

Chapitre 3

EVOLUTION ET SPECIATION DANS LES MILIEUX AUTRES QUE LES GRANDS LACS

EVOLUTION AND SPECIATION IN OTHER AQUATIC ECOSYSTEMS THAN GREAT LAKES

J. Daget

1 - GÉNÉRALITÉS SUR L'ÉVOLUTION ET LA SPÉCIATION

Lorsqu'on traite de l'évolution des espèces animales, il est commode de distinguer et d'étudier séparément les phénomènes d'anagenèse ou d'évolution séquentielle, c'est-à-dire les modifications au cours du temps des représentants d'une même lignée évolutive, et les phénomènes de cladogenèse ou d'évolution divergente, c'est-à-dire le buissonnement des lignées conduisant à l'individualisation d'espèces différentes et contemporaines. Pour simplifier l'exposé, on admettra que la cladogenèse procède par dichotomies successives isolant chaque fois deux groupes frères à l'intérieur desquels l'anagenèse se poursuit. La spéciation consiste dans l'apparition d'une barrière irréversible d'isolement reproductif entre deux groupes frères. Cet isolement peut être d'emblée total et la spéciation est alors un phénomène très bref, mais le plus souvent il s'établit et se parfait progressivement. La spéciation s'étale alors sur un laps de temps variable, parfois très long à notre échelle humaine d'observation. Au début, les deux lignées diffèrent très peu et l'hybridation reste possible entre elles à tous les degrés. Puis les pools géniques ou les modalités éco-éthologiques de la reproduction divergent de plus en plus et les croisements deviennent de plus en plus difficiles. Enfin il arrive un moment où l'isolement de reproduction est total, au moins dans les conditions naturelles, et l'on se trouve dès lors en présence de deux « bonnes espèces ».

Dans des cas semblables, entre le stade avant dichotomie à une seule « bonne espèce » ancestrale et le stade à deux « bonnes espèces » dérivées, on observe des stades intermédiaires d'espèce polymorphe, de sous-espèces, d'espèces naissantes etc., dont les limites sont assez vagues et susceptibles de différer selon les auteurs. Les néontologistes ne considèrent et ne cherchent à classer que les formes actuellement vivantes, sans se préoccuper de toutes celles qui les ont précédées, mais qui ont disparu sans laisser aucune trace dans la plupart des cas. Néanmoins, dans la nature actuelle, on peut observer tous les stades de formation d'espèces nouvelles, par exemple dans les groupes qui sont en cours d'évolution et dans lesquels les phénomènes de spéciation se produisent sous nos yeux, tels les Cyprinidés, les Cichlidés, les Cyprinodontidés etc.

Il est certain que l'anagenèse et la cladogenèse résultent de mécanismes biologiques identiques quels que soient les milieux où elles se produisent. Cependant, en ce qui concerne les eaux douces africaines, la ségrégation spatiale ou éco-éthologique, que l'on retrouve souvent à l'origine de la cladogenèse, ne s'est pas produite selon les mêmes modalités dans les grands lacs où elle a affecté principalement les Cichlidés et dans les autres milieux où elle a affecté tous les groupes systématiques sans privilégier particulièrement les Cichlidés.

2 - ANAGENÈSE

C'est dans les groupes monotypiques que ce phénomène est le plus facile à appréhender et à étudier. Lorsque l'anagenèse s'est poursuivie sans cladogenèse depuis une époque suffisamment reculée, elle a permis l'individualisation de familles monotypiques. Il en existe plusieurs endémiques de l'Afrique. Ce sont les Denticipitidae (*Denticiceps clupeioides*), les Pantodontidae (*Pantodon buchholzi*), les Cromeriidae (*Cromerie nilotica*), les Grasseichthyidae (*Grasseichthys gabonensis*), les Phractolaemidae (*Phractolaemus ansorgii*), les Gymnarchidae (*Gymnarchus niloticus*).

Des anagenèses moins importantes ou de moins longue durée ont donné des genres monotypiques. Ceux-ci sont très nombreux en Afrique et la liste donnée ci-dessous ne prétend pas être définitive ni exhaustive. D'ailleurs les spécialistes ne sont pas toujours d'accord sur leur validité et en récusent certains dont les caractères distinctifs ne leur paraissent pas suffisamment tranchés. Parmi les principaux on citera : *Calamoichthys* (*C. calabaricus*), *Heterotis* (*H. niloticus*), *Papycrocranus* (*P. afer*), *Xenomystus* (*X. nigri*), *Isichthys* (*I. henryi*), *Genyomyrus* (*G. donnyi*), *Paramyomyrus* (*P. aequipinnis*), *Hepsetus* (*H. odoe*), *Lepidarchus* (*L. adonis*), *Arnoldichthys* (*A. spilopterus*), *Paraphago* (*P. rostratus*), *Paradistichodus* (*P. dimidiatus*), *Citharidium* (*C. ansorgii*), *Xenocharax* (*X. spilurus*), *Caecobarbus* (*C. geertsii*), *Phreatichthys* (*P. andruzzi*), *Oreodaimon* (*O. quathlambae*), *Eilichthys* (*E. microphthalmus*), *Xenobarbus* (*X. loveridgei*), *Amarginops* (*A. platus*), *Acanthocleithrum* (*A. chapini*), *Platyglanis* (*P. depierrei*), *Uetiglanis* (*U. zammaranoi*), *Channallabes* (*C. apus*), *Dolichallabes* (*D. microphthalmus*), *Siluranodon* (*S. auritus*), *Gobiocichla* (*G. wonderi*), *Polycentropsis* (*P. abbreviata*), *Afronandus* (*A. sheljuzkhai*).

On a parfois tenté d'évaluer la vitesse de transformation dans une lignée et le temps approximativement nécessaire pour qu'une nouvelle espèce apparaisse, par exemple en se basant sur une estimation de la distance génétique entre deux espèces voisines. Ces spéculations n'ont de sens que dans des cas particuliers bien définis. D'ailleurs l'un des principes de la systématique cladistique, dit règle de déviation, rappelle que « lorsqu'il y a cladogenèse, l'une des espèces filles (conservatrice) demeure peu différente de l'espèce souche tandis que l'autre (prospectrice) en diverge plus fortement ». Cela revient à dire que même entre deux lignées issues de la même souche ancestrale, l'anagenèse se produit toujours à des vitesses différentes.

