphométriques des populations d'une espèce. Ces variations géographiques résultent de la réponse des organismes aux conditions environnementales et (ou) de la limitation des échanges de gènes entre populations isolées.

ENDLER (1977) donne la définition suivante du cline : « un gradient géographique dans un caractère mesurable ou le gradient dans le gène, le génotype ou la fréquence phénotypique ». Donc, la variabilité phénotypique, ou celle des caractères morphologiques ou méristiques, observée chez une espèce peut être considérée comme un cline.

Échelle régionale

Dans le bassin supérieur du Niger, le nombre de rayons mous des nageoires anale et dorsale de *Petrocephalus bovei* (Bigorne *et al.*, non publié), évolue selon un gradient amont-aval (fig. 40). Il y a une différence moyenne de deux rayons entre populations extrêmes. Aucune explication étayée n'a été donnée à ce phénomène.

FIGURE 40
Petrocephalus bovei: variation clinale de deux caractères méristiques (moyenne) le long d'un gradient amont-aval (Niger supérieur).

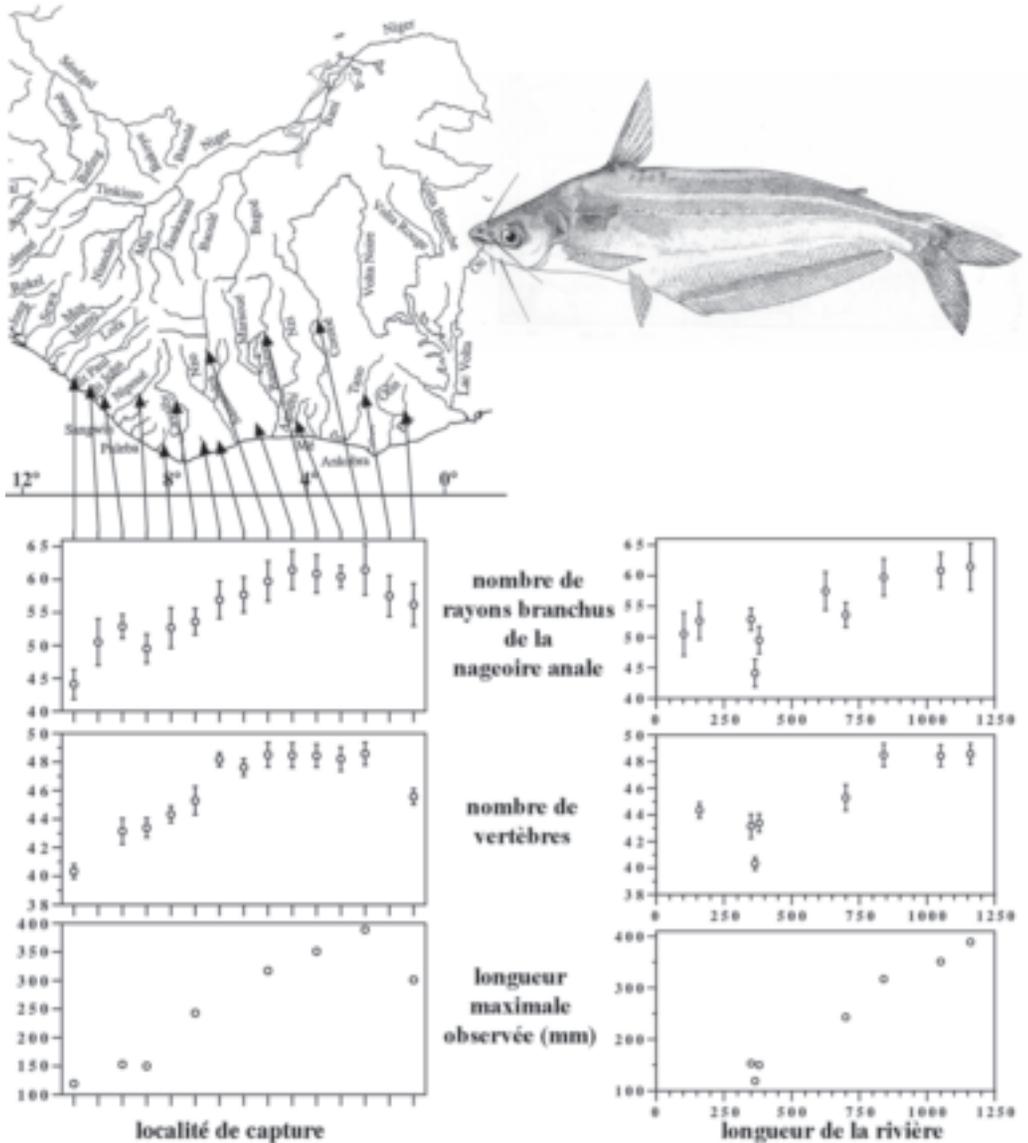


Échelle ouest-africaine

Schilbe mandibularis (Schilbeidae) fréquente les bassins atlantiques de haute Guinée, du Liberia oriental au Ghana occidental (LÉVÉQUE ET PAUGY, 1999). Le nombre de rayons de la nageoire anale et de vertèbres de cette espèce augmente d'ouest en est, de même que la taille du corps, la taille à la première maturité et la longueur maximale (fig. 41) (LÉVÉQUE ET HERBINET, 1982). Du point de vue écologique le gradient ouest-est correspond au passage de rivières forestières (Nipoué, Cavally) à des rivières de savane (Comoé) avec des situations intermédiaires (Sassandra et Bandama). Dans cet exemple, il existe également une corrélation entre la taille maximale des individus et le nombre de vertèbres.

FIGURE 41

Schilbe mandibularis : variation clinale de deux caractères méristiques (moyenne) et de la longueur maximale observée le long d'un gradient est-ouest dans les rivières de Côte d'Ivoire.

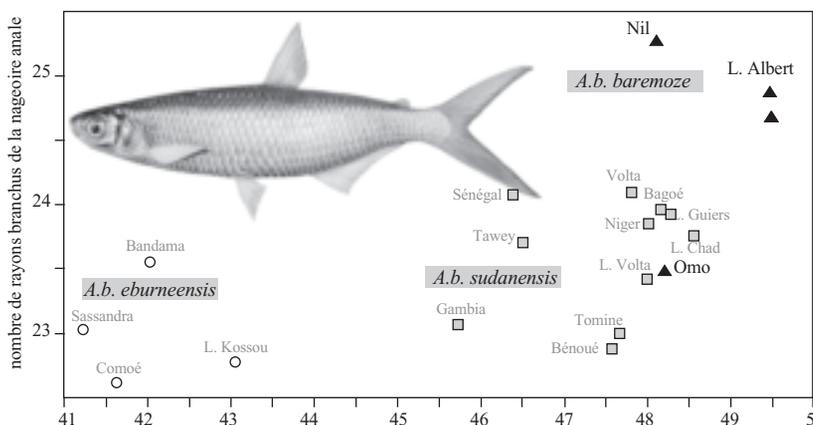


Échelle subcontinentale : *Alestes baremoze*, *Brycinus macrolepidotus* et *Barbus bynni*

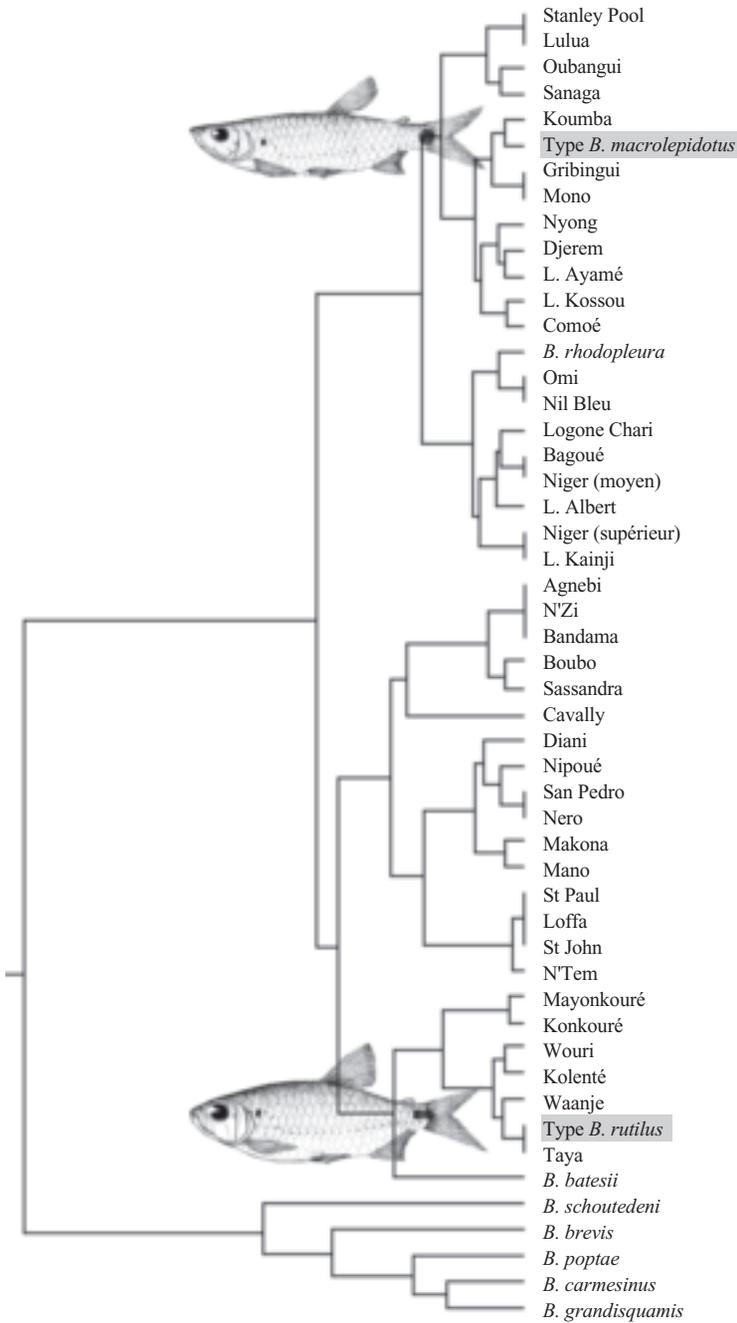
Alestes baremoze (Alestidae) peuple tous les bassins de la zone nilo-soudanienne (PAUGY *et al.*, 1994 ; LÉVÊQUE et PAUGY, 1999). En fonction des sous-régions, les populations ne sont pas identiques et il existe des variations géographiques de certains caractères méristiques comme le nombre d'écaillés le long de la ligne latérale, le nombre de vertèbres et le nombre de rayons mous de la nageoire anale (fig. 42). Les valeurs de ces trois caractères diminuent le long d'un cline allant du Nil à la Côte d'Ivoire avec des valeurs intermédiaires pour les bassins soudaniens. Trois sous-espèces ont été décrites sur la base des variations de ces caractères méristiques (PAUGY, 1986). Aucune explication argumentée ne peut être fournie pour expliquer cette tendance.

