

VARIATIONS DU NIVEAU MARIN ET DISTRIBUTION DES POISSONS D'EAU DOUCE EN AMAZONIE ORIENTALE

M. JEGU¹

Résumé

Les principaux modèles de distribution des espèces de poissons de la famille Serrasalminae de l'Amazonie orientale sont présentés. Un mode de distribution péripériphérique est décrit pour les espèces rhéophiles des boucliers Guyanais et Centre Brésil.-

Les relations phylogénétiques parmi les populations des différents affluents montrent une dispersion Est/Ouest et Nord/Sud par rapport au cours de l'Amazone

Ces types de dispersion résultent de l'alternance des périodes glaciaires et interglaciaires du quaternaire. Pendant les périodes glaciaires, la baisse du niveau marin a pour résultat une augmentation des surfaces des rapides et permet la colonisation de nouveaux territoires par les espèces rhéophiles. Pendant les périodes interglaciaires, le retour initial du niveau marin fragmente les zones de rapides et les concentre dans le haut cours. Cela favorise la dispersion des espèces et la spéciation par vicariance dans chaque population isolée

Abstract

The main distribution patterns of taxa of the family Serrasalminae in Eastern Amazonia are presented. A peripheral distribution pattern is described for rheophilous species on the Guianese and Central Brazilian shields. Phylogenetic relations among populations of the various affluents indicate East/West and North/South dispersion routes with regards to the Amazon River. These types of dispersion are related to the alternance of glacial and interglacial periods of the Quaternary. During glacial periods, drops in sea level increased the areas covered by rapids and permitted the colonization of new territory by rheophilous species. During interglacial periods, the sea returned to its former levels causing the fragmentation of rapid zones and their retreat to the headwaters of the rivers. This change favored the dispersion of taxa and speciation by vicariance in each isolated population.

Mots-clé: Variation du niveau Marin, Serrasalminae, Amazonie

Key-word : Sea level, Serrasalminae Amazon River

(1) Convention ORSTOM/CNPq-INPA, Instituto de Pesquisas da Amazônia, Departamento de Biologia Aquatica, C P 478, 69083 Manaus, Brésil.

1. INTRODUCTION

D'après Eigenmann (1909) et Weitzman & Weitzman (1982) l'ichthyofaune du bassin amazonien est dérivée des anciennes faunes de l'Archiguiana et l'Archamazonia de von Ihering. Brooks et als. (1983) montre que l'élévation des Andes a permis l'isolement de l'actuel bassin de l'Amazone de celui de l'Orénoque, inversant le cours de la branche du pré et du moyen Tertiaire de l'Amazone qui s'écoulait vers le Pacifique (Irion, 1989). Lundberg et al. (1986, 1988) ont d'ailleurs mis en évidence des fossiles de diverses espèces de poissons d'eau douce sud-américains datant du Miocène, aujourd'hui présentes dans le bassin amazonien. Géry (1969, 1984) considère la région Guyano-Amazonienne comme une unité faunistique, reconnaissant néanmoins l'existence d'une faune périphérique, située dans les hauts cours des affluents drainant le bouclier guyanais et le plateau central brésilien, différente de la faune du fleuve Amazone. Les données géochimiques (Fittkau, 1971) et la chimie des eaux (Furch, 1984) montrent des similitudes entre le sud du plateau guyanais et le nord du plateau central brésilien, en opposition à la région centrale amazonienne et à la partie ouest du bassin située le long des Andes. Les affluents du bas Amazone, drainant ces deux boucliers, présentent deux régimes hydrologiques distincts l'un de l'autre (Sioli, 1984). Les hauts cours, de la source jusqu'aux derniers rapides, possèdent un régime hydrologique généralement torrentueux. Dans la portion de cours en aval des derniers rapides, sous influence directe du régime hydrologique de l'Amazone, les affluents deviennent plus larges, plus profonds et à faible courant.

En Amazonie orientale trois grands types de milieux aquatiques peuvent donc être définis (Fig. 1) : (1) le cours de l'Amazone avec ses eaux blanches et la varzea sur les marges ; (2) le cours inférieur des affluents, qui s'étend sur 200 à 400 kilomètres, avec des eaux pauvres en éléments en suspension et la forêt inondable ; (3) une zone de fort courant et faible profondeur en amont des derniers rapides.

2. DIFFERENTS TYPES DE DISTRIBUTION CHEZ LES SERRASALMIDAE

Nous avons étudié la distribution des poissons de la famille des Serrasalmidae (Characiformes) en Amazonie orientale, en particulier dans le Uatumá, le Trombetas et le Tocantins. Les "piranhas" sont les éléments les plus connus de cette famille dans laquelle on reconnaît également des taxa phytophages et deux espè-

ces lépidophages (Nico & Taphorn, 1988; Leite & Jégu, 1990). Les premiers résultats obtenus nous ont permis de distinguer cinq types principaux de distribution des espèces de cette famille, indépendamment de leur régime alimentaire (Fig. 2) : (1) les espèces ubiquistes observées aussi bien dans les eaux blanches de l'Amazone que dans ses affluents (*Serrasalmus rhombeus*, *S. elongatus*, *Catoprion mento*) ; (2) les espèces restreintes au cours de l'Amazone et aux zones de varzea, mais que l'on rencontre aussi parfois dans le cours inférieur de certains affluents (*Piaractus brachypomus*, *Colossoma macropomum*, *Mylossoma duriventre*, *M. aureum*, *Pygocentrus nattereri* et *Serrasalmus spilopleura*) ; (3) les taxa dont l'aire de distribution s'étend tout le long des affluents, mais strictement en amont de leur confluence avec l'Amazone, (*Pristobrycon striolatus*, *P. eigenmanni*, *Myleus rhomboidalis*, *M. pacu* et certaines espèces de *Serrasalmus*) ; (4) une espèce d'écotone restreinte à la région juste en amont de la confluence avec l'Amazone ou à la limite de l'influence de la marée pour les fleuves côtiers (Jégu & Santos, 1988a), *Pygopristis denticulatus* ; (5) les espèces que l'on rencontre seulement en amont des premiers rapides, comme les espèces d'*Acnodon*, de *Mylesinus* et de deux nouveaux genres n.gen. 1 et n.gen. 2.

