





# La naissance des espèces

MELANIE STIASSNY • AXEL MEYER

*L'extraordinaire diversité des poissons du groupe des cichlidés éclaire les mécanismes d'apparition de nouvelles espèces.*



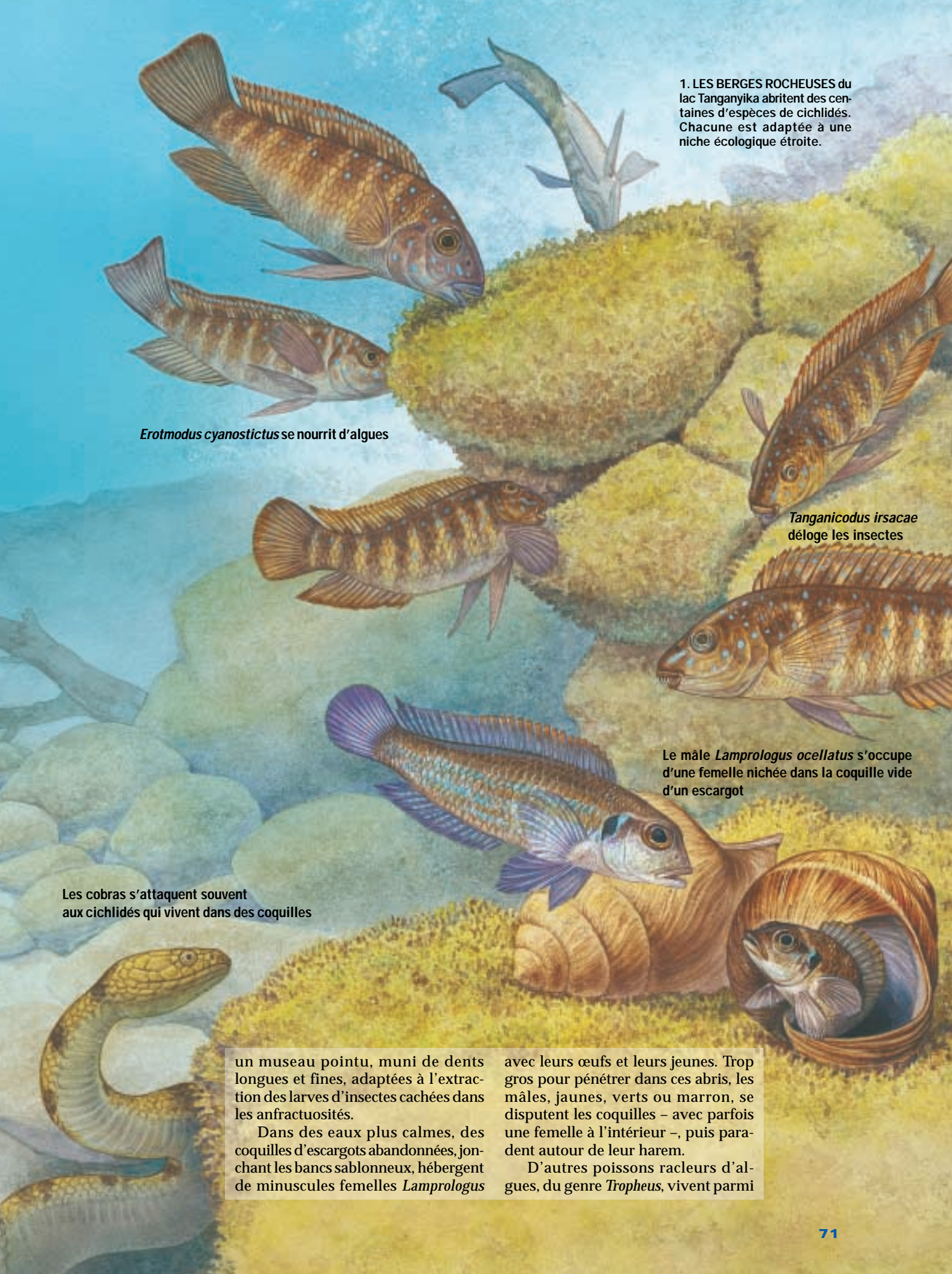
La femelle *Haplotaxodon tricoti* s'occupe de ses jeunes