FIGURE 42

Alestes baremoze
variation clinale
géographique de
deux caractères
méristiques
(moyenne).



Avant l'étude morphométrique de *B. macrolepidotus* deux espèces avaient été identifiées sur toute son aire de distribution en Afrique nord tropicale : *Brycinus rutilus* dans le secteur forestier et *B. macrolepidotus* en zone de savane. Sur la base de deux caractéristiques morphométriques principales (hauteur de corps et position de la nageoire dorsale par rapport à la nageoire pelvienne), on a pu mettre en évidence l'existence d'un cline géographique (fig. 43), et seul *B. macrolepidotus* est désormais considéré comme espèce valide (PAUGY, 1982). Il existe en fait deux morphes extrêmes et de nombreuses formes intermédiaires. En considérant le gradient forêt-savane, on constate que le corps des individus s'allonge et s'amincit et que la position de la nageoire anale recule par rapport à l'insertion des nageoires pelviennes. Au sein du complexe *Barbus bynni*, trois espèces allopatriques ont été identifiées : *B. bynni* (bassin du Nil), *B. occidentalis* (zone sahélienne : bassins du Tchad, du Niger, de l'Ouémé, de la Volta et du Sénégal) et *B. waldroni* (bassins côtiers de Côte d'Ivoire et du Ghana). En fait, une étude parasitologique (faune des Monogènes branchiaux) (LÉVÊQUE et GUÉGAN, 1990) a montré que les deux espèces ouest-africaines *B. waldroni* et *B. occidentalis* avaient la même faune de Monogènes que *B. bynni*. La spécificité stricte de ce type de parasites prouve donc que ces trois formes appartiennent à la même espèce et doivent être considérées, chacune, comme une sous-espèce de ce groupe. L'étude parasitologique démontre qu'il n'existait qu'une seule espèce, dont les caractéristiques

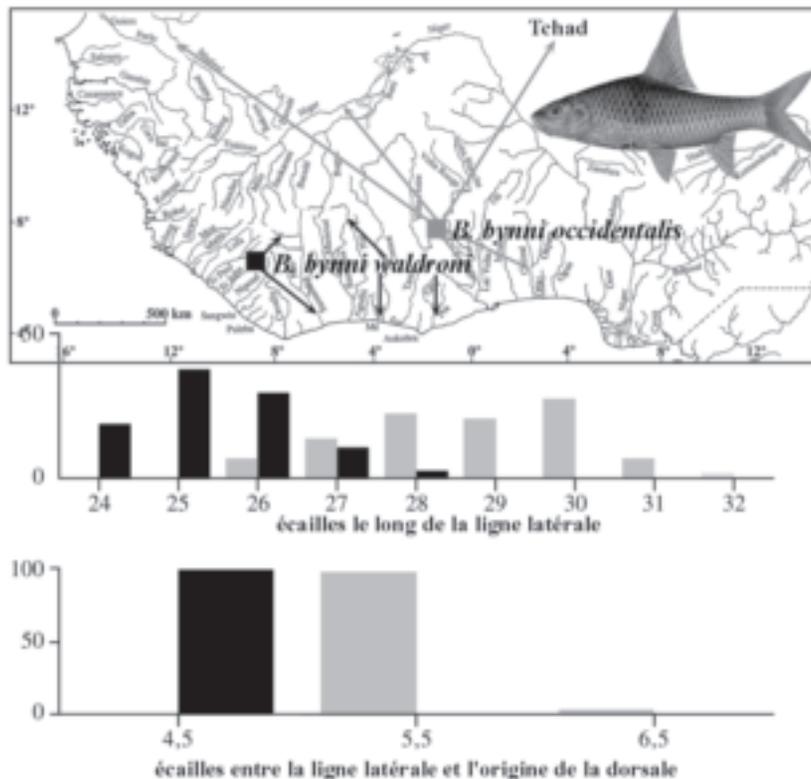
**FIGURE 43**

Brycinus macrolepidotus : variation clinale de deux caractères morphologiques sur toute l'aire de distribution de l'espèce.

tères méristiques évoluent selon un cline géographique. En Afrique occidentale, les deux sous-espèces (respectivement *B. b. occidentalis* et *B. b. waldroni*) se distinguent principalement sur le nombre d'écailles (fig. 44).

FIGURE 44

Barbus bynni :
variation clinique
géographique de
deux caractères
méristiques.



La question des hybrides

L'hybridation naturelle ou artificielle est un moyen de tester le concept d'espèce biologique.

L'hybridation en milieu naturel a été observée mais reste un phénomène rare, du moins dans la mesure où il n'y a pas eu beaucoup de recherches systématiques, et où les hybrides ne sont pas toujours décelables pour un œil non exercé. DAGET (1963) a ainsi identifié des jeunes spécimens de la Bénoué comme des hybrides de *Citharidium ansorgii* et de *Citharinops distichodoides*. Dans le lac Itasy à Madagascar, des *Oreochromis macrochir* et *O. niloticus* qui avaient été introduits dans les années 1960 se sont hybridés pour donner une forme appelée tilapia 3/4 qui s'est maintenue de nombreuses années avec les espèces parentales (DAGET et MOREAU, 1981). Un phénomène similaire a été observé dans le lac Naivasha, au Kenya, entre les espèces introduites *Oreochromis spirulus niger* et *O. leucostictus* (ELDER *et al.*, 1971).

Plus récemment, l'hybridation en milieu naturel entre *Tilapia zillii* et *Tilapia guineensis* a été observée dans le lac de barrage de Ayamé (Côte d'Ivoire). Ces deux espèces sont habituellement parapatriques, *T. zillii* se rencontrant exclusivement en eau douce et *T. guineensis* en eau saumâtre. Il est probable que, avec la fermeture du barrage en 1958, des populations des deux espèces aient été piégées, ce qui les a obligées à une cohabitation forcée (POUYAUD, 1994). Un autre exemple d'hybridation faisant intervenir trois espèces de Cichlidae (*Tilapia zillii*, *T. guineensis* et *T. dageti*) a également été mis en évidence dans la rivière Comoé en Côte d'Ivoire, et confirmé comme le précédent par l'analyse des protéines (POUYAUD, 1994).

Ces deux derniers cas sont probablement une illustration de ce qui est appelé une zone hybride, c'est-à-dire une zone de contact où des populations parapatriques sont susceptibles de s'hybrider. Il est probable que ce phénomène a été sous-estimé jusqu'ici en raison de la limitation des moyens techniques et d'un manque d'intérêt.

De manière générale, les hybridations en milieu naturel chez les Cichlidae surviennent lorsque des modifications de l'environnement suppriment les barrières qui assurent l'isolement reproductif entre les espèces, ou lorsqu'une espèce colonise ou est introduite dans un milieu où existent déjà des espèces proches.

On peut également citer le cas d'un hybride de Alestidae entre *Alestes baremoze* et un *Brycinus*, qui a été mis en évidence en Côte d'Ivoire à la fermeture du lac de retenue de Kossou. Enfin, on peut rapporter le cas d'une espèce de *Hydrocynus somonorum* du fleuve Niger décrite par DAGET (1954), qui s'est ensuite avérée être un hybride de *H. forskalii* et de *H. brevis*. Dans tous ces cas, on relèvera le caractère assez fugace de l'apparition de la forme hybride.

L'hybridation artificielle a été beaucoup utilisée par les aquariologistes s'occupant des Cyprinodontiformes, pour essayer d'identifier les espèces biologiques parmi des formes nombreuses et parfois très similaires, mais qui possèdent pour certaines des caryotypes différents (SCHEEL, 1968).

Génétique et notion d'espèce

Face à la difficulté de reconnaître l'existence des espèces sur les seules bases morphologiques, les ichtyologues ont pensé utiliser d'autres informations, venant notamment de la génétique (voir encadré « Différenciation génétique des populations de *Sarotherodon melanotheron* », p. 96).

Nombre et forme des chromosomes

Chaque cellule vivante contient plusieurs paires de chromosomes, chacune de ces paires étant constituée d'un chromosome hérité de la mère par l'ovule et d'un chromosome hérité du père par le spermatozoïde. Le nombre de chromosomes est constant au sein d'une espèce, et l'on désigne par $2n$ (n désignant un jeu de chromosomes, paternels ou maternels) le nombre de chromosomes des cellules somatiques qui sont diploïdes. Les cellules sexuelles (ovules, spermatozoïdes) qui ne contiennent qu'un seul jeu de chromosomes (n) sont dites haploïdes. Par fusion lors de la fécondation, elles donneront des cellules diploïdes. Dans certains cas, le nombre de chromosomes est supérieur à $2n$; on parle alors de cellules polyploïdes.