Le schéma de distribution de cette famille se superpose aux divisions physico-chimiques du réseau hydrographique d'Amazonie orientale déjà mises en évidence.

3. DISTRIBUTION DES SERRASALMIDAE RHEOPHILES

Dans le bassin amazonien, le genre *Acnodon* est connu par deux espèces (Fig. 3), l'une située dans le rio Jari, *A. senai*, et l'autre dans les rios Tocantins et Xingu, *A. normani* (Jégu & Santos, 1990). *Mylesinus paucisquamatus* est connue du Tocantins (Jégu & Santos, 1988b) alors que *M. paraschomburgkii* est connue du Uatumá, du Trombetas et du Jari (Jégu et al., 1989), affluents situés sur la marge opposée de l'Amazone (Fig. 4). Dans une étude en cours, nous mettons en évidence l'existence d'un nouveau genre de Serrasalmidae, n. gen. 1, représenté par une première espèce dans le Xingu et le Tapajos, une seconde dans le Tocantins, une troisième dans le Trombetas et le Jari, une quatrième dans le Rio Negro et une dernière dans le fleuve Oyapock (Fig. 5). Dans chacun des affluents de l'Amazone où ces espèces sont présentes, leur aire de distribution se limite à la portion de cours située en amont des derniers rapides. Les diverses populations de ces espèces sont ainsi isolées les unes des autres par le bas cours des affluents et l'Amazone. Mais dans le bassin du Uatumá, les deux populations

de *Mylesinus paraschomburgkii* du Uatumã et du Jatapu sont aussi isolées l'une de l'autre par la portion de cours entre les rapides de Cachoeira Morena sur le Uatumã et de Cachoeira das Garças sur le Jatapu. Ces zones de faible courant et de grande profondeur peuvent donc être considérées comme une barrière naturelle à la dispersion des taxa rhéophiles.

4. LES DISPERSIONS NORD/SUD

La présence des genres *Mylesinus*, *Acnodon* et n.gen. 1 tant sur la marge gauche que sur la marge droite de l'Amazone suggère des phénomènes de dispersion nord/sud entre les aires de rapides situées de chaque côté de la zone d'inondation. Les relations phylogénétiques mises en évidence entre les espèces d'*Acnodon* d'une part, et de *Mylesinus*, d'autre part, montrent que les taxa présents dans le Tocantins sont les rameaux frères de ceux du Jari (Jégu & Santos, 1988b et 1990). L'aire de distribution des ancêtres communs aux deux espèces d'*Acnodon* et de *Mylesinus* incluerait donc le Jari et le Tocantins. D'autre part, l'observation d'une seconde espèce de *Bryconexodon* (Characidae) dans le haut Trombetas (Jégu et al., 1991) indique une dispersion nord/sud de ce genre de poissons rhéophiles, entre le haut Tapajos, d'où est décrit l'espèce-type, et le haut Trombetas (Fig. 6). Santos & Jégu (1987) montrent aussi que la distribution de *Synaptolaemus cingulatus* (Fig. 7) et du genre *Sartor* (Fig. 8), taxa rhéophiles de la famille des Anostomidae, s'étend de part et d'autre de l'Amazone, au niveau du Trombetas et du Tapajos. Des phénomènes de dispersion nord/sud ont donc eu lieu dans diverses familles, soit au niveau d'espèces soit au niveau de genres. Les événements ayant été à l'origine de ces phénomènes semblent avoir opéré indépendamment dans le bas Amazone, au niveau du Tocantins-Xingu et du Jari d'une part, et dans le moyen Amazone, au niveau du Tapajos et du Trombetas d'autre part (Fig. 9).

5. LES DISPERSIONS EST/OUEST

La distribution de *M. paraschomburgkii* montre clairement l'existence d'un phénomène de dispersion Est/Ouest propre aux affluents de la marge gauche de l'Amazone. La distribution des espèces de n.gen.1 indique des phénomènes de dispersion de ce type, aussi bien le long du plateau des Guyanes que le long du plateau Central Brésilien (Fig. 9). La distribution d'*Acnodon normani*, dans le

Xingu et le Tocantins, et des espèces de n.gen. 1, du Tapajos au Tocantins, pourrait s'expliquer par les anostomoses entre les hauts cours de ces fleuves. Mais ces espèces sont restreintes aux cours d'eau larges, non recouverts par la végétation des berges. Or les anastomoses sont généralement de petits bras de lac ou de ruisseau, étroits, sans courant et sous une couverture végétale importante. De plus, de telles connexions ne sont pas connues dans les hauts cours des fleuves qui drainent le plateau des Guyanes. La dispersion est/ouest, tant entre les affluents de la marge nord de l'Amazonie qu'entre ceux de la marge sud, ne peut donc s'expliquer que par le morcellement d'une aire de distribution commune.