Les différents *Tropheus duboisi* colorés vivent dans des amas rocheux distincts

**C**la Tanzanie et la Zambie, le lac Tanganyika s'étend sur plus de 700 kilomètres, du Nord au Sud, et sur environ 32 000 kilomètres carrés. Les berges les plus ensoleillées abritent la plupart des espèces de cichlidés, tels que les poissons marrons ou verts,

couverts de taches bleues, du genre *Eretmodus*. Les eaux agitées ramènent en permanence ces poissons au dos arrondi vers les rochers couverts d'algues, qu'ils coupent et raclent grâce à leurs dents tranchantes. Des *Tanganicodus* insectivores, au dos également arrondi, ont une tête plus allongée et



1. LES BERGES ROCHEUSES du lac Tanganyika abritent des centaines d'espèces de cichlidés. Chacune est adaptée à une niche écologique étroite.

*Erotmodus cyanostictus* se nourrit d'algues

*Tanganicodus irsacae* déloge les insectes

Le mâle *Lamprologus ocellatus* s'occupe d'une femelle nichée dans la coquille vide d'un escargot

Les cobras s'attaquent souvent aux cichlidés qui vivent dans des coquilles

un museau pointu, muni de dents longues et fines, adaptées à l'extraction des larves d'insectes cachées dans les anfractuosités.

Dans des eaux plus calmes, des coquilles d'escargots abandonnées, jonchant les bancs sablonneux, hébergent de minuscules femelles *Lamprologus*

avec leurs œufs et leurs jeunes. Trop gros pour pénétrer dans ces abris, les mâles, jaunes, verts ou marron, se disputent les coquilles – avec parfois une femelle à l'intérieur –, puis parquent autour de leur harem.

D'autres poissons racleurs d'algues, du genre *Tropheus*, vivent parmi

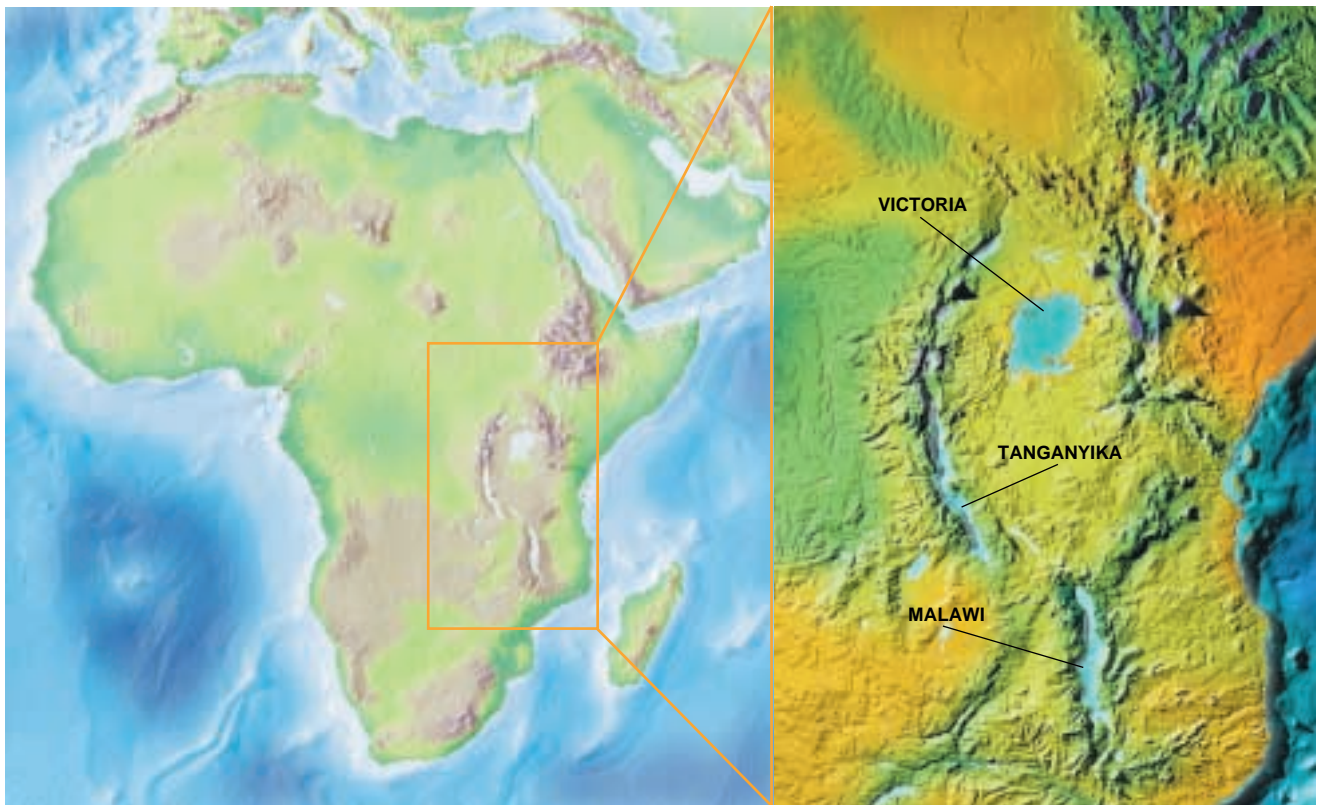
les abris rocheux. Parfois, des bancs de sable de quelques centaines de mètres de large séparent les blocs de rochers ; la traversée est trop risquée pour ces petits poissons, de sorte que les amas rocheux dispersés sont aux *Tropheus* ce que les îles Galápagos sont aux pinsons de Charles Darwin : des régions isolées, propices aux évolutions divergentes. Dans une zone rocheuse, on rencontre ainsi des *Tropheus* noirs avec des bandes verticales jaunes et, dans une autre, des poissons identiques, mais avec des bandes blanches et bleues. Au total, une centaine de ces différentes formes colorées a été recensée. Néanmoins, elles sont toutes étroitement apparentées.