Le genre africain monotypique *Heterotis* fournit un bon exemple d'anagenèse. D'après les plus récentes études sur la phylogénie des Ostéoglossomorphes, il faudrait considérer comme une famille distincte l'ensemble des deux genres actuels *Heterotis* et *Arapaima*. Le premier africain et le second sud-américain seraient deux groupes frères monotypiques issus d'une forme ancestrale commune. En se basant uniquement sur des caractères ostéologiques, Taverner (1979) écrit : « Chacun des deux poissons possède donc, à la fois, des caractères plus primitifs et des caractères plus évolués que son parent. Aucun des deux ne peut donc être considéré comme l'ancêtre de l'autre. Ils dérivent au contraire, chacun, d'une forme plus archaïque faisant la synthèse des caractères les plus primitifs de ces deux poissons et que je nommerai forme D ». Or, si l'on prend en considération les caractères biologiques et les adaptations alimentaires, on notera qu'*Arapaima* a conservé une large bouche garnie de dents coniques, des habitudes prédatrices et un régime ichthyophage chez l'adulte. En revanche *Heterotis* a acquis un remarquable ensemble de caractères adaptatifs au régime microphage comprenant une bouche suceuse, un filtre branchiospinal serré pour filtrer les microorganismes, un appareil suprabranchial en colimaçon fonctionnant comme une pompe aspirante et foulante pour concentrer les plus fines particules alimentaires, un gésier musculeux, un intestin très long etc. A ces divers points de vue, *Arapaima* est plus plésiomorphe et *Heterotis* plus apomorphe. Les effets de l'anagenèse ont été globalement plus importants dans la lignée africaine qui a donné *Heterotis niloticus*, espèce prospective, que dans la lignée sud-américaine qui a donné *Arapaima gigas*, espèce conservatrice.

On possède malheureusement peu de documents sur les formes fossiles qui ont jalonné l'évolution entre la forme D hypothétique et chacune des deux formes actuelles. Récemment une espèce du Cénomanién inférieur lagunaire de Kipala (Zaire), *Paradercetes kipalaensis*, s'est révélée être un proche parent de l'actuel *Heterotis*, ce qui confirme l'hypothèse selon laquelle l'évolution de ce genre s'est entièrement déroulée sur le continent africain. Il n'est pas impossible qu'au Crétacé, après la séparation définitive de l'Ancien et du Nouveau Monde, les deux lignées

issues de la forme ancestrale D aient, par cladogenèse, donné naissance à un certain nombre de formes dérivées, encore inconnues des paléontologistes, et qui auraient disparu sans descendance, sauf naturellement celles qui, par anagenèse, ont donné les deux groupes frères actuellement vivants, *Heterotis niloticus* et *Arapaima gigas*.

Il n'est pas impossible non plus que l'anagenèse ait été relativement rapide jusqu'à la fin du Crétacé et qu'elle se soit ralentie par la suite. Elle pourrait même s'être totalement arrêtée depuis longtemps. En effet, *Heterotis niloticus* existe dans la Gambie, le Sénégal, le Niger, la Volta, l'Ouémé, le bassin tchadien, le Nil et le lac Turkana. Les populations peuplant ces divers bassins hydrographiques ne présentent apparemment aucune différence. Aucune évolution notable ne s'est donc produite depuis l'isolement de certaines d'entre elles, c'est-à-dire la fin du Tertiaire. Il n'est pas du tout invraisemblable que les potentialités évolutives des lignées s'épuisent au bout d'un certain temps comme si elles étaient sujettes à une sorte de vieillissement phylogénétique entraînant un ralentissement puis un arrêt total de l'anagenèse. Les lignées qui ont conservé une adaptation assez large pourraient alors subsister sans modifications. Ce serait le cas des *Heterotis niloticus* qui, malgré leur distribution restreinte aux milieux aquatiques de type sahélo-soudanien situés au Sud du Sahara, sont susceptibles de s'acclimater dans des milieux très différents. Leur récente introduction dans le Sud de la Côte d'Ivoire, le Sud du Cameroun, le bassin de l'Oubangui et Madagascar, le prouve suffisamment. En revanche, le blocage de l'anagenèse et l'adaptation à une niche écologique très étroite risque fort d'entraîner la disparition définitive lorsque le milieu subit d'importantes modifications. Ces espèces cèdent la place à d'autres dont les potentialités évolutives sont restées intactes.

3 - CLADOGENÈSE

Les phénomènes de cladogenèse jouent un rôle primordial au double point de vue de l'évolution et de la spéciation puisque sans eux les espèces ne se seraient jamais multipliées. Dans la mesure où nous connaissons maintenant les grandes lignes des processus impliqués, on peut distinguer deux cas suivant que l'isolement de reproduction résulte d'une ségrégation spatiale ou de l'apparition d'un mécanisme anatomique, physiologique ou éco-éthologique qui empêche tout croisement et tout échange de gènes entre deux lignées. Dans le premier cas la spéciation est par définition allopatrique, dans le second cas, elle peut être sympatrique.

3.1 - Spéciation par variation du caryotype. Cas des Cyrrinodontidés. Les Cyrrinodontidés africains, tous ovipares, sont répartis entre quatre sous-familles d'importance très inégale : Aphaniinae, Pantanodontinae, Procatopodinae et Rivulinae. Les Aphaniinae ne comportent en Afrique que le seul genre *Aphanius* avec quelques espèces réparties sur le pourtour nord-est du continent, de l'Algérie à la Somalie. Ces espèces sont étroitement apparentées à celles du Proche Orient asiatique et pourraient s'en être détachées récemment à la faveur d'immigration par voie marine. Ces poissons ont en effet la particularité de supporter facilement le passage en eau salée et leur distribution le long des côtes est en accord avec l'hypothèse d'une dissémination par voie maritime. Ils sont en outre très polymorphes et les populations d'*Aphanius fasciatus* échelonnées du nord au sud de la Tunisie, par exemple, diffèrent légèrement les unes des autres par des caractères morphométriques et méristiques (Boumaiza, 1980). Les Pantanodontinae ne comportent également qu'un seul genre *Pantanodon* et deux espèces, l'une de Madagascar et l'autre de Kenya-Tanzanie. Ce sont des microprédateurs filtreurs très spécialisés, apparentés aux Procatopodinae et qui occupent une niche écologique où les compétiteurs sont rares.