6. LES TRANSGRESSIONS MARINES ET LES ZONES DE RAPIDES

Dans la zone Caraïbe, au cours de la dernière période glaciaire, il y a environ 20.000 ans B.P., Pujos & Odin (1986) situent le niveau marin entre -110 et -120 m en-dessous de son niveau actuel. D'après Absy et al. (1989), ce minimum a été accompagné d'une période extrêmement sèche en Amazonie Orientale (entre 22.800 et 20.000 ans B.P.) où s'est alors développée une savane. Par contre l'Amazonie Occidentale est restée très humide, conservant sa couverture forestière (Colinvaux, 1989). Le niveau marin actuel a été atteint il y a environ 7000 ans B.P. (Colinvaux, 1989), après être remonté régulièrement d'environ 1 m par siècle (Prost, 1987). Aujourd'hui, en Amazonie Orientale, les derniers rapides des fleuves drainant le plateau guyanais et le plateau central brésilien sont situés entre 20 et 30 m au-dessus du niveau de la mer. La profondeur moyenne de l'Amazonie est actuellement de 40 à 50 m, avec des fosses à plus de 90 m dans le Rio Negro près de Manaus (Sioli, 1984). Selon Marlier (1973) et Putzer (1984) le régime hydrologique de l'Amazonie a conduit à une nouvelle érosion de son lit durant la dernière période glaciaire. La baisse du niveau du fleuve et la faible pluviométrie ont pu provoquer l'extension des rapides situés sur les plateaux précambriens en aval, vers le cours de l'Amazonie. Dans ces conditions, des étiages annuels de forte amplitude, ont alors pu favoriser l'extension des rapides des affluents jusqu'à leur confluence avec l'Amazonie et même dans le propre lit de ce dernier.

Bigarella (1973) définit trois arcs structuraux (Iquitos, Purús et Gurupá) permettant, d'après Putzer (1984), de distinguer trois unités stratigraphiques différentes dans le bassin amazonien. Frayley et al. (1988) supposent que ces

arcs ont pu jouer un rôle de barrage dans la mise en place d'un lac amazonien Pléistocène- Holocène. Toutefois, il s'avère que les formations d'argile de Belterra, supposées être des dépôts lacustres du Pliocène- Pléistocène (Klammer, 1971), sont des formations pédologiques (A. Chauvel, comm. pers.), produits d'altération de dépôts Mio-Pliocène (Truckenbrodt & Kotshoubey, 1981). L'extension d'un tel lac à l'est de l'arc Purús semble donc bien improbable, ce qui n'ôte aucune valeur à la remarque de Frayley et al. (1984) sur le rôle des arcs structuraux. En effet, à l'occasion de la baisse du niveau marin et en conséquence du niveau du fleuve durant une période glaciaire, les deux derniers arcs ont alors pu avoir un rôle de diviseur des zones de rapides, l'affleurement Précambrien au niveau de ces arcs faisant barrage à l'écoulement des eaux et créant des zones lacustres en amont.

D'après Putzer (1984) et L. Martin (comm. pers.), quatre fortes périodes glaciaires se sont succédées durant le quaternaire, accompagnées de transgressions marines. A Chacune des oscillations du niveau marin, les zones de rapides ont pu se contracter puis s'étendre successivement, permettant ainsi la connexion de zones de rapides de divers affluents par le bas cours de ces affluents. Suivant le niveau marin, la morphologie du lit de l'Amazone et l'amplitude de la transgression marine, ces connexions ont pu être différentes à chaque glaciation.

7. UN ELEMENT DE LA DISTRIBUTION DES POISSONS DU BASSIN AMAZONIEN

A chaque extension des zones de rapides, les espèces rhéophiles ont pu coloniser de nouveaux territoires, parfois jusqu'aux bassins voisins. Pendant les périodes interglaciaires, la remontée du niveau marin a repoussé les rapides vers les hauts cours, morcellant les aires de distribution des taxa rhéophiles. Suivant le taux d'anagénèse dans les populations ainsi isolées, des phénomènes de spéciation par vicariance ont dû se produire à chaque période interglaciaire. Les dispersions nord/sud indépendantes mises en évidence dans le moyen et le bas Amazone peuvent être expliquées par la situation de l'arc de Gurupá formant une zone lacustre entre ces deux régions. La dispersion est/ouest le long du plateau guyanais implique des connexions entre les zones de rapides des seuls affluents de la marge gauche de l'Amazone. L'existence d'une unité faunistique, périphérique du moyen cours de l'Amazone, suggérée par Géry (1969, 1984) est bien confirmée. Cependant les taxa rhéophiles présents en Amazonie orientale et autour du plateau des Guyanes sont absents des rapides andins qui forment le