## Tous de la même famille

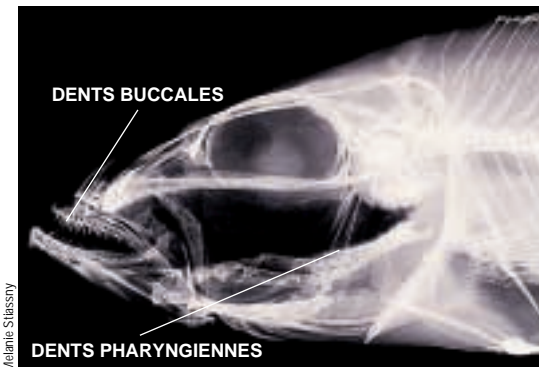
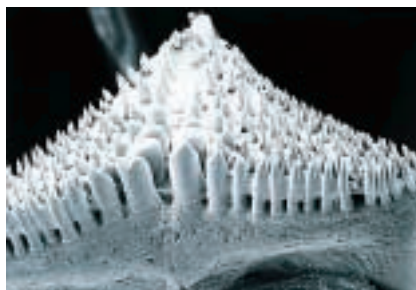
Les cichlidés sont des poissons d'eau douce aux nageoires rayonnées, c'est-à-dire munies de segments rigides parallèles. Leurs couleurs, leurs formes et leurs comportements sont variés. Ils sont indigènes des rivières et des lacs chauds d'Afrique, de Madagascar, du Sud de l'Inde, du Sri Lanka, d'Amérique du Sud, d'Amérique centrale ; une seule espèce (le cichlidé du Texas) vit en Amérique du Nord. Ces régions, à l'exception de la dernière, appartiennent au Gondwana, l'ancien continent austral qui s'est fragmenté il y a 180 millions d'années. La répartition géographique de cette famille indique probablement son origine ancienne.

L'une d'entre nous (M. Stiassny) a identifié 15 espèces de cichlidés, à Madagascar, et trois espèces, dans le Sud de l'Inde, qui sont sans doute les survivants des plus anciennes lignées. Ils ont évolué indépendamment des populations d'Afrique. Environ 300 espèces vivent en Amérique du Sud et en Amérique centrale. Toutefois, la plus importante diversité s'observe en Afrique et, notamment, dans les grands lacs d'Afrique de l'Est : Victoria, Malawi et Tanganyika (voir la figure 2).

Le lac Victoria est une cuvette grande comme l'Irlande, qui contient plus de 400 espèces de cichlidés ; sa formation date d'environ 500 000 ans. Les lacs Malawi et Tanganyika sont



2. LES LACS TANGANYIKA, MALAWI ET VICTORIA, en Afrique de l'Est, sont ceux dont les espèces de cichlidés sont le plus variées. Toutefois, les cichlidés sont également présents dans les eaux chaudes de la plus grande partie du Globe.



3. LES DENTS DE *CICHLASOMA CITRINELLUM* prennent la forme de pointes aiguës (a) ou de plaques broyeuses (b). La radiographie (c) montre les deux séries de dents des cichlidés.