Le nombre de chromosomes ainsi que la forme et la taille des chromosomes varient d'une espèce à une autre. Ces caractères peuvent être utiles pour les recherches taxinomiques ou phylogénétiques, et sont de plus en plus utilisés en raison de l'amélioration des techniques de préparation des caryotypes (OZOUF-COSTAZ et FORESTI, 1992). On peut en particulier s'attendre à des progrès importants en ce qui concerne les techniques de marquage de chromosomes qui permettraient de mieux les identifier.

Le nombre de chromosomes de plusieurs espèces de poissons africains a pu être déterminé (tabl. XV). Pour beaucoup d'espèces, ce nombre est compris entre $2n = 48$ et $2n = 52$, mais dans certains cas il est différent et les causes peuvent en être diverses.

Chez certaines espèces de Cyprinidae, $2n$ peut atteindre 148-150. Il s'agit dans ce cas d'un nombre hexaploïde résultant d'un phénomène de polyploïdie qui est une mutation aboutissant à un accroissement du nombre de chromosomes au sein d'une population. Ce nombre peut être le double du nombre de chromosomes habituellement observé (individus tétraploïdes) ou le triple (individus hexaploïdes), ou n'importe quel autre multiple. La découverte récente de grands *Barbus* hexaploïdes en Afrique du Sud, de l'Est et de l'Ouest amène à reconsidérer l'origine des Cyprinidae.

Chez les Siluriformes, $2n$ est compris entre 70 et 72 chez les espèces des genres *Clarotes* et *Chrysiichthys*. Ce nombre plus élevé par rapport, par exemple, aux genres *Bagrus* et *Auchenoglanis* aurait pour origine des fissions centromériques de certains chromosomes (AGNÈSE, 1989).

Le caryotype très variable des Cyprinodontiformes ($2n$ compris entre 9 et 24) semble être unique parmi les poissons et même au sein du monde animal. Le mécanisme de réduction du nombre de chromosomes résulterait ici de la fusion centrique de certains des chromosomes ancestraux (encore appelée fusion robertsonienne).

Distances génétiques et différences morphologiques : deux phénomènes indépendants

Spéciation et évolution morphologique sont deux phénomènes indépendants. En particulier, il n'y a pas toujours corrélation entre les distances génétiques entre espèces et la divergence morphologique observée. Ainsi, les Cichlidae des grands lacs qui ont évolué rapidement par radiation adaptative sont proches sur le plan génétique, alors que beaucoup d'espèces sont bien différenciées morphologiquement (fig. 45). Pour dix espèces d'*Haplochromis* du lac Victoria,

FIGURE 45
Un exemple de contribution de la génétique à la phylogénie : cas des Cichlidae (d'après MEYER, 1993).

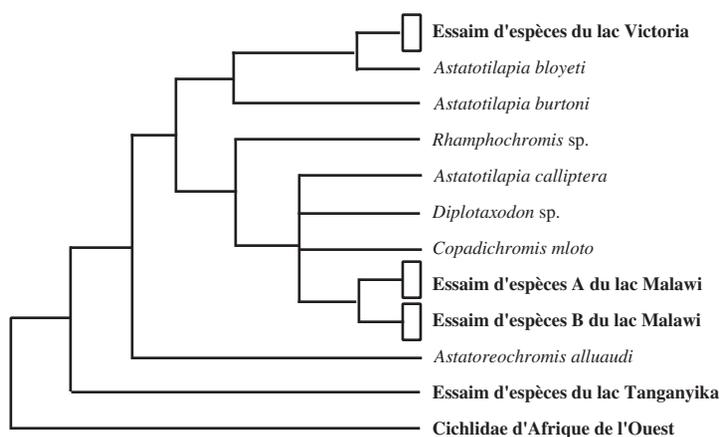


TABLEAU XV

Nombre de chromosomes chez quelques espèces de poissons africains.

Familles / Espèces	2n	Auteurs	Familles / Espèces	2n	Auteurs
Protopteridae			Cyprinodontiformes (suite)		
<i>Protopterus annectens</i>	34	WICKBOM, 1945	<i>Aphyosemion cameranense</i>	34	SCHEEL, 1972
Polypteridae			<i>Aphyosemion christyi</i>	18	SCHEEL, 1968
<i>Calamoichthys calabaricus</i>	36	DENTON et HOWELL, 1973	<i>Aphyosemion exiguum</i>	36	SCHEEL, 1968
<i>Polypterus palmas</i>	36	DENTON et HOWELL, 1973	<i>Aphyosemion filamentosum</i>	36	SCHEEL, 1968
<i>Polypterus senegalensis</i>	36	URUSHIDO <i>et al.</i> , 1977	<i>Aphyosemion franzwerteri</i>	22	SCHEEL, 1972
Phractolaemidae			<i>Aphyosemion gardneri</i>	40	SCHEEL, 1968
<i>Phractolaemus ansorgii</i>	28	VERVOORT, 1979	<i>Aphyosemion guineense</i>	38	SCHEEL, 1968
Pantodontidae			<i>Aphyosemion gulare</i>	32	SCHEEL, 1968
<i>Pantodon buchholzi</i>	48	UYENO, 1973	<i>Aphyosemion labarrei</i>	28	SCHEEL, 1972
Notopteridae			<i>Aphyosemion louessense</i>	20	SCHEEL, 1972
<i>Nopterus afer</i>	34	UYENO, 1973	<i>Aphyosemion lujae</i>	40	SCHEEL, 1968
Cyprinidae			<i>Aphyosemion mirabile</i>	32	SCHEEL, 1972
<i>Barbus bynni</i>	150	GOLUB. et KRYS., 1993	<i>Aphyosemion obscurum</i>	34	SCHEEL, 1968
<i>Barbus bynni occidentalis</i>	148	GUÉGAN <i>et al.</i> , 1995	<i>Aphyosemion roloffii</i>	42	SCHEEL, 1968
<i>Barbus capensis</i>	150	OELLERM. et SKELT., 1990	<i>Aphyosemion scheeli</i>	40	SCHEEL, 1972
<i>Barbus ethiopicus</i>	150	GOLUB. et KRYS., 1993	<i>Aphyosemion sjoestedti</i>	40	SCHEEL, 1968
<i>Barbus intermedius</i>	150	GOLUB. et KRYS., 1993	<i>Aphyosemion walkeri</i>	36	SCHEEL, 1968
<i>Barbus natalensis</i>	150	OELLERM. et SKELT., 1990	<i>Aplocheilichthys macrophth.</i>	48	SCHEEL, 1972
<i>Barbus petijtjeani</i>	150	GUÉGAN <i>et al.</i> , 1995	<i>Aplocheilichthys normani</i>	48	SCHEEL, 1972
<i>Barbus wurtzi</i>	148	GUÉGAN <i>et al.</i> , 1995	<i>Epiplatys annulatus</i>	50	SCHEEL, 1972
<i>Barbus ablaves</i>	48	RAB <i>et al.</i> , 1996	<i>Epiplatys barmoiensis</i>	34	SCHEEL, 1972
<i>Barbus anema</i>	50	GOLUB. et KRYS., 1993	<i>Epiplatys bifasciatus</i>	40	SCHEEL, 1968
<i>Barbus bigornei</i>	50	RAB <i>et al.</i> (1996)	<i>Epiplatys chaperi</i>	50	SCHEEL, 1972
<i>Barbus holotaenia</i>	50	RAB, 1981	<i>Epiplatys dageti</i>	50	SCHEEL, 1968
<i>Barbus macrops</i>	50	RAB <i>et al.</i> , 1996	<i>Epiplatys duboisi</i>	48	SCHEEL, 1968
<i>Garra dembeensis</i>	50	GOLUB. et KRYS., 1993	<i>Epiplatys fasciolatus</i>	38	SCHEEL, 1968
<i>Garra quadrimaculata</i>	50	GOLUB. et KRYS., 1993	<i>Epiplatys sexfasciatus</i>	48	SCHEEL, 1968
<i>Labeo senegalensis</i>	50	PAUGY <i>et al.</i> , 1990	<i>Epiplatys spilargyreus</i>	34	SCHEEL, 1968
<i>Labeo coubie</i>	50	PAUGY <i>et al.</i> , 1990	<i>Nothobranchius guentheri</i>	35	SCHEEL, 1981
<i>Labeo roseopunctatus</i>	50	PAUGY <i>et al.</i> , 1990	<i>Nothobranchius guentheri</i>	36	EWULONU <i>et al.</i> , 1985
<i>Raiamas steindachneri</i>	58	RAB <i>et al.</i> , 2000	<i>Nothobranchius kirki</i>	36	SCHEEL, 1972
Bagridae/Claroteidae			<i>Nothobranchius melanospilus</i>	36	EWULONU <i>et al.</i> , 1985
<i>Auchenoglanis occidentalis</i>	56	AGNÈSE, 1989	<i>Nothobranchius palmquisti</i>	34	SCHEEL, 1968
<i>Bagrus docmak</i>	54	AGNÈSE, 1989	<i>Nothobranchius palmquisti</i>	36	EWULONU <i>et al.</i> , 1985
<i>Chrysichthys auratus</i>	72	AGNÈSE, 1989	<i>Nothobranchius patrizii</i>	36	EWULONU <i>et al.</i> , 1985
<i>Chrysichthys maurus</i>	70	AGNÈSE, 1989	<i>Nothobranchius rachovii</i>	18	SCHEEL, 1981
<i>Clarotes laticeps</i>	70	AGNÈSE, 1989	<i>Nothobranchius rachovii</i>	16	EWULONU <i>et al.</i> , 1985
Clariidae			Cichlidae		
<i>Clarias anguillaris</i>	56	AGNÈSE, 1989	<i>Astatotilapia burtoni</i>	40	THOMPSON, 1981
<i>Clarias gariepinus</i>	56	TEUGELS <i>et al.</i> , 1992	<i>Aulonocara kornelia</i>	44	FOERSTER et SCHARTL, 1987
<i>Heterobranchius longifilis</i>	52	TEUGELS <i>et al.</i> , 1992	<i>Aulonocara huesheri</i>	44	FOERSTER et SCHARTL, 1987
hybrid <i>C. gariepinus</i>	54	TEUGELS <i>et al.</i> , 1992	<i>Aulonocara stuartgranti</i>	44	FOERSTER et SCHARTL, 1987
x <i>H. longifilis</i>			<i>Hemichromis bimaculatus</i>	44	ZAHNER, 1977
Mochokidae			<i>Heterotilapia multispinosa</i>	48	ZAHNER, 1977
<i>Melanisynodontis membran.</i>	54	AGNÈSE <i>et al.</i> , 1990	<i>Melanochromis auratus</i>	46	THOMPSON, 1981
<i>Synodontis bastiani</i>	54	AGNÈSE <i>et al.</i> , 1990	<i>Oreochromis alcalicus</i>	48	PARK, 1974
<i>Synodontis budgetti</i>	54	AGNÈSE <i>et al.</i> , 1990	<i>Oreochromis aureus</i>	44	KORNFIELD <i>et al.</i> , 1979
<i>Synodontis courteti</i>	54	AGNÈSE <i>et al.</i> , 1990	<i>Oreochromis karongae</i>	38	HARVEY <i>et al.</i> , 2002
<i>Synodontis filamentosus</i>	56	AGNÈSE <i>et al.</i> , 1990	<i>Oreochromis macrochir</i>	44	JALABERT <i>et al.</i> , 1971
<i>Synodontis ocellifer</i>	54	AGNÈSE <i>et al.</i> , 1990	<i>Oreochromis mossambicus</i>	44	FUKOKA et MURAM., 1975
<i>Synodontis schall</i>	54	AGNÈSE <i>et al.</i> , 1990	<i>Oreochromis niloticus</i>	44	JALABERT <i>et al.</i> , 1971
<i>Synodontis sorex</i>	54	AGNÈSE <i>et al.</i> , 1990	<i>Sarotherodon galilaeus</i>	44	KORNFIELD <i>et al.</i> , 1979
<i>Synodontis violaceus</i>	54	AGNÈSE <i>et al.</i> , 1990	<i>Tilapia guineensis</i>	44	VERVOORT, 1980
Cyprinodontiformes			<i>Tilapia macrochir</i>	44	VERVOORT, 1980
<i>Aphyplatys duboisi</i>	48	SCHEEL, 1972	<i>Tilapia mariae</i>	40	VERVOORT, 1980
<i>Aphyosemion ahli</i>	36	SCHEEL, 1968	<i>Tilapia rendalli</i>	44	MICHELE et TAKAH., 1977
<i>Aphyosemion arnoldi</i>	38	SCHEEL, 1968	<i>Tilapia sparmanni</i>	42	VERVOORT, 1980
<i>Aphyosemion bivittatum</i>	40	SCHEEL, 1968	<i>Tilapia zillii</i>	44	KORNFIELD <i>et al.</i> , 1979
<i>Aphyosemion bualanum</i>	40	SCHEEL, 1968	Channidae		
<i>Aphyosemion calliurum</i>	26	SCHEEL, 1972	<i>Parachanna obscura</i>	34	NAYYAR, 1966