haut cours de l'Amazone (Ortega & Vari, 1986; Stewart et al., 1987). Ce phénomène caractérise les bassins situés en amont de l'arc de Purús (Madeira, Purús, Japurá, etc.). Il semble donc que celui-ci ait aussi joué un rôle de barrière à la dispersion des espèces rhéophiles vers l'amont, en favorisant sans doute des formations lacustres. Un scénario identique est actuellement observé, à échelle réduite, sur le Uatumá où les lacs de barrage de Balbina et Pitinga ont morcellé l'aire de distribution de *M. paraschomburgkii* en trois zones situées au pied et en tête des retenues d'eau.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Absy M.L., T. Van der Hammen, F. Soubies, K. Suguio, L. Martin, M. Fournier et B. Turcq, 1989. Intern. Symp. Global Changes in S.A. during the Quaternary, São Paulo, May 8-12, p. 129-131.
- Bigarella, J.J., 1973. In *The Ocean Basins and Margins*, New York :25-86.
- Brooks, D.R., Thorson, T.B. & M.A. Mayers, 1983. In V.A.Funk and D.R. Brooks (eds.), pp. 147-175, *Advances in Cladistics : Proceedings of the First Meeting of the Willi Hennig Society*, New York Botanical Garden, New York.
- Colinvaux, P., 1989. *Pour la Science*, n° 141 : 86-92.
- Eigenmann, C.H., 1909. In *Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia, 1896-1899*, Princeton, N.J. : 227-374.
- Furch, K., 1984. In Sioli editor *The Amazon*, pp. 167-199, W. Junk Publisher, Dordrecht.
- Fittkau, E.J., 1971. *Münster Forsch. Geol. Paläontol.*, 20/21 : 35-50.
- Frayley, C.D., Lavina, E.L., Rancy, A. & J.P.S Filho, 1988. *Acta Amazonica*, 18 (3-4) : 119-143.
- Géry, J., 1969. In E.J. Fittkau et al. (eds.), *Biogeography and Ecology in South America*, *Monographiae biol.*, The Hague, 2 : 828-848.
- Géry, J., 1984. In Sioli (ed.) *The Amazon*, pp. 353-370, Dr W. Junk Publisher, Dordrecht.
- Irion, G., 1989. In L.B. Holm-Nielsen et al. (eds.), pp. 23-34, *Tropical Forests, Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*, Academic Press.

- Jégu, M. & G.M. dos Santos, 1988a. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 21 (3) :239-274.
- Jégu, M. & G.M. dos Santos, 1988b. *Cybium*, 12 (4) : 331-341.
- Jégu, M. & G.M. dos Santos, 1990. *Cybium*, 14 (3) : 187-206.
- Jégu, M., Santos, G.M. dos & E. Ferreira, 1989. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22(1).
- Jégu, M., Santos, G.M. dos & E. Ferreira, 1991. 25 : 773-782 *Journ. of Nat. Hist.*.
- Klammer, G.. 1971. *Z. Geomorph. N. F.*, 15 : 62-106.
- Leite, R.G. & M. Jégu, 1990. *Cybium*, 14 (4).
- Lundberg, J.G., Linares, O.J., Antonio, E. & P. Nass, 1988. *Journ.of Vert. Paleont.*, 8 (2) : 131-138.
- Lundberg, J.G., Machado-Allison, A. & R.F. Kay, 1986. *Science*, 234 : 208-209.
- Marlier G.,1973. In Meggars et al. (eds.) *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: a comparative Review*, Smithsonian institution Press, Washington : 223-238.
- Nico L.G. & D.C. Taphorn, 1988. *Biotropica*, 20 (4) : 311-321.
- Ortega H. & R.P. Vari, 1986. *Smith. Contrib. Zool.*, 437 : 1-25.
- Prost M.T., 1987. XIIIth International Congress Quaternaire, Ottawa, 5 : 291-299.
- Pujos M. & G.S. Odin, 1986. *Oceanologica Acta*, 9(4) : 363-382.
- Putzer H., 1984. In Sioli (ed.) *The Amazon*, p. 15-46, Dr W. JunkPublisher, Dordrecht.
- Santos G.M. dos & M. Jégu, 1987. *Amazoniana*, 10 (2) : 181-196.
- Sioli H., 1984. In Sioli editor *The Amazon*, p. 127-165, Dr W. Junk Publisher, Dordrecht.
- Stewart D., R. Barriga & M. Ibarra, 1987. *Politecnica*, 12 (4) : 1-63.
- Truckenbrodt, W. & B. Kotschoubey, 1981. *Rev. Bras. Geociências*, 11(3) : 203-208.
- Weitzman, S.H. & M. Weitzman, 1982. In T.G. Prance (ed.) *Biologicaldiversification in Tropics*, Columbia University Press, New York : 403-422.

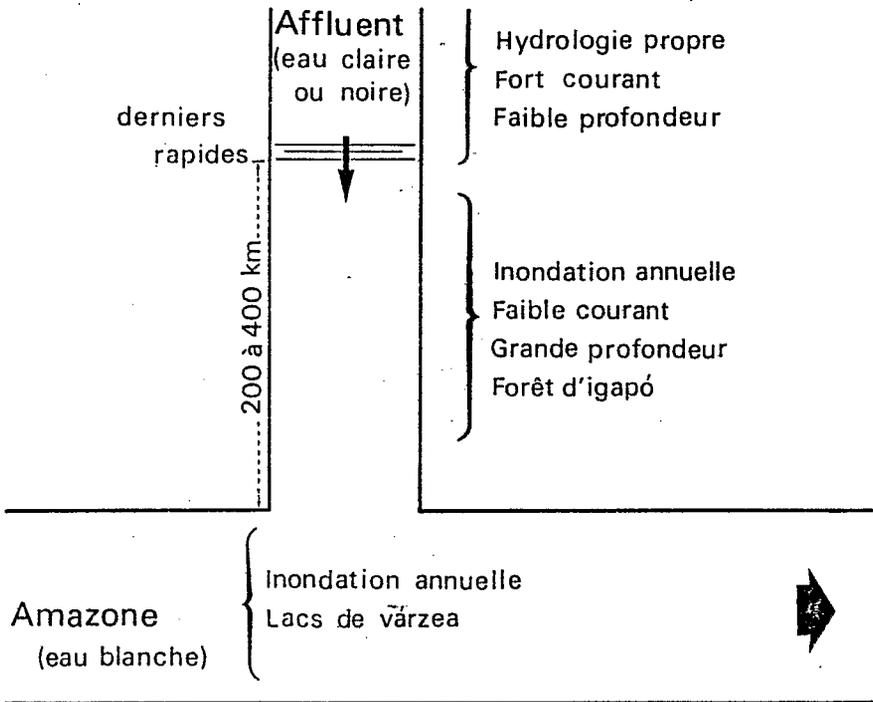


Figure 1: Les grands types de milieux aquatiques en Amazonie orientale.