En revanche, les Procatopodinae et les Rivulinae comprennent chacune 7 ou 8 genres africains et de très nombreuses espèces dans toute la partie intertropicale du continent. Au point de vue de la spéciation, ce sont surtout les Rivulinae qui ont été étudiés. Ces petits poissons présentent tous à peu près le même mode de vie, en petits groupes sociaux hiérarchisés, disséminés dans les eaux calmes où ils se comportent en microprédateurs. Leur morphologie est également très uniforme, mais la variété et la beauté de leur coloration ont depuis longtemps attiré l'attention des aquariologistes. C'est à cette sous-famille qu'appartiennent les fameux Cap Lopez aux teintes bleues et rouges éclatantes ainsi que bien d'autres espèces d'*Aphyosemion* et

d'*Epiplatys* aux colorations aussi brillantes. Leur élevage est facile et leur transport également, d'autant plus que beaucoup d'entre eux pondent des œufs qui peuvent supporter un séjour prolongé hors de l'eau, voire une dessiccation prolongée pour les *Nothobranchius*, ce qui permet de les expédier sans problème à n'importe quelle distance. Ces particularités ont permis d'orienter les recherches dans plusieurs directions intéressantes : essais systématiques de croisement, étude des comportements notamment au moment de la reproduction, diagrammes d'électrophorèse, formules chromosomiques etc.

On a constaté que les croisements étaient difficiles ou impossibles entre certaines populations d'origine différente que l'on croyait appartenir à la même espèce parce qu'elles se ressemblaient phénotypiquement, alors qu'il s'agissait en fait d'espèces biologiques distinctes. Il a en outre été vérifié que le nombre de chromosomes variait dans de larges limites d'une espèce à l'autre. Une fois les espèces bien repérées, on a cherché à les caractériser par quelque particularité plus facile à observer que les caryotypes. Dans la plupart des cas, on a trouvé des détails de coloration visibles chez les adultes, au moins les mâles en reproduction. Ces détails sont souvent minimes, mais présentent l'avantage de pouvoir être observés sur des individus vivants, ce qui est primordial lorsqu'il s'agit de poissons élevés en aquarium. De plus, des expérimentations tendent à prouver que ces signaux colorés sont perçus comme signes de reconnaissance spécifique par les partenaires sexuels au cours de la parade.

Epiplatys bifasciatus est une espèce de savanes décrite du bassin du Nil par Steindachner en 1881. Elle a été retrouvée ultérieurement dans les bassins du Tchad, du Niger, du Sénégal, de la Volta et de la Gambie. *E. ndelensis* Fowler, 1949 du bassin tchadien, *E. taeniatus* Pfaff, 1933 du Niger et *E. steindachneri* Svensson, 1933 de la Gambie sont synonymes. Les populations d'*E. bifasciatus* sont d'aspect identique quelle que soit leur origine et possèdent toutes $n=20$ chromosomes. Quatre sont de grands chromosomes métacentriques et il semble qu'il existe un cinquième élément métacentrique dont la taille est comparable à celle du plus long des quinze chromosomes télocentriques. D'après Scheel (1968) les croisements entre deux souches provenant l'une de la Basse Volta et l'autre du Bas Niger ont donné des hybrides « fully viable and almost fully fertile, and the phenotype remained constant in the second, third and fourth generation of this hybrid strain ». De tels résultats prouvent qu'il s'agit bien d'une seule et même espèce biologique.

Des populations ressemblant superficiellement aux précédentes avaient été trouvées en Sierra Leone, au Liberia et dans les régions forestières limitrophes. Elles avaient été rapportées à la même espèce. Or les individus de ces populations ont seulement $n=17$ chromosomes et sont interstériles avec les *E. bifasciatus* à $n=20$. De plus ils n'ont pas le même type d'hémoglobine et la membrane de leurs œufs présente un aspect différent. Il s'agit donc d'une autre espèce biologique à laquelle Scheel, en 1960, a donné le nom d'*E. barmoiensis*. Les caractères morphologiques sont pratiquement les mêmes chez ces deux espèces : D. 8-9, A. 15-18, Sq 26-29 pour *E. barmoiensis* et D. 7-10, A. 14-19, Sq 25-29 pour *E. bifasciatus*, la silhouette générale et la livrée avec des bandes longitudinales sombres sur les flancs étant identiques. Cependant *E. barmoiensis* peut être distingué d'*E. bifasciatus* par la disposition des taches colorées sur la gorge et celle des points rouges sur les flancs, deux détails dont la valeur spécifique avait été mésestimée tant que l'individualité biologique des deux espèces n'avait pas été démontrée.

Bien d'autres cas ont été observés où l'interstérilité totale ou partielle, dûment vérifiée entre deux souches de provenance différente à phénotypes identiques ou très voisins, a pu être expliquée par une différence de une ou plusieurs unités entre les nombres haploïdes de chromosomes. Il s'agit alors de bonnes espèces biologiques dont il faut déterminer l'aire de répartition exacte pour savoir si elles sont entièrement allopatriques ou sympatriques en certaines localités. Ce genre de recherche est long et délicat car il nécessite de nombreuses récoltes sur le terrain, des transports, des élevages et de minutieux contrôles en laboratoire.