étroits et très profonds, car ils remplissent le fossé d'effondrement entre les plaques tectoniques d'Afrique de l'Est et d'Afrique centrale. Le lac Malawi, formé il y a environ quatre millions d'années, compte 300 à 500 espèces de cichlidés, tandis que le lac Tanganyika, âgé de 12 millions d'années, en comprend près de 200. Malgré l'ancienneté de la famille des cichlidés et de leurs lacs d'origine, la diversité de ces poissons n'est apparue que ces derniers millions d'années.

L'anatomie des cichlidés est l'un des nombreux facteurs qui expliquent leur diversité. Ils ont deux séries de dents, l'une dans la bouche (dents buccales), pour râper ou mordre la nourriture, et l'autre dans le pharynx (dents pharyngiennes), pour écraser, émincer ou transpercer le morceau avant de l'ingérer (voir la figure 3). Les cichlidés sont les seuls poissons d'eau douce à posséder cette seconde série de dents, qui a évolué à partir des arcs branchiaux (les os qui soutiennent les branchies).

Ces deux séries de dents sont extrêmement variables et adaptables : l'un d'entre nous (A. Meyer) a montré qu'elles changent de forme au cours de la vie des animaux. Par exemple, de pointues et perforantes, les dents deviennent broyeuses et plates. Comme la morphologie des cichlidés varie selon leur régime alimentaire, chaque espèce est adaptée à sa niche écologique. Ainsi, des centaines d'espèces coexistent sans être en compétition ; avec des ressources identiques, la plupart d'entre elles auraient disparu.

Les cichlidés mangeurs d'écailles illustrent l'une de ces spécialisations alimentaires. Le lac Tanganyika abrite sept de ces espèces, mais ces poissons du genre *Perissodus* sont présents dans les trois grands lacs d'Afrique de l'Est. Ils approchent d'autres cichlidés par l'arrière et râpent quelques écailles de leurs flancs. Michio Hori, de l'Université de Kyoto, a découvert deux formes différentes chez les *Perissodus microlepis* mangeurs d'écailles : certains ont la tête et les mâchoires courbées vers la gauche, d'autres vers la droite. Ces poissons se nourrissent uniquement d'écailles d'un seul côté de leurs proies : les poissons «gauchers» attaquent le flanc droit de leurs victimes, et les «droitiers» le flanc gauche. Cette asymétrie morphologique favorise probablement l'arrachage d'écailles. Ces dernières, riches en protéines, sont

empilées par les dents pharyngiennes avant d'être ingérées.

Les victimes survivent et se méfient des attaques de chaque côté. Lorsque les mangeurs d'écailles «gauchers» sont plus nombreux que les «droitiers», les victimes protègent davantage leur flanc droit : les «droitiers» sont alors avantagés, et leur population augmente. L'équilibre entre les populations de «droitiers» et de «gauchers» est ainsi maintenu.

Le mode de reproduction est un autre facteur de diversification. On rencontre des cas de monogamie, de polygamie et de polyandrie. Les cichlidés consacrent plus de temps et d'énergie à leurs jeunes que toute autre espèce de poisson. Ils s'occupent de leur progéniture longtemps après l'éclosion, et cette longue association entre parents et enfants nécessite une communication élaborée. Alors qu'un seul parent suffit à surveiller les œufs fécondés, les deux

parents sont requis dès que la progéniture devient mobile. Cette attention soutenue est cause des comportements reproductifs.

De nombreux cichlidés gardent dans la bouche les œufs fécondés ou les jeunes : ils offrent un abri sûr où les jeunes se réfugient en cas de danger. En outre, les parents, en broutant les algues ou en ingérant d'autres nourritures pour leur propre compte, nourrissent les jeunes à l'intérieur de leur bouche. Tel le coucou, de nombreuses espèces de cichlidés glissent leurs œufs fécondés ou leurs jeunes parmi la progéniture d'autres parents cichlidés et se débarrassent ainsi des contraintes de la surveillance.

Les poissons incubateurs buccaux pondent peu d'œufs, parfois moins de dix, et ils investissent beaucoup de temps et d'énergie par portée. De plus, la population totale d'une espèce est souvent réduite à quelques centaines



4. CHEZ *OPHTHALMOTILAPIA VENTRALIS*, la femelle libère un ovule et le prend dans sa bouche pour le protéger (à gauche). Au même endroit, le mâle libère du sperme qui ressemble à l'ovule (à droite, la tache jaune à l'extrémité de la nageoire ventrale). La femelle tente aussi de le ramasser. Elle avale ainsi le sperme qui féconde les œufs conservés dans sa bouche.