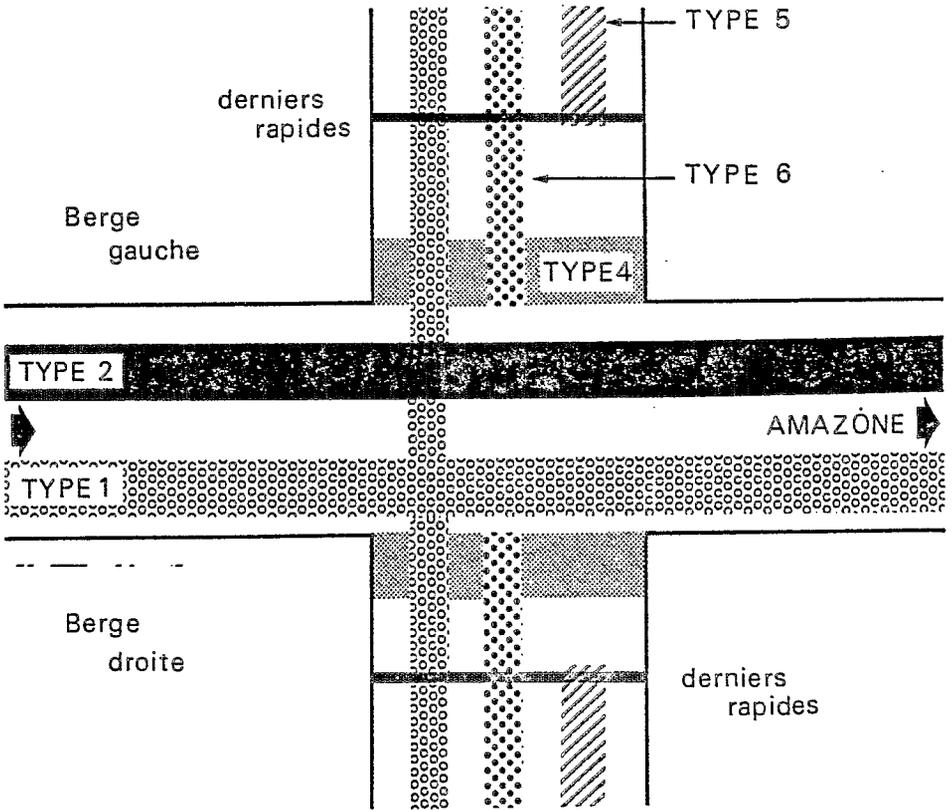
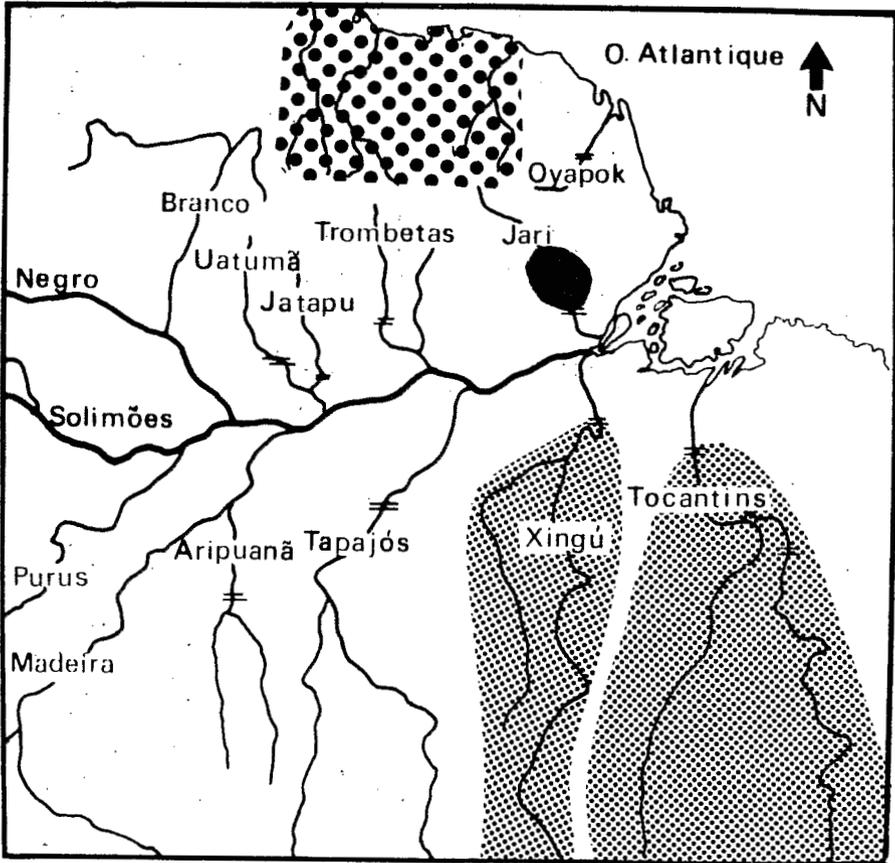
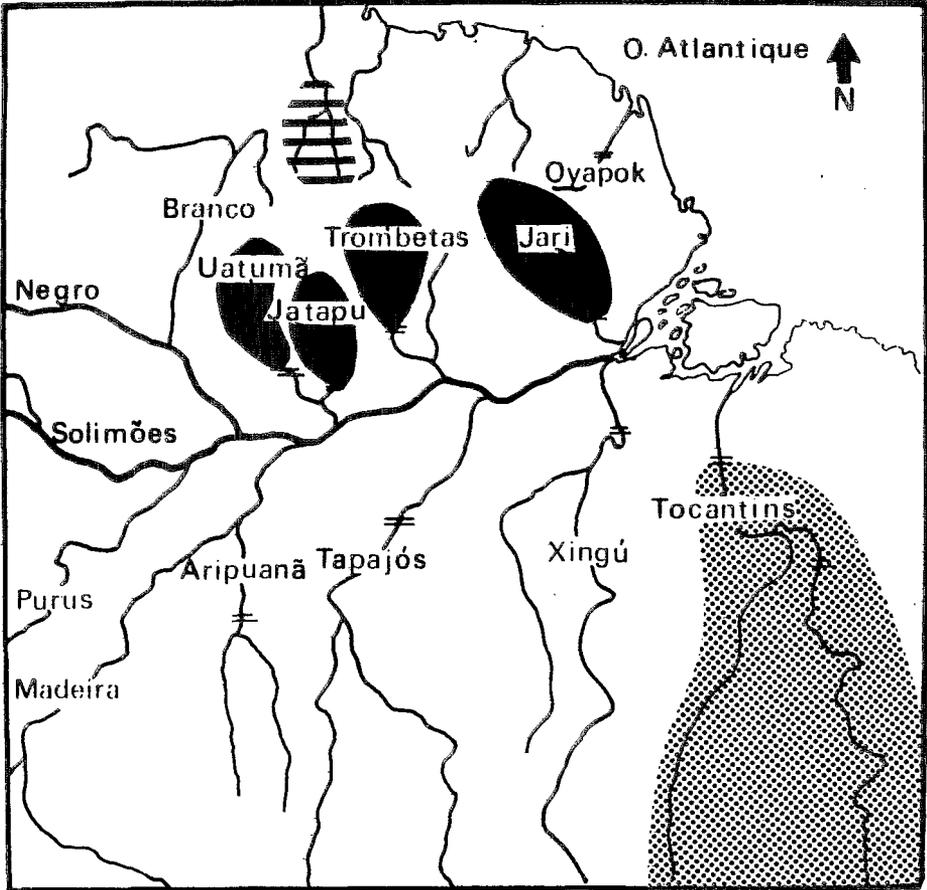