Pour plusieurs espèces, les nombres de chromosomes et de bras trouvés par divers chercheurs ou par le même chercheur à l'occasion de sondages répétés ne concordent pas et oscillent entre deux valeurs limites. Par exemple pour *Aphyosemion melantereon* les auteurs donnent $n=24-25$ chromosomes et $NF=25$ bras, pour *A. macrophthalmum* $n=19-20$ et $NF=35-38$ etc. En supposant qu'aucune erreur de préparation n'ait provoqué d'artefact, une hypothèse plausible est que dans une population puisse apparaître une certaine proportion (variable suivant les espèces)

d'individus ayant un nombre aberrant de chromosomes et de bras. Si des individus à caryotypes différents peuvent se croiser et donner une descendance viable, on se trouve simplement en présence d'un type particulier de polymorphisme intraspécifique. En revanche si ces individus à caryotypes différents ne peuvent se croiser, il s'agirait d'un complexe d'espèces biologiques jumelles susceptibles de se trouver un jour dissociées et d'évoluer pour leur propre compte. Il semble bien, d'après les recherches poursuivies dans ce domaine, que les Rivulinae ont évolué et continuent d'évoluer conformément à ce schéma par fusions robertsoniennes, délétions et plus rarement fissions centriques.

D'une étude extensive portant sur un grand nombre de Téléostéens, Post conclut que pour ce groupe de Poissons le nombre haploïde de base est $n=24$. C'est celui que l'on trouve chez la majorité des Cichlidés et des Cyprinidés par exemple. On connaît aussi des familles, des genres et des espèces chez lesquelles n est nettement supérieur, de l'ordre de 48-50 ou d'un multiple encore plus élevé de $n=24$. Ces cas relèvent de la polyploïdie. Il n'en a pas encore été signalé en Afrique. On sait également que le nombre de chromosomes peut varier par fissions ou fusions centriques de type robertsonien qui ont la propriété de ne pas modifier le nombre fondamental NF de bras chromosomiques. Rappelons que les chromosomes métacentriques présentent deux bras de longueur relative quelconque alors que les chromosomes télacentriques, dits aussi acrocentriques, n'en ont qu'un seul.

Pour beaucoup de Rivulinae africains, on connaît maintenant les nombres n et NF. Pour certains d'entre eux a en outre été évaluée la longueur relative de chacun des bras ou au moins du plus long. Cette longueur relative est généralement exprimée en % de la longueur totale de tous les bras, seul élément à peu près constant lorsque n et NF varient. Quelques cas à $n=25$ ont été reconnus, mais comme le nombre de bras est toujours inférieur à $2n$ et que la valeur maximale de n est 24 dans les autres sous-familles de Cyprinodontidés, on admettra que le nombre de base est $n=24$ chez les Rivulinae. Les quelques espèces chez lesquelles a été trouvée une valeur de $n=25$ auraient subi une fission centrique. Ainsi les *A. melantereon* ayant $n=25$ et NF=25 (25 chromosomes télacentriques) dériveraient directement des *A. melantereon* ayant $n=24$ et NF=25 (24 télacentriques + 1 métacentrique) par fission du métacentrique en deux télacentriques.

Les réductions par fusion sont plus fréquentes, n variant de 24 à 9 et NF de 46 à 12. Les cas extrêmes actuellement connus sont *Aphyosemion occidentale* ($n=23$, NF=46 soit 23 métacentriques), *A. rectoogoense* et *A. christyi* ($n=9$, NF=18 soit 9 métacentriques), *Adamus formosus* ($n=12$, NF=12 soit 12 télacentriques). Une telle variabilité à l'intérieur d'une sous-famille est remarquable, comparée à la constance de $n=24$ observée dans la plupart des familles. Un exemple démonstratif d'évolution et de spéciation par réduction de n sans variation de NF est fourni par la lignée des *Aphyosemion melanopteron-cognatum-schoutedeni-elegans-christyi* dans laquelle n passe de 15 à 13, 11, 10 et 9 alors que NF reste toujours égal à 18. Le passage d'une espèce à l'autre se serait fait par fusion de deux télacentriques en un métacentrique, les gènes répartis sur les bras étant conservés dans leur position relative. Les phénotypes diffèrent donc très peu et ne se distinguent que par des détails de coloration. Cependant les valeurs différentes de n entraînent un isolement de reproduction et il s'agit bien de cinq espèces biologiques valables. La série conduisant de *A. melanopteron* ($n=15$) à *A. christyi* ($n=9$) n'est pas complète, les formes à $n=14$ et $n=12$ manquent, soit qu'elles aient existé, mais ne se rencontrent plus dans la nature actuelle, soit qu'elles existent, mais qu'on ne les a pas encore découvertes, soit qu'elles ne puissent pas exister parce que correspondant à des combinaisons non viables.

Il est donc maintenant bien établi que chez les Rivulinae le nombre de chromosomes est très variable et que beaucoup d'espèces biologiques sont apparues à la suite de fusions centriques de type robertsonien ayant pour effet de réduire le nombre n sans altérer le nombre NF, le phénotype étant, dans ce cas, très peu modifié. D'autres remaniements chromosomiques tels que fissions centriques transformant un métacentrique en deux télacentriques ou inversions péri-centriques transformant un métacentrique en télacentrique et réduisant d'une unité le nombre de bras, sont nécessairement intervenus à un moment ou un autre de l'évolution des Rivulinae. Il est paradoxal de constater que la grande variabilité des caryotypes et l'importance des remaniements qu'elle implique ne se traduisent au niveau de la morphologie générale et des adaptations éco-éthologiques que par des différences spécifiques très faibles, beaucoup moins impor-

tantes que celles observées dans d'autres groupes où les caryotypes restent constants. Les variations robertsoniennes, outre leur propriété fondamentale de provoquer la spéciation par isolement de reproduction partiel ou total, conservent donc sans altération notable les gènes de structure et de contrôle.