5. L'INCUBATION BUCCALE est une stratégie efficace pour la survie des jeunes. Cette femelle *Nimbochromis livingstonii*, du lac Malawi, récupère ses jeunes quand un danger menace.

de poissons vivant dans une même zone. Une mutation à l'origine de la différenciation d'une espèce se propage plus rapidement dans une petite population que dans une grande. Par conséquent, la taille limitée des populations, favorisée par l'incubation buccale, a pu contribuer à la diversification rapide des cichlidés.

Dans les lacs d'Afrique de l'Est, les mâles des espèces à incubation buccale ne s'occupent pas des jeunes. Cependant, ils rivalisent pour fertiliser le plus d'œufs possible. Par exemple, ils forment parfois des rassemblements où ils parodent pour attirer les femelles. Un rassemblement compte 20 à 50 mâles, mais, chez certaines espèces, on a observé des groupes de plus de 50 000 individus. D'autres mâles, tels les *Ophthalmotilapia*, vivement colorés,

construisent un nid élaboré au-dessus duquel ils s'exhibent à la vue des femelles. Des poissons pesant environ 300 grammes déplacent jusqu'à près de 10 kilogrammes de sable et de graviers pour construire un nid. Lorsqu'une femelle a pondu quelques œufs dans un nid, souvent le plus grand, le mâle les féconde rapidement ; la femelle prend alors les œufs dans sa bouche et continue sa nage, à la recherche d'un autre mâle.

Alors que les femelles cichlidés ont souvent une couleur terne (grise ou marron), les mâles sont vivement colorés. Les diverses nuances sont probablement la conséquence d'une sélection sexuelle plutôt que de la pression pour la survie physique qui semble avoir gouverné la diversification. Des couleurs différentes empêchent la reproduction de

poissons par ailleurs identiques et marquent ainsi des frontières entre des populations distinctes.

## Les secrets des gènes

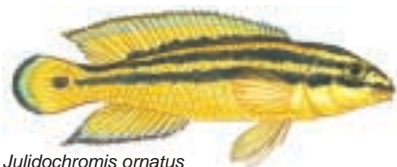
Quels liens de parenté unissent les centaines d'espèces de cichlidés ? Les études de génétique moléculaire ont confirmé de nombreuses hypothèses fondées sur l'anatomie, mais elles ont aussi, souvent, bousculé des idées établies.

L'hypothèse de Mutsumi Nishida, de l'Université de Fukui, a été ainsi confirmée : les lignées primitives de cichlidés d'Afrique de l'Ouest ont tout d'abord colonisé le lac Tanganyika. La diversité génétique des cichlidés de ce lac ancien montre qu'ils dérivent de 11 espèces ancestrales. Certains de ces poissons ont ensuite quitté le lac et envahi le réseau fluvial d'Afrique de l'Est, par lequel ils ont atteint les lacs Victoria et Malawi. L'étude de l'ADN mitochondrial, effectuée par l'équipe de l'un d'entre nous (A. Meyer), a montré que les cichlidés du lac Victoria sont génétiquement plus proches les uns des autres que des cichlidés des deux autres lacs dont la morphologie est pourtant similaire (les mitochondries sont les organites intracellulaires qui assurent la respiration des cellules). Les cichlidés du lac Victoria proviennent presque tous d'une seule lignée à incubation buccale.

Ce scénario indique que des adaptations similaires sont apparues plusieurs fois indépendamment : les trois lacs hébergent des cichlidés qui présentent des caractères anatomiques singuliers, tels ceux nécessaires pour se nourrir d'autres poissons, d'œufs ou de larves, pour couper les nageoires, racler les algues, arracher les écailles, écraser les mollusques... Ce résultat est important, car de nombreux biologistes admettaient que ces caractères exceptionnels étaient peu susceptibles d'apparaître plus d'une fois : les poissons présentant la même spécialisation semblaient apparentés.