Figure 2: Les modes de distribution des espèces de la famille Serrasalminidae en Amazonie orientale.



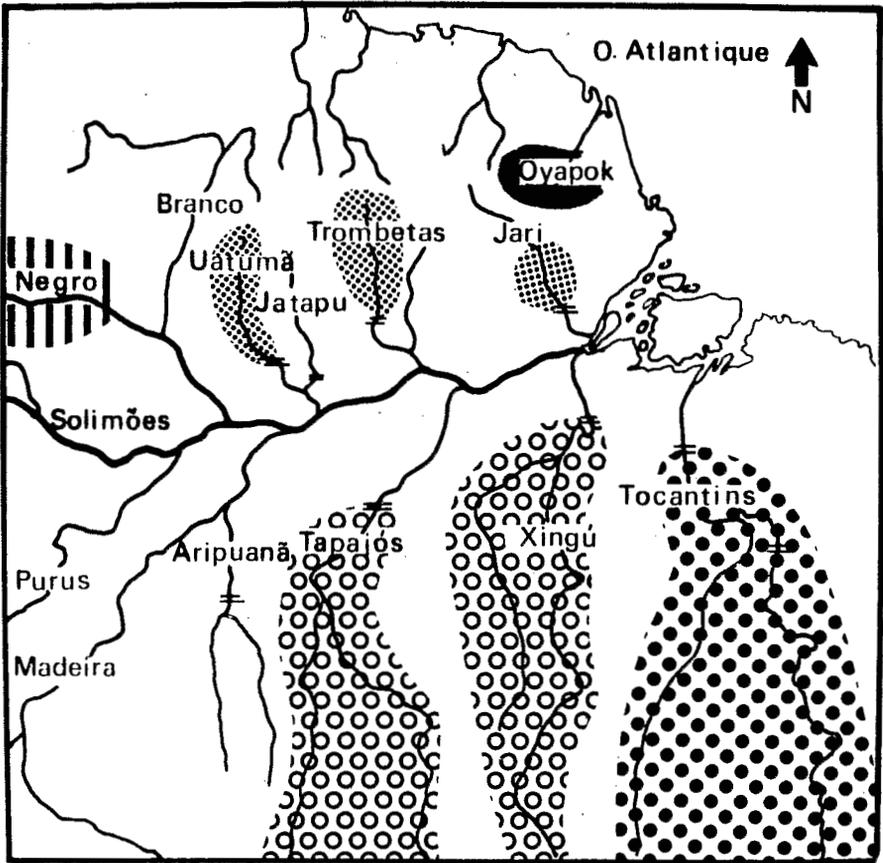
-  Acnodon normani
-  A. oligacanthus
-  A. senai

Figure 3: La distribution du genre Acnodon (Serrasalminidae) dans le bassin amazonien.