3.2 - Spéciation par polymorphisme et ségrégation. Le modèle de spéciation qui vient d'être décrit chez les Rivulinae ne saurait être généralisé. Dans la plupart des autres groupes la spéciation paraît résulter de l'interaction du polymorphisme et de la ségrégation. Ni gynogenèse ni hybridogenèse n'ayant été signalées chez les Poissons d'eau douce africains, la reproduction sexuée avec amphimixie des gamètes mâles et femelles est donc la règle. De la redistribution au hasard des gènes paternels et maternels résulte déjà un certain polymorphisme intraspécifique auquel vient s'ajouter celui dû à des mutations spontanées. Pour une population panmictique adaptée à un environnement stable, ce polymorphisme intraspécifique maintient une certaine variabilité des génotypes et des individus autour d'un type moyen et permet ainsi certaines adaptations à des changements de milieu. En effet, si l'environnement se modifie, le pool génique et le type moyen peuvent évoluer par sélection des génotypes les mieux adaptés aux nouvelles conditions. Considérons par exemple une population dans laquelle une diastase digestive existe sous plusieurs formes isodynames dépendant chacune d'un allèle codé par un seul locus et ayant chacune une température d'efficacité optimale particulière. Si la température de l'environnement tend à augmenter, le taux de l'isoenzyme efficace à température élevée tendra à augmenter car les individus qui le produisent seront avantagés. En corollaire le taux de l'isoenzyme efficace à basse température tendra à diminuer. A la limite l'allèle correspondant pourra même disparaître du pool génique. Des processus adaptatifs de ce type peuvent être à l'origine d'anagenèses.

Si quelques individus se trouvent isolés de la population panmictique à laquelle ils appartiennent et donnent naissance à une sous-population, il est peu probable qu'à l'origine le pool génique des fondateurs ait été exactement identique à celui de la population dont ils proviennent. Les allèles les plus rares peuvent ne pas s'y trouver. L'environnement a, lui aussi, peu de chances d'être exactement le même. Le pool génique et le type moyen de la sous-population pourront donc évoluer et diverger de plus en plus par dérive génétique du pool génique et du type moyen de la population d'origine. Le processus se poursuivant, les génotypes de la population mère et de la population fille deviendront suffisamment différents pour qu'il y ait deux espèces. Ce mode de spéciation allopatrique a dû être extrêmement fréquent dans les eaux douces non lacustres car le polymorphisme est constant et l'isolement de fractions de populations se produit très facilement, notamment à la périphérie de l'aire de répartition des espèces.

3.2.1 - Le polymorphisme intraspécifique. Dans quelques groupes monotypiques, les espèces à très vaste répartition ne présentent qu'une variabilité apparente négligeable. C'est le cas d'*Heterotis niloticus* signalé plus haut, mais également de *Gymnarchus niloticus*, *Papyrocranus afer*, *Siluranodon auritus* etc. Il s'agit de lignées anciennes dont les potentialités évolutives sont réduites sinon nulles, mais qui ont conservé des possibilités d'adaptation suffisantes pour leur permettre d'occuper des milieux relativement variés.

Cependant, la plupart des espèces présentent un polymorphisme plus ou moins étendu. *Schilbe mystus* est un Silure largement répandu en Afrique puisqu'on le rencontre dans les bassins du Tchad, du Nil, du Zaïre, du Zambèze ainsi que dans la plupart des bassins côtiers du Sénégal au Gabon. Le nombre de rayons branchus à la nageoire anale varie de 41 à 53 en Haute Guinée, de 44 à 65 en Côte d'Ivoire et dans les autres secteurs. A l'intérieur de la Côte d'Ivoire, les moyennes varient de 48,73 à 59,14 suivant les bassins et de 49,33 à 57,09 selon les localités dans le seul bassin du Bandama (Levêque & Herbinet, 1979-1980). Des variations comparables ont été observées concernant les moyennes vertébrales. Un polymorphisme du même ordre et relativement aussi important a été constaté chez diverses espèces d'*Alestes*, des Mormyridés etc., mais n'est pas l'apanage des espèces à vaste répartition car on le rencontre aussi bien chez des endémiques étroitement localisées. *Oreodaimon quathlambae* est un Cyprinidé confiné dans quelques rivières du Lesotho. Six variétés de coloration ont été décrites et les popu-

lations des rivières Tsoelikana, Moremoholo et Senqu diffèrent en outre par le nombre d'écaillles en ligne latérale et par le nombre de rayons à la nageoire anale (Gephard, 1978). *Prolabeops melanhyopterus* est un autre Cyprinidé endémique du bassin du Sanaga, dans le Sud Cameroun. Thys van den Audenaerde (1974) a insisté sur la variabilité observée entre les individus provenant du Sanaga même et ceux provenant de ses affluents le Mbam et le Djerem. Dans le bassin adjacent du Nyong existe une forme très proche, mais suffisamment différente pour avoir été décrite récemment comme espèce distincte *Prolabeops nyongensis* (Daget, 1984).

Devant l'étendue des variations intraspécifiques rencontrées dans tous les groupes, on doit s'interroger sur la validité des espèces décrites sur un seul ou quelques individus lorsqu'elles ne se distinguent des espèces voisines que par des différences relativement minimes portant sur la morphologie externe. Faute d'informations sur le degré d'isolement de reproduction, les systématiciens ont le choix entre plusieurs solutions : ou multiplier les espèces nominales basées sur des critères typologiques dont on connaît la fragilité, quitte à voir ces espèces tomber en synonymie lorsque leur variabilité sera mieux connue ; ou s'en tenir à des espèces polymorphes à vaste répartition avec le risque de confondre plusieurs espèces biologiques voisines dont l'individualité ne peut être démontrée ; ou encore créer des sous-espèces pour des ensembles de populations isolées géographiquement lorsque leur variabilité n'est pas la même que celle des populations voisines, solution d'expectative qui n'est ni meilleure ni pire que les deux précédentes.

Au points de vue de l'évolution et de la spéciation, la portée de ce polymorphisme doit être évaluée avec prudence. En effet presque toujours il s'agit d'un polymorphisme apparent global qui peut être en partie d'origine génétique et en partie dû à l'environnement. De nombreuses observations et quelques expérimentations faites en Afrique tendent à prouver que des facteurs du milieu tels que la température au moment du développement embryonnaire, le taux de salinité dans les eaux mixohalines, la turbidité, la vitesse du courant, la présence ou l'absence de végétation, peuvent modifier plus ou moins le phénotype notamment en ce qui concerne le nombre de vertèbres, de rayons aux nageoires, la forme des lèvres, l'allongement du corps ou des prolongements filamenteux des nageoires, la teinte générale, la disposition des taches etc. Ces variations, dans la mesure où elles sont réellement induites par le milieu, ne sont pas héréditaires et ne sauraient avoir de signification évolutive.