par exemple, il y a peu de divergences au plan de l'analyse des protéines, alors que ces espèces présentent de grandes divergences sur le plan anatomique (SAGE *et al.*, 1984).

Inversement, de grandes différences ont été observées, sur le plan génétique, pour des populations du genre *Tropheus*, un groupe de Cichlidae du lac Tanganyika qui date d'environ 1,25 million d'années, alors que ces populations ne se distinguent que par des variations morphologiques mineures et, il est vrai, des différences marquées dans la coloration. Dans le groupe des Mormyridae, les distances génétiques obtenues par polymorphisme enzymatique sont plus importantes entre populations de *Petrocephalus* provenant de différents bassins d'Afrique de l'Ouest qu'entre les genres *Mormyrops*, *Pollimyrus* et *Marcusenius* qui sont morphologiquement très bien différenciés (AGNÈSE et BIGORNE, 1992) (fig. 46). Ce résultat souligne qu'il n'y a pas de corrélation entre distances génétiques et ressemblance morphologique chez les poissons. On connaît également le cas des Cyprino-dontiformes chez lesquels des espèces ayant des garnitures chromosomiques très différentes ont néanmoins une apparence similaire.

Les principes de la classification

La classification du monde vivant est hiérarchique, les groupes étant totalement inclus dans des ensembles plus vastes qui ne se recouvrent pas. Mais cette hiérarchie peut s'établir sur des bases différentes. Ainsi, la hiérarchie phénétique est fondée sur la similitude de forme des groupes classés : nombre et position des nageoires, présence ou non de barbillons, nombre de rayons aux nageoires, etc. La hiérarchie phylogénétique est fondée quant à elle sur la parenté évolutive : les groupes sont délimités en fonction de leur degré de parenté et de l'ancienneté de leurs ancêtres communs. Ces deux systèmes de classification, qui ont donné naissance à de véritables écoles, peuvent offrir des résultats concordants mais sont parfois également en désaccord. La classification phénétique est défendue par l'école de la taxinomie numérique, la classification phylogénétique par celle dite cladiste.

Les tenants de la taxinomie numérique estiment que les organismes qui partagent des caractéristiques communes ont une histoire évolutive similaire, mais ne font pas d'hypothèse sur la généalogie. En utilisant un grand nombre de caractères sur un grand nombre d'individus, et en leur donnant un poids égal, les méthodes statistiques sont supposées identifier des ensembles homogènes. Cependant, les convergences morphologiques au cours de l'évolution ont pu conduire à des regroupements artificiels, et des critiques ont été faites sur les biais que peuvent apporter les méthodes statistiques (RIDLEY, 1989). Cette école a connu son apogée au cours des années 1960 mais a perdu beaucoup de son intérêt depuis. Un exemple d'application concernant les poissons africains a été proposé par DAGET (1966) ; il a pu établir un phénogramme des Citharinidae (fig. 47) qui confirmait en réalité la classification empirique utilisée jusque-là.

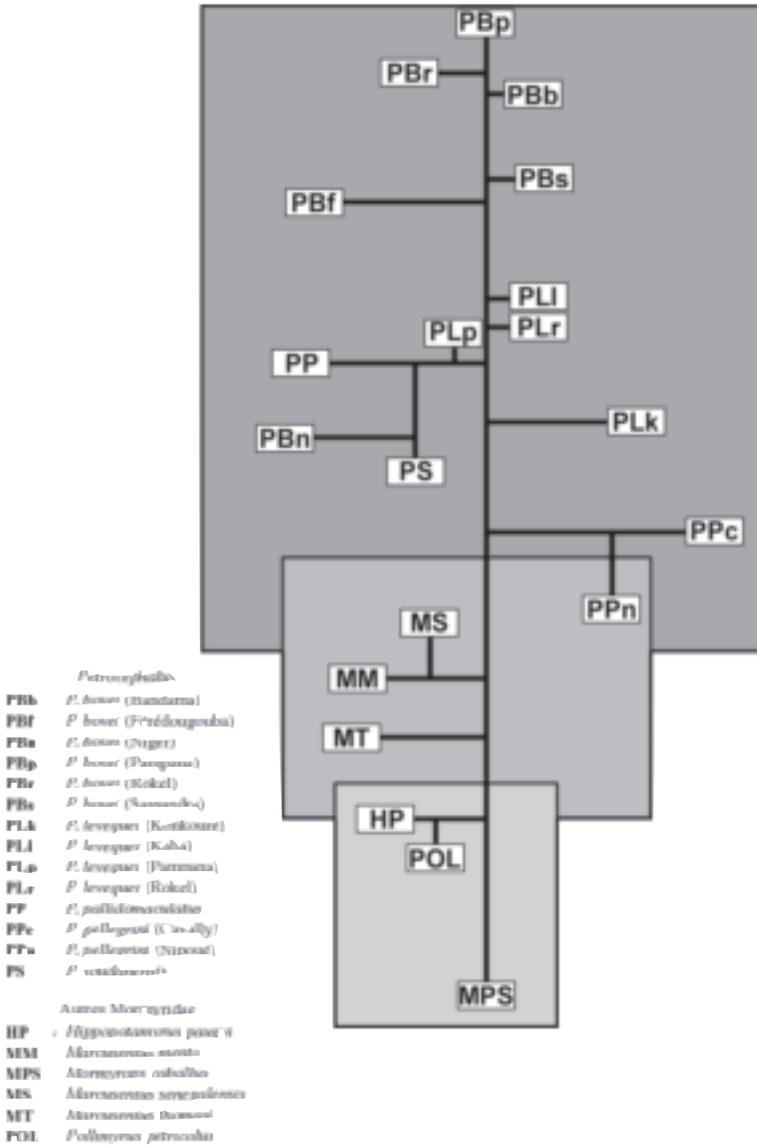


FIGURE 46
Phylogénie de quelques Mormyridae d'Afrique occidentale (d'après AGNÈSE et BIGORNE, 1992).