Ainsi, on croyait que l'aptitude à racler les algues n'était apparue qu'une seule fois, et que la population de racleurs d'algues s'était dispersée ultérieurement. En fait, les racleurs d'algues des lacs Victoria et Malawi ont évolué indépendamment de ceux du lac Tanganyika, à partir d'un ancêtre qui ne possédait pas cette aptitude. Les mêmes solutions biologiques ont été mises en œuvre plusieurs fois,

### ESPÈCES DU LAC TANGANYIKA



*Julidochromis ornatus*



*Tropheus brichardi*



*Bathybates ferox*



*Cyphotilapia frontosa*



*Loboichilotes labiatus*

### ESPÈCES DU LAC MALAWI



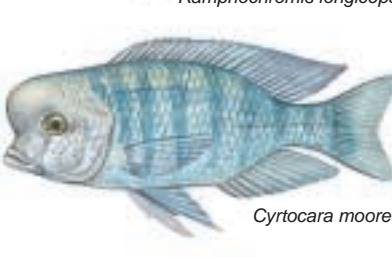
*Melanochromis auratus*



*Pseudotropheus microstoma*



*Ramphochromis longiceps*



*Cyrtocara moorei*



*Placidochromis milomo*

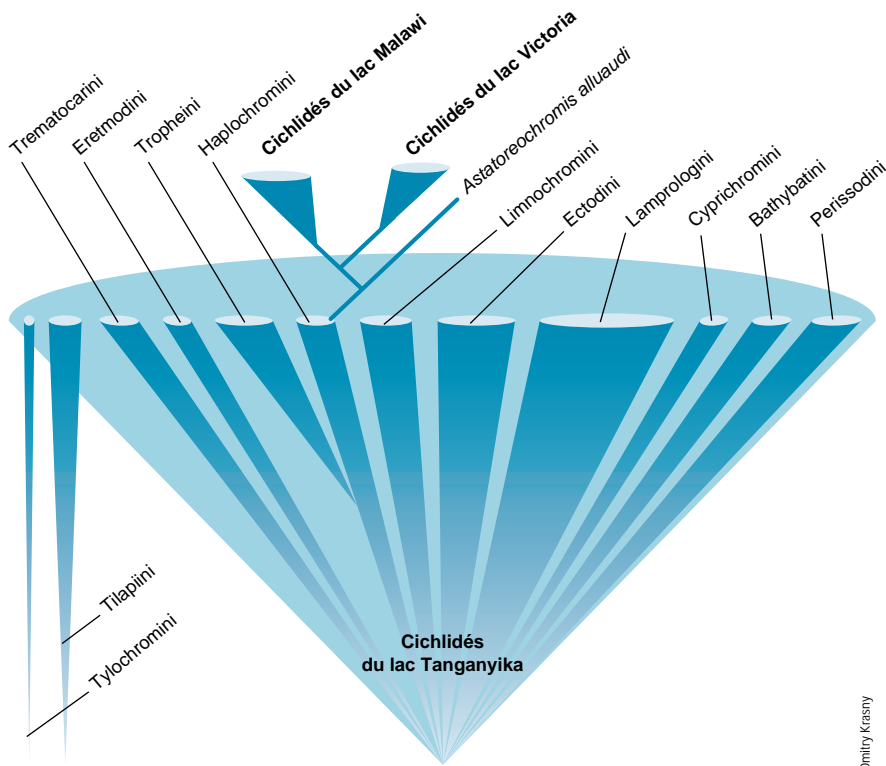
6. DES CICHLIDÉS faiblement apparentés des lacs Tanganyika et Malawi sont devenus semblables en occupant des niches écologiques similaires. Tous les cichlidés du lac Malawi sont plus étroitement apparentés entre eux qu'ils ne le sont aux cichlidés du lac Tanganyika. Les ressemblances morphologiques ne sont parfois que faiblement corrélées à la parenté génétique ou à la lignée évolutive.

quand les contraintes écologiques étaient identiques.

De surcroît, on observe que certaines caractéristiques morphologiques ont évolué à un rythme très irrégulier, et parfois indépendamment des modifications génétiques. Quelques espèces du lac Tanganyika se sont très peu transformées et ressemblent encore beaucoup aux cichlidés fossilisés, en particulier aux tilapias. Par exemple, la morphologie des *Tropheus*, à l'exception des couleurs, n'a presque pas changé. En revanche, les cichlidés du lac Victoria, présentant une grande diversité de tailles, de motifs et de formes, ont évolué en un temps très court. Il y a plus de variations génétiques au sein de la seule espèce *Homo sapiens* qu'il n'y en a entre les 400 espèces de cichlidés du lac. Les analyses génétiques indiquent que les différents cichlidés du lac Victoria sont apparus pendant ces derniers 200 000 ans.