Par ailleurs les caractères morphométriques et qualitatifs varient le plus souvent de façon continue ce qui laisse supposer qu'ils sont contrôlés par plusieurs allèles dont les taux diffèrent d'une population à l'autre. Il est possible que ces variations soient purement aléatoires car le fait pour un ensemble d'individus d'avoir un pédoncule caudal plus trapu ou plus grêle, de posséder une écaille en ligne latérale, un rayon aux nageoires ou une vertèbres en plus ou en moins, ne leur confère pas nécessairement un avantage ou un désavantage donnant prise à la sélection. Il est vrai que beaucoup de gènes étant pléiotropes peuvent avoir un effet sur des caractères de morphologie apparente sans signification évolutive et en même temps sur des caractères qui ne sont ni visibles, ni mesurables, mais importants au point de vue de l'évolution, tels que la résistance aux variations de température, la possibilité d'utiliser un type de nourriture ou un autre, la stratégie de reproduction, l'aptitude à échapper aux prédateurs, la résistance aux maladies infectieuses ou parasitaires etc.

L'effort de recherche devrait se concentrer sur l'étude du polymorphisme des génotypes correspondant à des modifications héréditaires pouvant donner prise à la sélection, et dont les plus importantes sont probablement d'ordre physiologique ou éco-éthologique. Malheureusement peu d'études approfondies ont été entreprises dans cette optique sur des espèces africaines, à part les Rivulinae chez lesquels l'électrophorèse et l'étude du comportement sont venues compléter et confirmer les résultats des analyses caryologiques. Dans les autres groupes, presque tout reste à faire bien que chez les Cichlidae on ait montré que la spéciation était largement basée sur l'ensemble des mécanismes héréditaires mis en jeu lors de la reconnaissance spécifique des partenaires sexuels.

Les gènes les plus intéressants sont ceux à allèles alternatifs, c'est-à-dire dont il n'existe aucun allèle commun à deux populations. Lorsqu'il existe de tels gènes, les hétérozygotes résultant d'une hybridation sont très rares et se rencontrent seulement dans les zones où les deux populations peuvent entrer en contact. Toutefois l'existence d'allèles alternatifs et la rareté ou l'absence totale d'hétérozygotes dans les conditions naturelles prouvent qu'il y a bien un isolement de

reproduction effectif entre les deux populations et que celles-ci appartiennent à deux espèces biologiques distinctes.

Or on manque fréquemment d'informations sur le degré d'isolement de reproduction entre populations naturelles. Il est évident que dans certains groupes l'élevage est difficile et que des essais systématiques de croisement nécessiteraient des installations coûteuses qui n'existent pas et dont la création ne se justifie pas. Pourtant des recherches dans cette voie apporteraient sur les processus de spéciation nombre d'éléments nouveaux peut-être même inattendus. Ce fut le cas pour les Rivulinae et les Cichlidae. Les éleveurs se sont aperçus, en aquariums comme en bassins de pisciculture expérimentale ou dans des lacs dans lesquels elles avaient été introduites, que des espèces reconnues par les systématiciens s'hybridaient sans grande difficulté, ce qui prouve que leurs génotypes ne sont pas si différents qu'on aurait pu le croire. Des croisements ont été ainsi obtenus entre espèces allopatriques comme *Oreochromis niloticus* et *O. macrochir* et même entre espèces sympatriques comme *O. niloticus* et *O. aureus*. Dans ces cas précis, le croisement mâle A x femelle B et le croisement inverse mâle B x femelle A ne donnent pas le même résultat et la proportion des sexes obtenus en F₁ diffère. Il s'agit donc bien d'espèces, mais entre lesquelles le processus de spéciation n'a pas encore provoqué une incompatibilité des génotypes totale.

Certains auteurs proposent de réunir dans un même genre toutes les espèces dont l'isolement de reproduction n'est pas complet, de renoncer à la notion de sous-espèce, de réunir dans des superespèces les espèces jumelles ou morphologiquement très voisines dont on ne sait pas si elles peuvent s'hybrider ou non. Ces tentatives pour simplifier la Nomenclature et l'adapter à la notion d'espèce biologique sont intéressantes. Peut-être seront-elles un jour généralisables à des groupes entiers pour lesquels une classification phylogénétique sinon définitive, du moins satisfaisante, aura été établie. Il faut reconnaître que nous en sommes encore loin.

3.2.2 - Rôle et importance de la ségrégation. Les terres émergées ne représentent que 27 % de la surface totale du globe et les eaux douces superficielles une proportion très faible de ces 27 %. Or le nombre de formes décrites comme espèces d'eau douce atteint 41,2 % du total des espèces de Poissons. Cohen (1970) qui donne ce chiffre ajoute : « If this astonishingly high percentage is valid it must be a reflection of the degree of isolation possible in the freshwater environment ». Cela implique que la ségrégation est effectivement le facteur principal de spéciation dans les eaux continentales extrêmement morcelées. En corollaire les populations panmixtiques sont souvent de taille beaucoup plus faible en eau douce qu'en mer, leur isolement de reproduction est moins parfait et leurs facultés potentielles d'hybridation plus grandes.

Le mode de ségrégation le plus simple est d'ordre physique ou géographique. Entre les bassins hydrographiques de fleuves qui se jettent directement dans les océans, tout passage et tout échange de gènes sont impossibles pour des Poissons strictement d'eau douce. Il en est de même entre bassins endoréiques, ceux-ci étant relativement nombreux et étendus en Afrique car ce continent est massif et mal drainé. Au cours des âges, les fractures du socle, les effondrements et les surrections de compartiments, les gauchissements de terrains, joints aux variations climatiques ont été la cause d'innombrables détournements de rivières, de captures, d'assèchements partiels qui ont pu isoler des fragments de populations et déclencher des processus de spéciation allopatrique. Les mêmes phénomènes ont pu, en revanche, réunir des espèces voisines déjà isolées génétiquement et qui se trouvent maintenant en sympatrie sur tout ou partie de leur aire de répartition.