La classification cladistique (parfois appelée classification hennigienne) part du principe qu'au cours de l'évolution, une espèce ancestrale donne naissance à deux espèces filles. Pour chaque espèce, il faut donc déterminer avec quelle autre espèce elle a le plus récent ancêtre commun, car c'est avec celle-ci qu'il faut établir le premier regroupement. Un groupe monophylétique dérive d'un

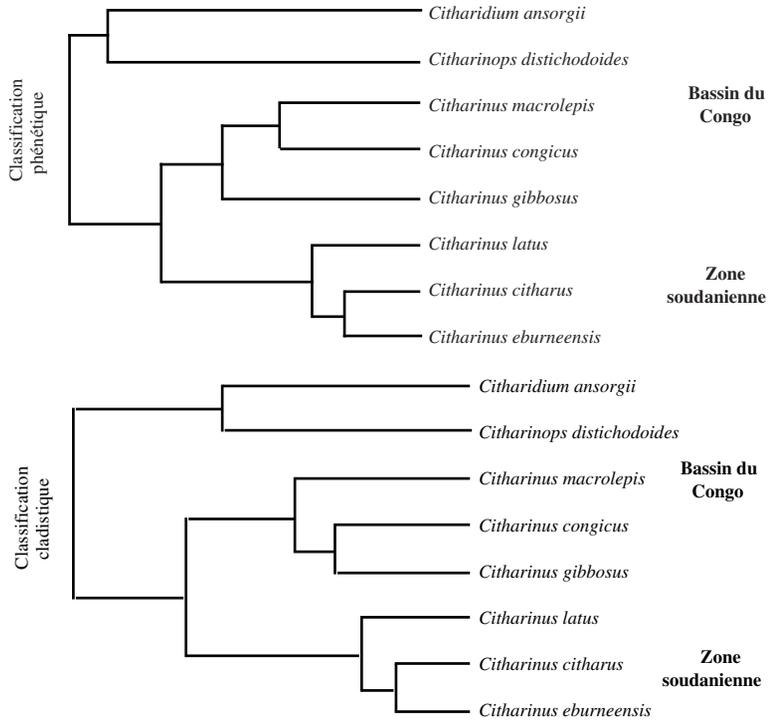


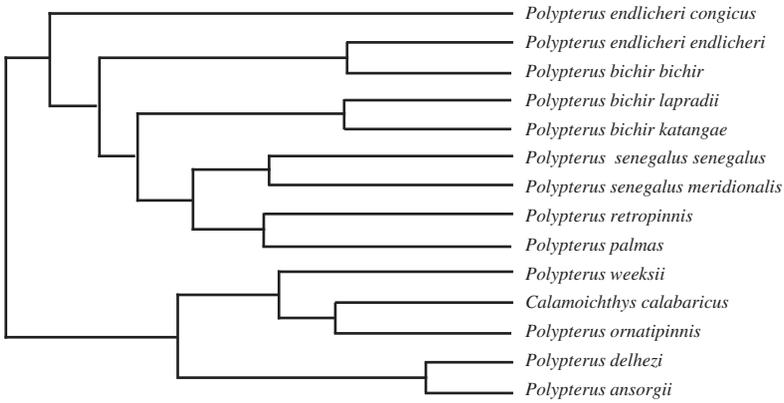
FIGURE 47

Classifications phénétique et cladistique des Citharinidae (d'après DAGET, 1966, 1980).

seul ancêtre commun, alors qu'un groupe polyphylétique comprend des espèces qui ont des ressemblances mais ne descendent pas en ligne directe d'un ancêtre commun.

Cependant, à la différence des relations phénétiques, les relations phylogénétiques ne peuvent être observées directement. La question est donc de savoir comment les mettre en évidence. La méthode proposée par HENNIG (1950) consiste à rechercher des caractères qui peuvent être qualifiés d'innovations évolutives. On distingue ainsi des caractères dits évolués ou apomorphes par opposition aux caractères ancestraux dits primitifs ou plésiomorphes. Cette méthode, qui fait souvent appel à des comparaisons avec des groupes plus éloignés pour déterminer si les caractères sont primitifs ou évolués, présente également un biais. On considère en effet que l'évolution se fait toujours d'un état plésiomorphe vers un état apomorphe, jamais en sens inverse (DAGET, 1980).

Cette méthode a également été appliquée aux Citharinidae (DAGET, 1980). On constate (fig. 47) qu'il serait possible de réunir les espèces *C. distichodoides* et *C. ansorgii* dans le genre *Citharidium*, groupe frère du genre *Citharinus* composé de six espèces. Une mesure conservatoire est de considérer que l'espèce *C. distichodoides* n'est peut-être pas l'espèce sœur de *C. ansorgii* et de créer un genre *Citharinops*. On a alors affaire à deux genres monotypiques qui sont aussi des groupes frères, cet ensemble étant lui-même un groupe frère du genre *Citharinus*. La proximité phylogénétique entre *Citharidium* et *Citharinops*

**FIGURE 48**

Cladogramme illustrant les relations phylogénétiques entre les différentes espèces de Polypteridae africains (d'après DAGET et DESOUTTER, 1983).

est en accord par la possibilité d'hybridation de ces espèces en milieu naturel, qui a été signalée par DAGET (1963). Parmi les *Citharinus*, le groupe des trois espèces nilotiques est un groupe frère des trois autres espèces congolaises. Les classifications phénétiques et cladistiques aboutissent à des conclusions similaires sur le plan systématique, ce qui signifie que, dans le cas présent, la similitude morphologique reflète bien la parenté phylogénétique. Seule différence par rapport à l'analyse phénétique, *C. congicus* est plus proche de *C. gibbosus* que de *C. macrolepis*.

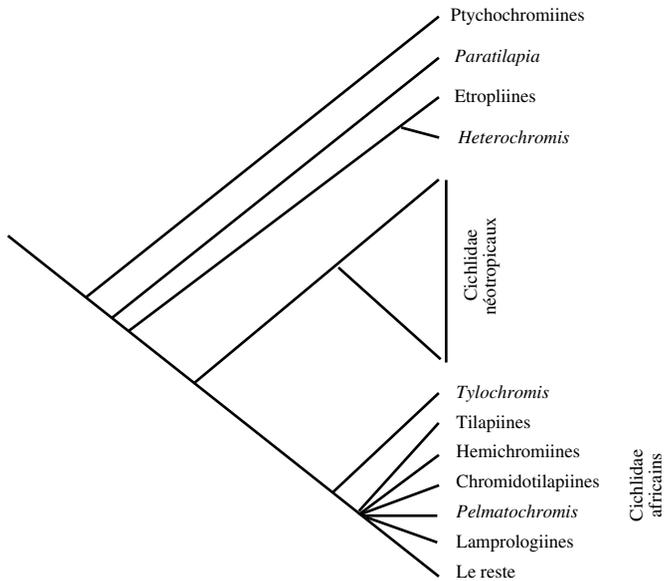
En utilisant quinze caractères anatomiques et morphologiques, DAGET et DESOUTTER (1983) ont également proposé une classification phylogénétique des Polypteridae à partir d'un ancêtre commun. Le groupe *Polypterus bichir-endlicheri* a probablement divergé très tôt, alors que le genre monospécifique *Calamoichthys*, à la morphologie bien caractéristique par rapport aux autres espèces, est curieusement classé avec les autres *Polypterus*, ce qui pourrait indiquer que son origine est récente (fig. 48).

STIASSNY (1991), à partir de ses travaux et de résultats obtenus par d'autres ichtyologues, a proposé un cladogramme faisant l'état actuel des connaissances sur les relations phylogénétiques à l'intérieur de la famille des Cichlidae. En Afrique et en Amérique du Sud, cette famille forme deux groupes frères. Il y a toutefois des indications selon lesquelles le genre *Tylochromis* serait le groupe frère des autres Cichlidae africains, tandis que le genre congolais *Heterochromis*, phylogénétiquement différent des autres espèces africaines, représenterait un groupe frère des Cichlidae asiatiques (Etropliines). Les Cichlidae malgaches (Ptychochromiines) constituent le groupe frère de tous les autres Cichlidae (fig. 49).

Pour beaucoup de scientifiques, la classification phylogénétique paraît actuellement préférable à la classification phénétique, même si les méthodes ne sont pas encore tout à fait au point. Si les études anatomiques ont montré leur intérêt, mais aussi leurs limites, on attend des outils moléculaires, qui sont en cours de développement, des progrès techniques spectaculaires dans les années à venir qui permettront de mieux cerner les relations de parenté entre espèces.

FIGURE 49

Cladogramme synthétique des relations phylogénétiques dans la famille des Cichlidae (STIASSNY, 1991).

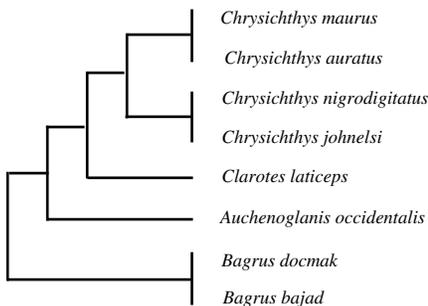


Ainsi, sur la base du polymorphisme enzymatique et de l'étude des chromosomes, une phylogénie des Bagridae et des Claroteidae d'Afrique de l'Ouest a été proposée par AGNÈSE (1989) (fig. 50). Pour les huit espèces étudiées, on distingue deux groupes frères : *Bagrus* d'une part et peut-être *Auchenoglanis* qui possèdent 54 à 56 chromosomes, et *Chrysichthys-Clarotes* d'autre part avec 70-72 chromosomes. À l'intérieur des *Chrysichthys*, on observe également deux groupes frères, les sous-genres *Chrysichthys* (*C. maurus*, *C. auratus*) et *Melanodactylus* (*C. nigrodigitatus* et *C. johnelsi*), ainsi que l'avait proposé RISCH (1986) sur la base d'études anatomiques et morphologiques. *Clarotes* est un groupe frère des *Chrysichthys* et ils ont tous deux été séparés, avec *Auchenoglanis*, dans la famille des Claroteidae par MO (1991).

L'utilisation de marqueurs génétiques comme l'ADN mitochondrial, qui a un pouvoir discriminant plus fort que l'électrophorèse des protéines, commence également à se généraliser. Ainsi, KORNFIELD (1991) a pu proposer une classification phylogénétique des sous-espèces d'*Oreochromis niloticus* en Afrique de l'Est, et la phylogénie des Cichlidae du Tanganyika du genre *Tropheus* a pu être établie par STURMBAUER et MEYER (1992). Pour d'autres groupes, les techniques de biologie moléculaire ont permis de préciser la phylogénie. Tel est le cas des Mormyridae dont la phylogénie de la famille a été précisée (LAVOUÉ, 2001) et des Alestidae dont la monophylie du groupe a

FIGURE 50

Phylogénie des Bagridae et Claroteidae d'Afrique de l'Ouest (d'après AGNÈSE, 1989).