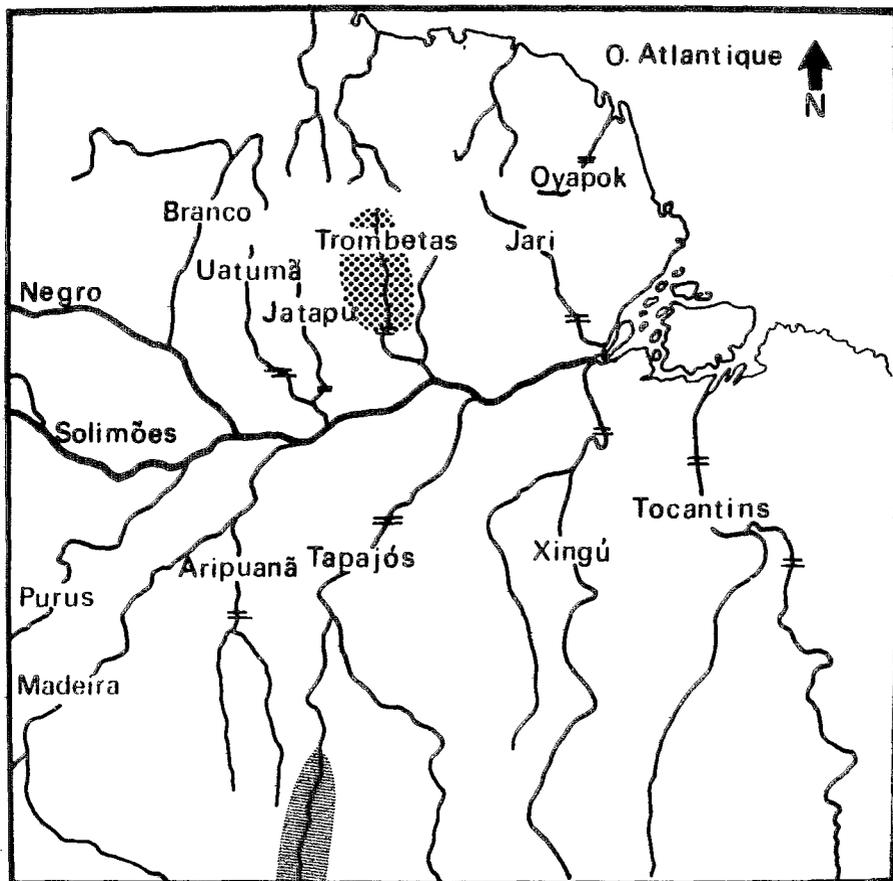
- Mylesinus paraschomburgkii
- ▬ M. schomburgkii
- ▤ M. paucisquamatus

Figure 4: La distribution du genre Mylesinus (Serrasalmidae) dans le bassin amazonien.



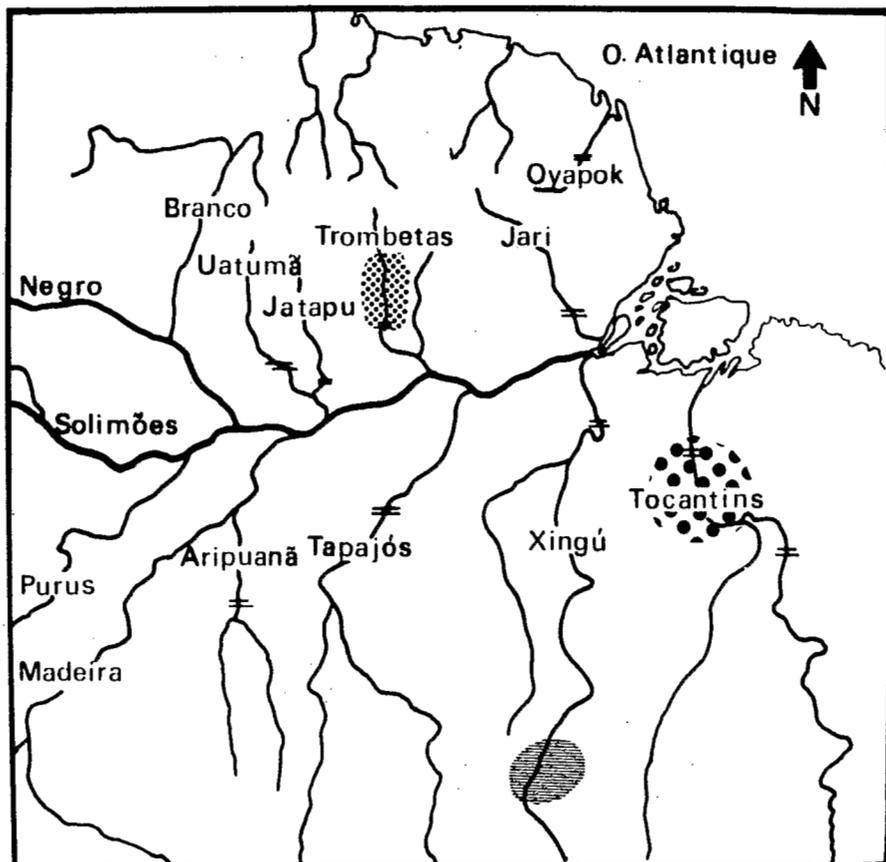
- ○ ○ nouveau genre n. sp.1
- ● ● n. gen. n. sp.2
- ■ ■ n. gen. n. sp.3
- n. gen. n. sp.4
- ||| n. gen. n. sp.5

Figure 5: La distribution du nouveau genre 1 (Serrasalminidae) dans le bassin amazonien.