Suivant les régions, la mise en place des réseaux hydrographiques actuels est plus ou moins récente et le nombre d'espèces endémiques dans chaque bassin permet d'apprécier grossièrement l'ancienneté de l'isolement. Par exemple les peuplements des fleuves côtiers qui descendent directement du Fouta Djallon et de la Dorsale guinéenne dans l'Atlantique, de la Guinée Bissao à la Côte d'Ivoire, sont en place et isolés depuis plus longtemps que ceux des fleuves de la savane sahélo-soudanaïenne, du Sénégal au Nil.

Théoriquement, la reconstitution et la datation par les paléohydrologues de toutes les modifications intervenues dans les réseaux superficiels d'écoulement des eaux au cours du Quaternaire et la chorologie, c'est-à-dire la connaissance de la répartition actuelles des espèces, devraient donner des indications précises sur l'évolution et la spéciation des Poissons d'eau douce. Ainsi

les espèces qui se trouvent à Fernando Poo ont pu coloniser cette île alors qu'elle était reliée au continent par une langue de terre ou des zones marécageuses. Cette possibilité aurait disparu depuis environ dix mille ans (Thys van den Audenaerde, 1967). Or ce laps de temps est apparemment trop court pour que des espèces endémiques soient apparues, sauf dans le genre *Aphyosemion* car *A. oeseri* (Schmidt, 1928) (= *A. santaisabellae* Scheel, 1968) est maintenant considéré comme une espèce distincte de l'espèce continentale voisine *A. cameronensis* (Boulenger, 1903). En revanche à Madagascar, dont l'isolement est beaucoup plus ancien, toutes les espèces d'eau douce autochtones sont endémiques (Cichlidae et Cyprinodontidae). Toutefois il est impossible de dire si les lignées auxquelles ces espèces appartiennent sont isolées depuis la séparation de Madagascar du Continent africain et de l'Inde ou si la grande île a été colonisée plus récemment par des immigrants utilisant la voie marine. Cette hypothèse paraît vraisemblable du fait que les Cichlidae et les Cyprinodontidae sont connus pour supporter l'eau de mer et que les familles africaines strictement d'eau douce, manquent totalement à Madagascar.

Divers Aphaniinae, tous rapportés maintenant au même genre *Aphanius*, ont été signalés du Nord et du Nord-Est de l'Afrique. *A. fasciatus* est connu de tout le pourtour méditerranéen, de Corse, de Sardaigne, des régions côtières de l'Algérie orientale, de la Tunisie de la Lybie, de l'Égypte. Un tel type de répartition suggère des transports récents par les courants marins et des vagues successives d'immigration. De même *A. iberus* existe en Espagne et a été signalé en Algérie dans la région d'Oran. *A. apodus*, espèce sans ventrale du Tell algérien est très proche et probablement dérivé d'*A. iberus*. Cependant il est difficile de savoir si les populations européennes sont issues d'émigrants africains ayant remonté vers le Nord après la dernière glaciation ou si les populations africaines proviennent d'émigrants euro-asiatiques. Le sens des transferts expliquant la répartition actuelle est également difficile à préciser pour *A. dispar* qui existe en Inde, le long des rives de la Mer Rouge et de la Méditerranée orientale. Dans quelques localités cette espèce est sympatrique avec *A. fasciatus*. Enfin une espèce endémique voisine, *A. desioi*, se rencontre dans des collections d'eau de la région somalienne, complètement coupées de la mer. Ainsi chez les Aphaniinae, on connaît quelques espèces endémiques dans des milieux isolés (*A. apodus*, *A. desioi*) et des espèces polymorphes à vaste répartition (*A. fasciatus*, *A. dispar*, *A. iberus*) dans les zones côtières où les échanges de gènes entre populations sont possibles par mer. La spéciation dans ce groupe est donc bien liée à l'isolement géographique et au morcellement des milieux aquatiques continentaux.

Le cours des fleuves africains est souvent coupé de chutes infranchissables à la remontée pour les Poissons. Il en existe sur le Zambèze, le Nil, le Zaïre et la plupart des fleuves qui descendent d'une zone de relief, le Sénégal, le Niger, la Gambie, le Sanaga etc. En amont et en aval de ces chutes les peuplements diffèrent. Ainsi certaines espèces du bassin du Niger, *Citharidium ansorgii*, *Cromeria nilotica*, *Arius gigas*, *Synodontis ocellifer*, ont remonté la Bénoué et le Mayo Kébi jusqu'aux chutes Gauthiot, mais n'ont pu franchir celles-ci ni pénétrer dans la partie amont du Mayo Kébi, peuplée par des espèces du bassin tchadien (Blache, 1964). Les grands barrages que l'on construit de plus en plus ont les mêmes effets et isolent les populations de l'amont de celles de l'aval. Lorsqu'il s'agit d'espèces polymorphes, on constate au bout de quelques années des divergences notables entre les individus du système fluvial à régime non perturbé et ceux du lac de retenue à régime artificiel. Il est probable qu'il s'agit d'écophénotypes, mais la génétique des populations impliquées dans ces expériences à grande échelle mérite d'être suivie de près. Enfin il convient de rappeler que les zones de rapides constituent de véritables barrières écologiques pour les Poissons mauvais nageurs. Il en est de même des zones d'eau calme ou marécageuse pour les Poissons rhéophiles.