été mise en évidence, confirmant le statut bien individualisé de cette famille strictement africaine (CALCAGNOTTO *et al.*, 2005 ; HUBERT *et al.*, 2005 a et 2005 b. De même, certaines familles qui avaient un statut incertain ont pu être regroupées. C'est ainsi que qu'au sein des Gonorhynchiformes, il a pu être mis en évidence la monophylie des groupes Cromeriidae, Grasseichthyidae et Kneriidae (LAVOUÉ *et al.*, 2005).

Une étude assez récente concernant la phylogénie des Protoptérimorphes met en évidence la monophylie des formes africaines du genre *Protopterus* (TOKITA *et al.*, 2005). Au sein de ce genre, trois clades sont mis en évidence, *P. amphibius* (province orientale), *P. dolloi* (provinces congolaise et de basse Guinée) et *P. aethiopicus*/*P. annectens* (*P. aethiopicus* : lacs Victoria, Edouard, Tanganyika et Albert ; *P. annectens* : province nilo-soudanienne). Cependant, la différenciation de chacune de ces trois unités n'est pas fortement soutenue.

On a coutume de considérer que la divergence des trois genres de Protoptérimorphes est consécutive à la fragmentation du Gondwana (voir p. 59). *Protopterus* et *Lepidosiren* (Amazonie) ont toujours été considérés comme des groupes frères, l'analyse de l'ensemble des espèces dans ce travail le confirme. Quant à l'hypothèse des auteurs concernant le degré de parenté des espèces, elle est fondée sur la présence plus ou moins durable d'un caractère néoténique, les branchies externes. Selon eux, ce caractère n'est pas généré durant l'ontogénie de *Neoceratodus* (Australie), il disparaît très rapidement chez les juvéniles de *P. dolloi* et *P. aethiopicus* mais peut persister plus longtemps chez *P. annectens*, voire durer jusque chez l'adulte de *P. amphibius*. Par ailleurs, la différenciation génétique n'a pas forcément de lien avec la différenciation morphologique comme cela a pu être mis en évidence chez les Clariidae (AGNÈSE et TEUGELS, 2005). Dans ce cas, il a pu être montré que le critère « anguilliforme » de certaines espèces était un caractère indépendant des groupes phylétiques auxquels elles appartiennent. Il s'agit là de toute évidence d'une réponse adaptative qui s'est produite dans différents groupes de manière indépendante (voir encadré « Les Clariidae : un exemple où la différenciation morphologique ne reflète pas forcément l'histoire évolutive »).

La notion de genre

Si la définition de la notion d'espèce est relativement claire, malgré certaines difficultés liées à la mise en application des concepts, qu'en est-il des niveaux taxinomiques supérieurs ? Sont-ils des ensembles conventionnels ou peut-on les définir sur des bases équivalentes à celles utilisées pour distinguer les espèces ?

Selon les principes de la taxinomie, chaque espèce doit appartenir à un genre, qui est une catégorie comprenant au moins une espèce ou, selon les principes de la classification phylogénétique, un groupe monophylétique d'espèces. Bien évidemment, on ne peut appliquer le principe de l'interfécondité pour définir les niveaux taxinomiques plus élevés.

En revanche, on peut distinguer des ensembles morphologiques, avec ce que cela comporte d'incertitudes (biais résultant de convergences, par exemple) quant à l'appartenance à une même lignée évolutive.

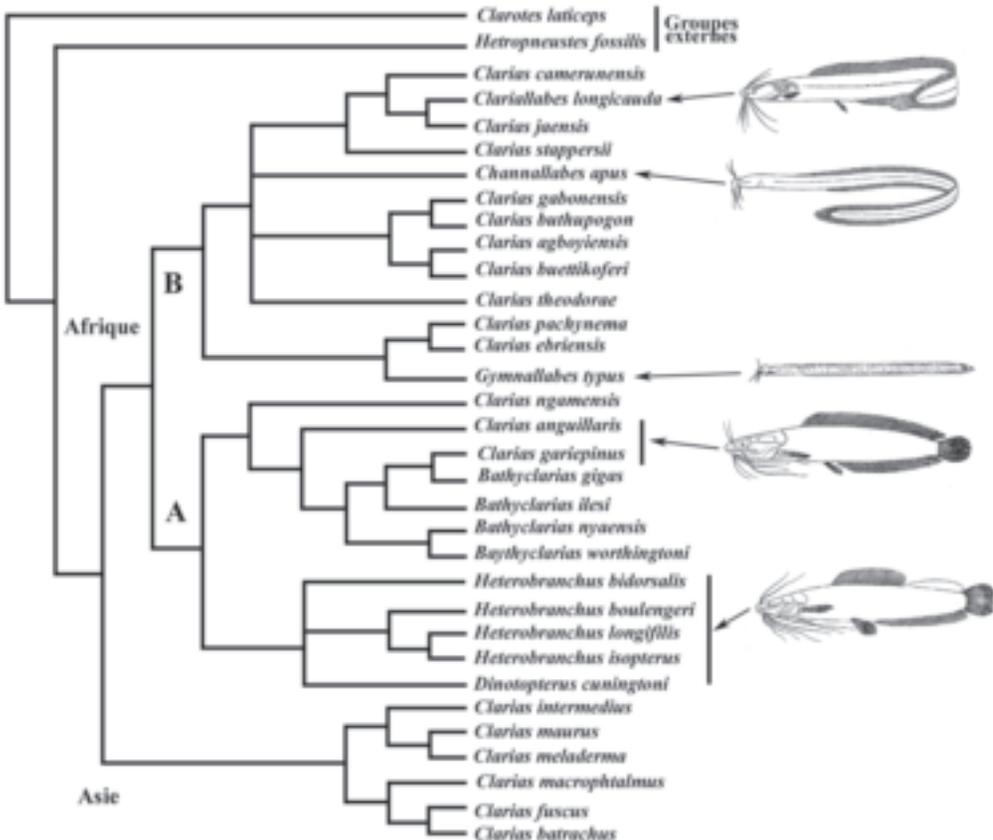
LES CLARIIDAE : UN EXEMPLE OÙ LA DIFFÉRENCIATION MORPHOLOGIQUE NE REFLÈTE PAS FORCÉMENT L'HISTOIRE ÉVOLUTIVE (par Jean-François AGNÈSE)

Le genre *Clarias* Scopoli 1777 peut être considéré comme un exemple intéressant d'un groupe assez bien défini en apparence par un ensemble de critères morphologiques alors qu'il représente en fait une unité évolutive discontinue. GÜNTHER (1864) a défini le genre *Clarias* sur la base d'une dizaine de caractères dont la forme de l'organe accessoire branchial, la présence d'une épine à la nageoire pectorale et l'absence d'une nageoire adipeuse. Bien que TEUGELS (1986) ait reconnu six sous-genres à l'intérieur de *Clarias*, ce genre semblait néanmoins constitué par un ensemble d'espèces proches sur le plan évolutif. Récemment, un certain nombre de reconstitutions phylogénétiques réalisées à l'aide de marqueurs mitochondriaux ont clairement montré que le genre *Clarias* était en réalité extrêmement paraphylétique (AGNÈSE et TEUGELS 2000, 2001, 2005) (fig. 51). Certaines espèces, actuellement classées dans d'autres

genres de la famille des Clariidae (parce que morphologiquement très différenciées), sont en réalité très proches génétiquement des espèces du genre *Clarias*. Au sein des Clariidae, il ne semble donc pas y avoir de lien entre différenciation morphologique et différenciation génétique. En conséquence, les critères morphologiques ne sont pas suffisants pour classer les espèces dans un genre ou un autre et une révision de la famille est devenue nécessaire aujourd'hui en tenant compte des affinités génétiques.

FIGURE 51

Relations phylogénétiques chez les Clariidae montrant l'absence de lien entre différenciation morphologique (ici « corps anguilliforme ») et différenciation génétique (d'après AGNÈSE et TEUGELS, 2005).



L'évolution des idées en matière de classification et l'absence de standardisation pour définir les taxons supérieurs à l'espèce ont suscité une certaine anarchie et conduit à de nombreux changements dans la nomenclature au fur et à mesure que la connaissance des relations phylogénétiques progressait. On a récemment suggéré (DUBOIS, 1988) que le genre devait constituer une unité évolutive discontinue qui pourrait être définie par un ensemble de caractères génétiques, phylogénétiques et écologiques.

Un exemple intéressant est celui du genre *Tilapia lato sensu* que TREWAVAS (1983) a scindé en trois genres sur la base du comportement reproducteur :

- ▶ les *Tilapia stricto sensu* qui sont des pondéurs sur substrat ;
- ▶ *Sarotherodon* qui comprend des incubateurs buccaux paternels et biparentaux ;
- ▶ *Oreochromis* qui ne comprend que des incubateurs buccaux maternels.

Cette classification fondée sur des aspects comportementaux se démarquait de l'approche traditionnelle basée sur la morphologie et l'anatomie. Elle suscita des réactions et Thys van den Audenaerde (voir TEUGELS et THYS VAN DEN AUDENAERDE, 1992) argumenta longtemps qu'il était préférable de ne pas scinder le genre *Tilapia* sur ces critères. Ce débat a suscité l'intérêt des biologistes moléculaires, et les résultats des études génétiques ont montré dans l'ensemble que la division de Trewavas était tout à fait recevable sur le plan phylogénétique, avec quelques exceptions pour des espèces comme *Sarotherodon galilaeus* proche des *Oreochromis* (SODSUK et McANDREW, 1991 ; POUYAUD et AGNÈSE, 1995) et de *S. melanotheron* qui est le seul incubateur paternel chez les *Tilapia* (SEYOUN, 1990 ; POUYAUD, 1994) et dont la position est incertaine.

Grands traits de la classification des poissons africains

L'origine et l'évolution des poissons ont pu être reconstituées par l'étude des fossiles. Comme tous les travaux de paléontologie, les conclusions qui sont tirées de ces études sont susceptibles d'être remises en cause en fonction de la découverte de nouveaux gisements et de nouveaux fossiles. Il faut donc considérer que les hypothèses actuelles ne sont pas des faits toujours établis avec certitude, mais simplement des conclusions reposant sur l'état actuel des connaissances.