De récentes études paléoclimatologiques restreignent encore l'origine des cichlidés du lac Victoria : le lac semble s'être asséché presque complètement il y a moins de 14 000 ans. Seuls quelques individus ont survécu : les cichlidés de ce lac présentent un taux de spéciation inégalé chez les autres vertébrés. De plus, le lac Nabugabo, séparé au Nord-Ouest du lac Victoria par un banc de sable et âgé au maximum de 4 000 ans, contient cinq espèces de cichlidés endémiques. Ces poissons sont probablement apparentés à ceux du lac Victoria, mais les mâles présentent des livrées nuptiales différentes. Sec il y a seulement 200 ans, le Sud du lac Malawi est cependant habité par de nombreuses espèces et formes colorées que l'on ne rencontre nulle part ailleurs.

Les résultats des récentes analyses d'ADN des poissons provenant du lac Tanganyika corroborent ces exemples et indiquent que les isolements répétés sont à l'origine de la spéciation des cichlidés. Les baisses successives du niveau du lac Tanganyika, qui ont parfois atteint 600 mètres, ont favorisé l'apparition des formes colorées de *Tropheus* et de tous les autres cichlidés vivant dans les rochers. Les populations habituées à échanger des gènes ont alors été isolées dans de petites poches d'eau. Elles ont évolué indépendamment et, lorsque le niveau d'eau est remonté, les populations sont à nouveau entrées en contact, mais elles n'étaient alors plus interfécondes.



7. CET ARBRE PHYLOGÉNIQUE montre que les cichlidés des lacs Malawi et Victoria descendent probablement d'une seule lignée d'incubateurs buccaux (*Haplochromini*) qui s'est échappée du lac Tanganyika. Les cichlidés de ce dernier, le plus ancien, montrent la plus grande diversité génétique. La section des cônes est approximativement proportionnelle au nombre d'espèces par groupe.

### Un record plus sombre

La vitesse des extinctions d'espèces dans le lac Victoria est également très importante. Il y a 50 ans, les cichlidés constituaient plus de 99 pour cent de la biomasse ichtyologique du lac. Aujourd'hui, ils représentent moins de un pour cent. La plupart des espèces sont déjà éteintes, et beaucoup d'autres ont des populations si réduites que leurs chances de se rétablir sont très faibles. Ces extinctions massives sont la conséquence de la destruction de l'habitat, de l'introduction de nouvelles espèces, de la pollution, de la croissance démographique et de la surexploitation.

Par exemple, dans les années 1950, l'introduction de la perche du Nil, afin d'augmenter les rendements de la pêche a divisé, en 30 ans, la population de

cichlidés d'un facteur 10 000. Un grand nombre des cichlidés que les perches chassaient se nourrissaient d'algues. En leur absence, les algues mortes se sont accumulées et se sont décomposées : l'oxygène s'est raréfié dans l'eau, et la plus grande partie du lac est devenue anoxique. De plus, des perches d'environ deux mètres ne sèchent pas de la même manière que les petits cichlidés ; elles doivent être fumées. La déforestation nécessaire au fumage a provoqué l'entraînement du sol dans le lac, par l'eau de pluie, ce qui a augmenté la turbidité et des conditions anoxiques.

Une communauté autrefois prospère est aujourd'hui extrêmement réduite. L'extraordinaire théâtre évolutif des cichlidés du lac Victoria est en passe de se fermer plus vite qu'il ne s'est ouvert.

Melanie STIASSNY dirige le département d'ichtyologie du Muséum américain d'histoire naturelle. Axel MEYER est professeur de biologie à l'Université de Constance.

Michio HORI, *Frequency-Dependent Natural Selection in the Handedness of Scale-Eating Cichlid Fish*, in *Science*, vol. 260, pp. 216-219, 9 avril 1993.

A. MEYER, *Phylogenetic Relationships and Evolutionary Processes in East African*

*Cichlid Fishes*, in *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 8, n° 8, pp. 279-284, août 1993.

Tijs GOLDSCHMIDT, *Darwin's Dreampond : Drama in Lake Victoria*, traduction de Sherry Marx-Macdonald, MIT Press, 1996.

Melanie L.J. STIASSNY, *An Overview of Freshwater Biodiversity : With Some Lessons from African Fishes*, in *Fisheries*, vol. 21, n° 9, pp. 7-13, septembre 1996.