Si les grands *Labeo* et *Barbus*, les *Citharinus* et quelques autres espèces effectuent des migrations de reproduction et sont capables de remonter le courant des fleuves pour se rassembler dans des zones de fraies privilégiées, la majorité des Poissons d'eau douce ne peuvent soutenir un effort de nage prolongé. En période de crue, ces poissons évitent de se laisser entraîner vers l'aval en utilisant au mieux les zones calmes et les contre-courants qui se développent près des rives, du fond ou de la végétation aquatique. De nombreux individus doivent cependant dévaler. Entre les sous-populations échelonnées le long d'un fleuve les transferts de gènes se font facilement de l'amont vers l'aval par les individus que le courant entraîne, mais plus difficilement et à la limite pas du tout en sens inverse. Dans les fleuves sahélo-soudaniens le courant

est fortement atténué en période d'étiage et même les mauvais nageurs pourraient alors se déplacer vers l'amont. Cependant les seuils sableux ou rocheux qui séparent les zones refuges plus profondes jouent le rôle de barrières écologiques s'opposant aux migrations aussi bien anadromes que catadromes. En conclusion, du point de vue génétique, les espèces fluviales dans un même bassin hydrographique sont constituées de petites populations panmictiques échelonnées de l'amont vers l'aval, entre lesquelles les échanges de gènes sont plus rares ou plus difficiles dans un sens que dans l'autre et cela d'autant plus qu'il s'agit de moins bons nageurs.

En plus de la ségrégation due aux barrières géographiques et écologiques, il existe dans certains groupes un mode différent de ségrégation que l'on appellera ici éthologique. Il a été clairement mis en évidence dans la famille des Cichlidae où la reproduction s'effectue à la suite d'une parade plus ou moins longue et compliquée au cours de laquelle les comportements des deux partenaires jouent un rôle essentiel. Si mâle et femelle ne se reconnaissent pas comme appartenant au même groupe comportemental, la parade nuptiale n'aboutit pas et chacun part à la recherche d'un autre partenaire qui lui convienne mieux. C'est seulement lorsque les deux partenaires sont maintenus dans un aquarium ou un milieu expérimental confiné que le croisement, s'il est génétiquement possible, finit par se produire. En milieu naturel, cette ségrégation éthologique entraîne des isolements de reproduction très efficaces. Elle explique en grande partie la spéciation chez les Cichlidae.

Chez les Cyprinodontidae les marques colorées liées à l'activité reproductrice et aux parades nuptiales jouent probablement un rôle identique. Il doit donc y avoir une ségrégation éthologique des individus qui arborent les mêmes signes colorés différentiels et qui ont le même comportement. Les faits sont toutefois moins faciles à interpréter que chez les Cichlidés à cause des interférences avec l'isolement génétique et l'isolement de position des petits groupes hiérarchisés vivant dans des ruisseaux ou de petites collections d'eau stagnante à l'écart des fleuves. Il est possible que les signaux électriques jouent un rôle comparable chez les Mormyridae (Hopkins, 1981).

4 - CONCLUSION

Les eaux douces, à l'exception des grands lacs, sont morcelées en une multitude de milieux différents, d'étendue souvent restreinte et séparés par des barrières géographiques ou écologiques qui s'opposent aux échanges de gènes entre populations. La ségrégation a donc joué un très grand rôle dans la spéciation des Poissons d'eau douce, notamment en Afrique. Certains groupes ont développé des modes de spéciation originaux : remaniements chromosomiques chez les Cyprinodontidae, ségrégation éthologique chez les Cichlidae. L'importance de ces phénomènes dans l'évolution et la multiplication des espèces ayant été démontrée, il faut reconnaître qu'il subsiste encore beaucoup de lacunes dans nos connaissances sur les processus d'isolement de reproduction chez les Poissons d'eau douce africains. Ce sont finalement les essais de croisements et l'étude des hybrides qui donneront le plus d'informations nouvelles sur le degré d'isolement de reproduction des espèces qui est à la base de la notion d'espèce biologique et de la spéciation.

SUMMARY

Freshwaters, with the exception of large lakes, are divided into many different biotopes, generally of small size and isolated by geographical or ecological barriers which prevent gene exchanges between populations. Therefore, segregation plays a major role in freshwater fish speciation in Africa.

Some groups of species develop unique ways of speciation e.g. chromosomal translocations for cyprinodonts, ethological segregation for cichlids. The importance of these phenomena in evolution and species multiplication has been demonstrated. Nevertheless, there are still large gaps in our knowledge of reproductive isolation processes in African freshwater fishes. Attempts to cross-fertilize and study hybrids will probably give us much more information on the degree of reproductive isolation of species which itself is the very essence of the biological species and of speciation.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BLACHE J., 1964 — *Les Poissons du bassin du Tchad et du bassin adjacent du Mayo Kébi*. Mém. ORSTOM, 4 (2) : 1-483.
- BOUMAIZA M., 1980 — Dimorphisme sexuel et polymorphisme d'*Aphanius fasciatus* Nardo, 1827 (Pisces, Cyprinodontidae). *Bull. Off. natn. Pêch. Tunisie*, 4 (1) : 83-143.
- COHEN D. M., 1970 — How many recent fishes are there? *Proc Calif. Acad. Sci.*, (4) 38 (17) : 341-346.
- DAGET J., 1984 — Contribution à la faune du Cameroun. Poissons des fleuves côtiers. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 6 (A) 1 : 177-202.
- GEPHARD S. R., 1978 — Observations on three allopatric populations of the Maluti minnow, *Oreodaimon quathlambae* (Barnard) with notes on its evolution, ecology, spawning and conservation. *J. Limnol. Soc. S. Afr.*, 4 (2) : 105-111.
- HOPKINS C. D., 1981 — On the diversity of electric signals in a community of Mormyrid electric fish in West Africa. *Amer. Zool.*, 21 : 211-222.
- LEVÊQUE C. & P. HERBINET, 1979-1980 — Caractères méristiques et biologie de *Schilbe mystus* (Pisces, Schilbeidae) au Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM Hydrobiol.*, 13 (3-4) : 161-170.
- SCHEEL J. J., 1968 — *Rivulins of the Old World*. T.F.H., Neptune City, New Jersey, 480 p.
- TAVERNE L., 1979 — Ostéologie, phylogénèse et systématique des Téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Ostéoglossomorphes. 3e part. *Acad. r. Belg.*, 42 (6) : 1-168.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE D. F. E., 1967 — The freshwater fishes of Fernando Poo. *Verh. kon. Vl. Acad. Wetensch.*, 29 (100) : 1-167.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE D. F. E., 1974 — Quelques observations sur *Prolabeops melanhyopterus* du Cameroun (Pisces, Cyprinidae). *Rev. Zool. afr.*, 88 (4) : 778-783.