On a vu également que, pour les poissons actuels, la systématique était loin d'avoir résolu tous les problèmes et que l'introduction de nouvelles techniques moléculaires dans les classifications phylogénétiques entraînera probablement des modifications dans les classifications, établies pour la plupart sur des bases anatomiques et morphologiques. En outre, les ichtyologues ne sont pas toujours d'accord sur les nouvelles phylogénies proposées, ce qui complique la situation. Il existe néanmoins un certain consensus sur les grandes lignes de la classification des poissons que nous présentons ici.

Les restes de poissons les plus anciens datent du Cambrien (il y a plus de 500 millions d'années). Une forme indubitable de lamproie, *Hardistiella montanensis*, a été retrouvée du Carbonifère supérieur du Montana aux États-Unis (- 325 M. A.), mais un fossile peut-être proche des lamproies, *Haikouichthys*

ICHTHYOLOGIE SYSTÉMATIQUE

Le terme de « Poissons » n'est pas scientifique et de toute façon se réfère à un grade, c'est-à-dire un groupe sans histoire propre.

En fait, il n'y a pas plus de relation entre un Téléostéen et un Requin (fig. 52)

qu'il n'y en a entre les oiseaux et les chauves-souris, voire certains reptiles ou poissons volant ou planant. On constate même qu'ils sont en réalité plus éloignés.

Concrètement, les « poissons » constituent un vaste ensemble hétérogène et sont classiquement définis comme

des Crâniates sans pattes. Cette définition convient si, comme NELSON (1994) ou plus récemment LECOINTRE et Le GUYADER (2001)

on admet que cette faune actuelle regroupe :

► les Myxinoïdes (sans vertèbres ni mâchoires) ;

► les Lamproies (sans mâchoires) ;

► les Chondrichthyens (« poissons cartilagineux ») ;

► les Actinoptérygiens (« poissons à nageoires rayonnées ») ;

► le Cœlacanthe et les Dipneustes (Sarcoptérygiens, plus proches des Tétrapodes que des autres « poissons »).

Jusque vers les années 1960, cette « superclasse des poissons » fut considérée comme un taxon valide, par manque de reconnaissance ou d'utilisation de critères phylogénétiques.

Le passage d'une classification strictement utilitaire à une classification phylogénétique ne se fit que plus tard, alors même que la théorie darwinienne de l'évolution (DARWIN, 1859) était déjà de longue date admise.

En fait, il semble que ce ne soit qu'à l'issue de la traduction de la méthode de HENNIG (1966) que les choses évoluèrent véritablement.

La cladistique, puisque c'est d'elle dont il s'agit maintenant, a le mérite « de mettre clairement en évidence la faisabilité - ou la réfutabilité - d'une théorie des relations phylogénétiques » (JANVIER, 1986).

Après les paléontologues, les paléoichthyologues et les ichtyologues utilisèrent très vite la cladistique et acquirent de ce fait une avance certaine sur les autres disciplines concernant les Vertébrés.

Évidemment, la classification des « poissons », en devenant phylogénétique, allait être bouleversée. Ainsi, par rapport aux anciennes classifications (BERTIN et ARAMBOURG, 1958) qui faisaient encore référence il y a peu de temps, les choses ont beaucoup changé et évolué, notamment sous l'impulsion initiale de GREENWOOD *et al.* (1966) qui firent en quelque sorte une classification précladiste,

sans avoir eu connaissance au préalable des travaux de Hennig.

Des cladogrammes récents résument les conceptions actuelles en ce qui concerne la phylogénie des Gnathostomes, voire des Crâniates (LECOINTRE et Le GUYADER, 2001). En résumé, et par rapport à ce qui était habituellement admis, les changements essentiels sont les suivants :

► les Osteichthyens et les Sarcoptérygiens englobent désormais les Tétrapodes pour devenir chacun monophylétiques ;

► un consensus semble s'être établi pour considérer que les Dipneustes sont le groupe frère des Tétrapodes (Choanates) et le Cœlacanthe le groupe frère des Choanates (Sarcoptérygiens) ;

► les « Brachyoptérygiens » disparaissent de la classification et les Polyptères sont dorénavant considérés comme la lignée la plus précoce des Actinoptérygiens ;

► les Actinoptérygiens se partagent dès lors en deux, les Cladistiens (Polyptères, 10 espèces) et les Actinoptères ;

► les Actinoptères se divisent en Chondrostéens (Esturgeons et Spatules, 26 espèces) et en Néoptérygiens ;

► les Néoptérygiens comprennent les Ginglymodes (Lépidostées, 7 espèces) et les Halécostomes ;

► enfin, les Halécostomes englobent les Halécomorphes (Amie, 1 espèce) et les Téléostéens (plus de 23 700 espèces).

Même si les classifications peuvent être contestées, il est, pour l'esprit, assez commode de ranger les taxons en catégories regroupant les groupes ou les espèces présentant le plus d'affinités.

Ainsi, les notions d'espèce, de genre, de famille, voire d'ordre sont encore généralement admises ou tolérées par l'école cladiste. Pour se fixer les idées, en termes de diversité des Vertébrés, nous avons résumé, suivant le schéma ordres/familles/genres/espèces, les données concernant les formes actuelles.

Le tableau XVI est forcément incomplet, tout n'étant évidemment pas connu, et n'est certainement le reflet que de l'intérêt particulier qui est porté aux différents taxons. Ainsi, on a tout lieu de penser que le nombre d'espèces de mammifères et d'oiseaux est proche de la réalité, ce qui n'est certainement pas le cas des amphibiens et des poissons, dont la quantité d'espèces est de toute évidence sous-estimée.

ercaicunensis a été, quant à lui, retrouvé dans des couches du Cambrien inférieur du Yunan en Chine (- 530 M. A.) (LECOINTRE et LEGUYADER, 2001). Les poissons sans mâchoires (Agnathes, représentés encore à l'heure actuelle par les lamproies) et les Placodermes d'abord dominants ont cédé la place aux poissons osseux et cartilagineux à la fin du Dévonien et au Carbonifère (- 400 à - 350 millions d'années) époque à laquelle ils se sont beaucoup diversifiés dans les mers et dans les eaux douces. Puis de nouveaux groupes, les Holostéens, ont effectué une radiation au Trias (- 250 à - 210 millions d'années) et au Jurassique (- 210 à - 150 millions d'années), et les Téléostéens au Jurassique et au Crétacé. Cette radiation des Téléostéens est à l'origine de la plupart des espèces d'eaux douce ou marine que nous connaissons actuellement.

Nous ne ferons que mentionner les Myxinoïdes (Myxines) et les Petromyzontides (Lamproies), deux crâniates sans mâchoire qui n'existent pas dans la zone intertropicale. Les formes susceptibles d'être rencontrées en Afrique appartiennent toutes aux Gnathostomes, autrement dit, les vertébrés à mâchoires.

Les Chondrichthyens regroupent les Crâniates à squelette cartilagineux communément appelés raies ou requins. Sur le plan de la phylogénie, ces « poissons » sont très éloignés des poissons osseux (voir encadré « Ichtyologie systématique » ; fig. 52).

Les Osteichthyens comprennent tous les poissons à squelette osseux et se subdivisent pour les formes d'eau douce en deux classes représentées de manière inégale : les Sarcoptérygiens (poissons à nageoires charnues) et les Actinoptérygiens (ou poissons aux nageoires rayonnées).

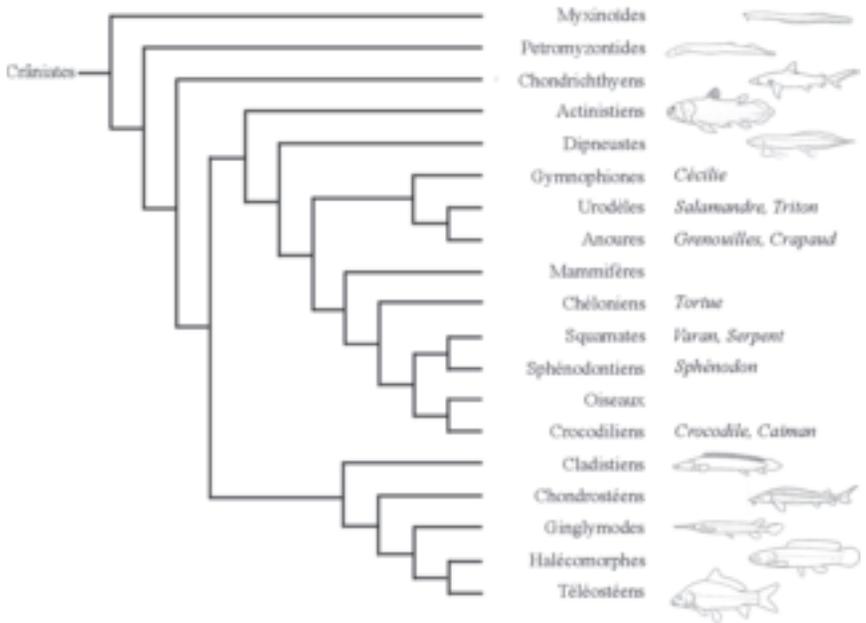
Craniata	Noms communs	Ordres	Familles	Genres	Espèces
Hyperotreti	Myxines	1	1	6	43
Hyperoartia	Lamproies	1	1	10	41
Chondrichthyes	Requins, Raies	13	28	124	846
Aves	Oiseaux	28	163	1 975	9 672
Crocodylia	Crocodiles	1	3	8	23
Squamata	Lézards, Serpents	1	31	821	6 850
Sphenodontida	Sphénodon	1	1	1	1
Testudines	Tortues	1	13	75	290
Synapsida	Mammifères	20	133	1 041	4 496
Amphibia	Tritons, Crapauds	3	34	398	4 975
Dipnoi	Dipneustes	2	3	3	6
Actinistia	Cœlacanthe	1	1	1	1
Cladistia	Polypières	1	1	2	10
Acipenseroidi	Esturgeons	1	1	4	26
Polyodontoidei	Spatules	1	1	2	2
Ginglymodi	Lépidostées	1	1	2	7
Halecomorpha	Amie	1	1	1	1
Teleostei	Téléostéens	30	411	3 686	23 700
Total		108	828	8 160	50 990

TABLEAU XVI

Nombre de Craniâtes actuellement connus.