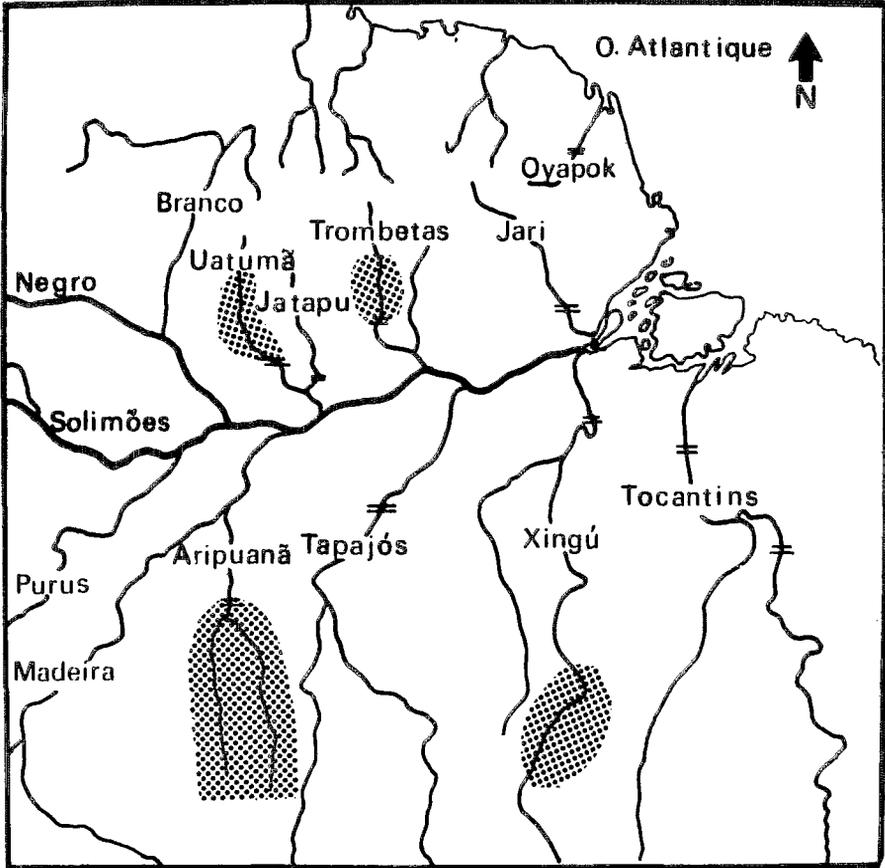
■ Bryconexodon juruenae
▣ B. trombetasi

Figure 6: La distribution du genre Bryconexodon (Characidae) dans le bassin amazonien.



-  Sartor elongatus
-  S. respectus
-  S. tucuriense

Figure 7: La distribution du genre Sartor (Anostomidae) dans le bassin amazonien.



■ Synaptolaemus cingulatus

Figure 8: La distribution de Synaptolaemus cingulatus (Anostomidae) dans le bassin amazonien.

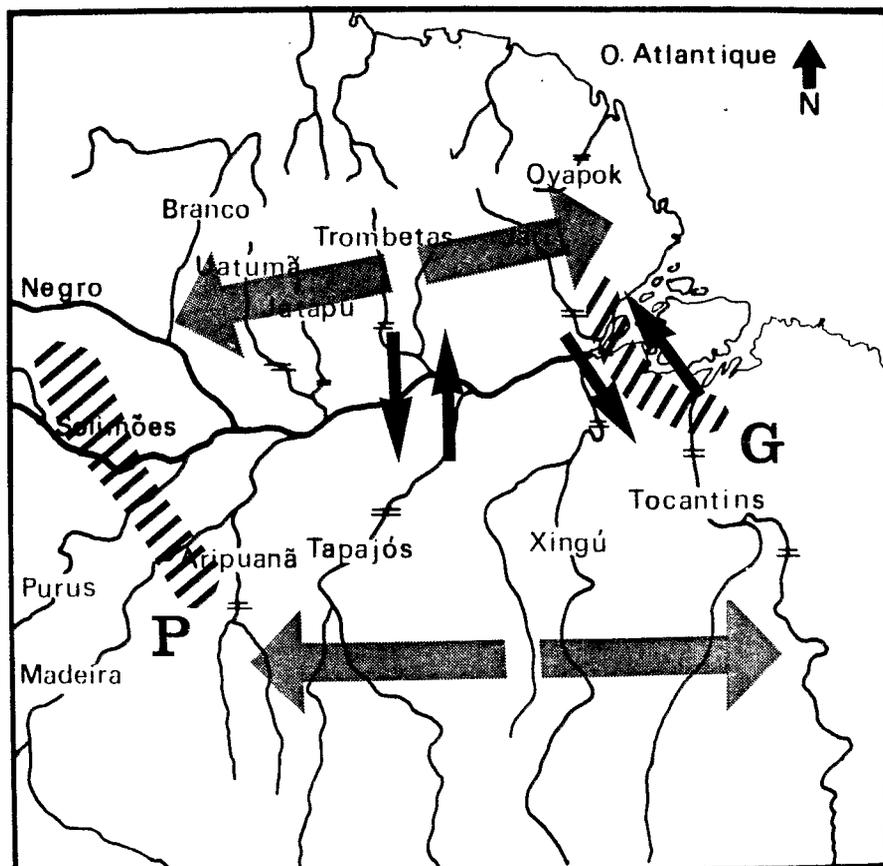


Figure 9: Les voies de dispersion des Serrasalminidae rhéophiles en Amazonie Orientale (G: arc Gurupá; P: arc Purús).