FIGURE 52

Cladogramme montrant la phylogénie des principaux groupes de Crâniates actuels, fondé sur l'appareillement évolutif (d'après LECOINTRE et LE GUYADER, 2001).



Parmi les Sarcoptérygiens, les Dipneustes constituent, en eau douce, le groupe le plus archaïque de poissons osseux vivants dont l'origine remonte au Dévonien (ROSEN *et al.*, 1981) (voir encadré « Fossiles vivants »). La vessie gazeuse communique avec l'œsophage et peut servir de poumon. Ils furent représentés par de nombreuses formes à l'ère primaire, dont il ne subsiste que quelques espèces dont celles appartenant au genre *Protopterus* en Afrique.

Des études récentes ont montré que l'ADN mitochondrial des Protopteridae est plus proche de l'ADN d'un batracien que de celui du Cœlacanthe, ce qui tendrait à conforter l'hypothèse que les vertébrés terrestres proviendraient d'une bifurcation à partir d'un lignage qui a conduit aux poissons à poumons (MEYER et WILSON, 1990). Les Dipneustes seraient ainsi le groupe frère des Tétrapodes (fig. 52).

Les Polypteridae sont considérés maintenant comme la lignée la plus précoce des Actinoptérygiens. Ils ont le corps couvert d'écailles osseuses. La vessie gazeuse peut servir d'organe respiratoire accessoire. Les jeunes possèdent des branchies externes arborescentes qui disparaissent à l'âge adulte, et qui sont peut-être des caractéristiques morphologiques des Actinoptérygiens primitifs. Mais avant cela, ce caractère primitif avait poussé les zoologistes, déroutés, à les classer hors des Actinoptérygiens, voire parfois parmi les Sarcoptérygiens.

En Afrique continentale, les Actinoptérygiens comprennent la majorité des autres familles et espèces regroupées chez les Téléostéens dont le plus ancien fossile connu, *Pholidophorus*, remonte au Trias inférieur (- 195 M. A.). Ce groupe extrêmement diversifié représente, en fait, l'écrasante majorité des poissons actuels. On distingue plusieurs grandes subdivisions, dont certaines ont des représentants en Afrique continentale :

DES « FOSSILES VIVANTS »

Certains groupes de poissons archaïques peuplent le continent africain. Le plus connu de tous est certainement le **Cœlacanthe** qui, dans les années 1960, a fait un véritable show médiatique. Nous ne nous étendrons pas sur cette espèce qui demeure océanique et donc éloignée de nos strictes préoccupations continentales. Concernant ce groupe très ancien, apparu au Dévonien (400-350 millions BP) et disparu en même temps que les Dinosaures (vers 70 millions BP), il faut cependant savoir que jadis les Cœlacanthes étaient répartis dans le monde entier et étaient réputés vivre en eau douce.

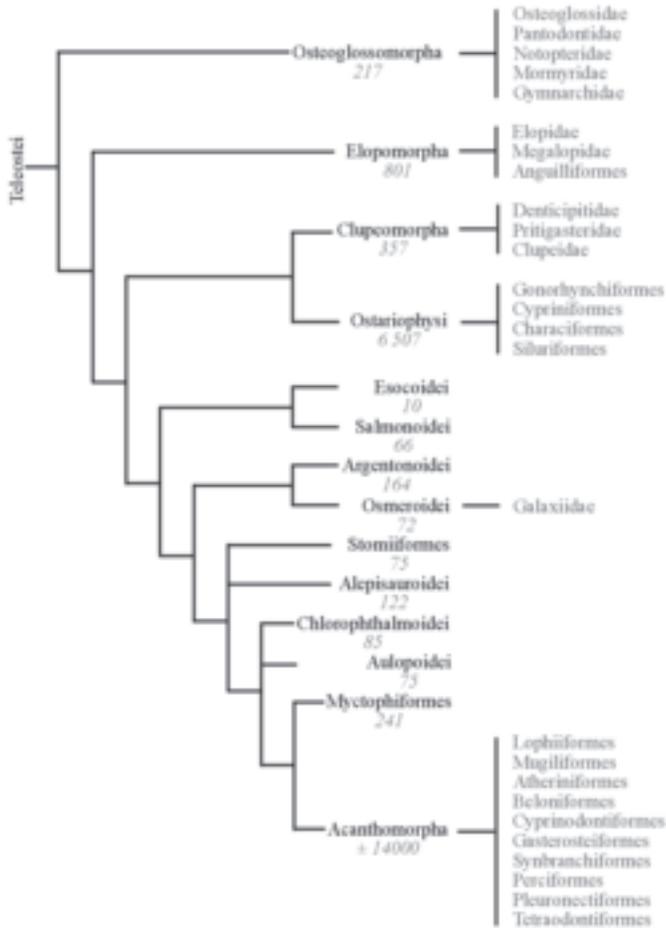
Le groupe des **Polyptères** est endémique en Afrique. Les uniques fossiles connus ont également été mis à jour en Afrique (135-65 millions BP) dans l'aire de distribution des espèces actuelles. Ces poissons possèdent une vessie natatoire dont la paroi, fortement vascularisée, fait office de poumons, ce qui permet à l'animal de survivre dans une eau pauvre en oxygène. À noter également que les jeunes sont pourvus de branchies externes (voir l'encadré « Les Polyptères », p. 70).

Les **Dipneustes** existent actuellement en Amazonie (*Lepidosiren*), en Australie (*Neoceratodus*) et en Afrique (*Protopterus*). Les *Protopterus* africains peuvent survivre en période de sécheresse en entrant dans un état d'estivation. Ainsi, *P. annectens* construit une galerie dans la vase avant l'assèchement total, dès que le niveau d'eau commence à baisser. Lorsque celle-ci descend en dessous de l'entrée de la galerie, l'animal bouche l'entrée avec de la boue puis se réfugie au fond de la galerie. Il s'enveloppe alors d'une couche de mucus d'origine tégumentaire qui se durcit et forme une sorte de cocon qui conserve l'humidité. Ainsi protégés, les poissons peuvent vivre quatre années de suite dans leur cocon. Ils puisent alors leurs réserves alimentaires en se nourrissant de leurs propres fibres musculaires. Comme leurs cousins sud-américains, les larves des Dipneustes africains sont pourvues de branchies externes dont le degré de développement varie en fonction de la teneur en oxygène de l'eau. À la métamorphose, les branchies externes se résorbent généralement et la respiration devient alors pulmonaire et branchiale.

- ▶ les Ostéoglossomorphes (poissons à langue osseuse) qui comprennent les plus primitifs des Téléostéens actuels ; ils sont connus depuis le Jurassique supérieur et actuellement représentés par cinq familles en Afrique (fig. 53) ;
- ▶ les Élopomorphes qui comprennent différentes familles et espèces presque exclusivement marines, mais pouvant pénétrer occasionnellement en eau douce ; les anguilles appartiennent à ce groupe ;
- ▶ les Clupéomorphes, apparus au Crétacé inférieur, qui comprennent principalement des espèces d'origine marine, dont quelques-unes se sont adaptées aux eaux douces ;
- ▶ les Ostariophysés composés de 4 grands groupes monophylétiques :
 - l'ordre des Gonorhynchiformes qui comporte cinq familles en Afrique, dont les Kneriidae et deux autres familles représentées par une seule espèce (Phractolemidae et Channidae) ;
 - l'ordre des Cypriniformes dont l'origine prête à discussions ;
 - l'ordre des Characiformes qui est représenté par de très nombreuses espèces. L'origine des Characiformes et des Cypriniformes daterait de la fin du Crétacé ou du Paléocène (CAVENDER, 1991) ;
 - l'ordre des Siluriformes (poissons-chats) constitue un groupe de poissons

FIGURE 53

Cladogramme montrant la phylogénie des principaux groupes de Téléostéens actuels fondé sur l'appareilment évolutif (d'après LECOINTRE et Le GUYADER, 2001).
Colonne de droite : principaux groupes représentés en Afrique continentale.
Chiffres : nombre d'espèces évaluées.



bien caractéristiques par leur corps dépourvu d'écailles, et l'existence d'épines ossifiées aux nageoires dorsales et pectorales ;

► les Protacanthomorpha représentés par une seule famille (Galaxiidae) en Afrique ;

► les Acanthomorpha comprenant la majorité des espèces dont en particulier :
— les Cyprinodontiformes incluant de nombreuses espèces d'eau douce et saumâtre ;

— les Synbranchiformes représenté par deux familles : les Synbranchidae d'origine marine, et les Mastacembelidae (poissons serpents) qui étaient autrefois classés parmi les Perciformes (TRAVERS, 1984) ;

— les Perciformes qui sont mal définis et dont la classification est confuse et problématique, car il ne s'agit probablement pas d'un assemblage monophylétique. Il comprend au total 150 familles surtout marines, dont certaines se sont adaptées aux eaux continentales. C'est le cas en particulier pour les Cichlidae, les Centropomidae, les Nandidae, et les Anabantidae. Les Cichlidae sont probablement apparus très tôt au Crétacé et leur évolution était déjà bien entamée avant la séparation du Gondwana (STIASSNY, 1987 ; 1991).

— les Pleuronectiformes et les Tetraodontiformes comprenant des familles d'origine marine dont certaines espèces sont adaptées aux eaux douces. Les Tetraodontiformes et les Pleuronectiformes sont apparus à l'Éocène inférieur et comprennent surtout des formes marines.