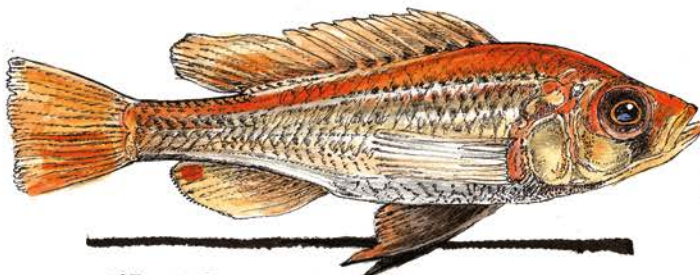


Cichlidés

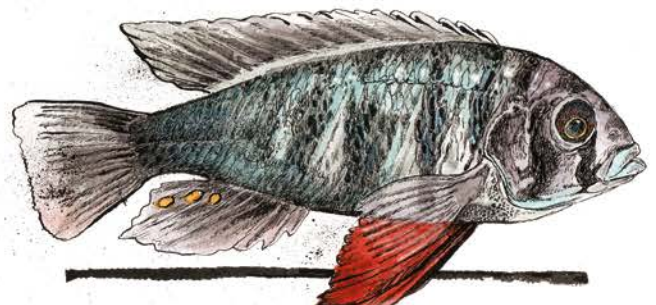
les clés d'une
spectaculaire
évolution

Axel Meyer

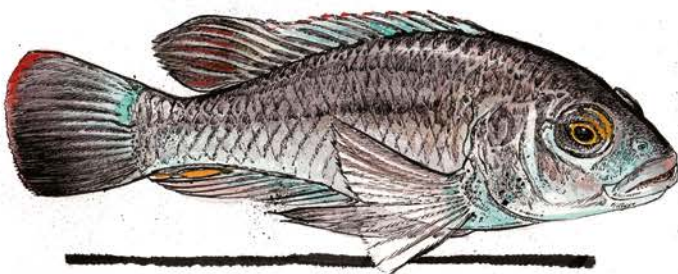
Les poissons cichlidés comptent plus de 2 500 espèces, dont beaucoup sont apparues en moins de 15 000 ans. Chez les vertébrés, il s'agit d'un record absolu, dont les ressorts sont tapis dans le génome.



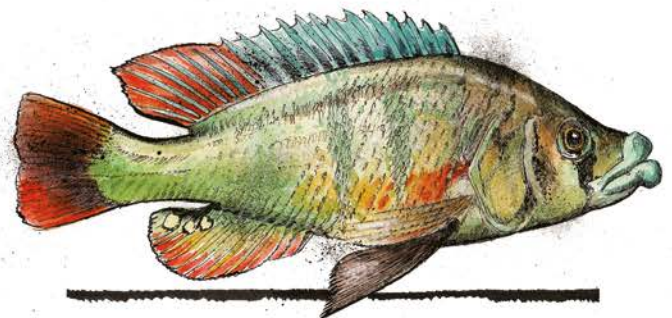
Yssichromis pyrrhocephalus



Neochromis omnicaeruleus

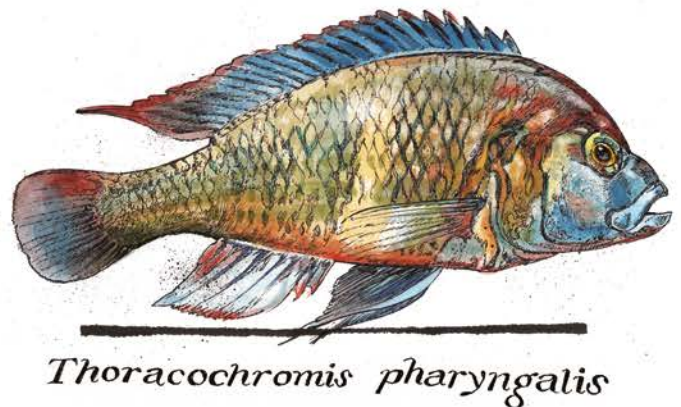
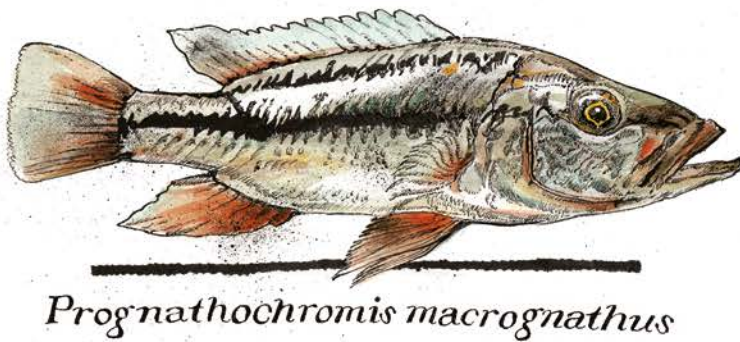
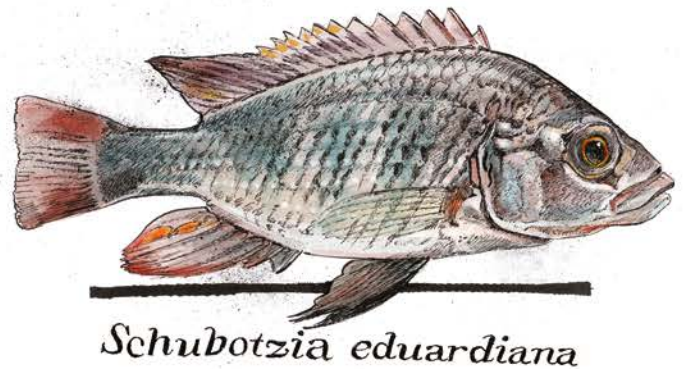
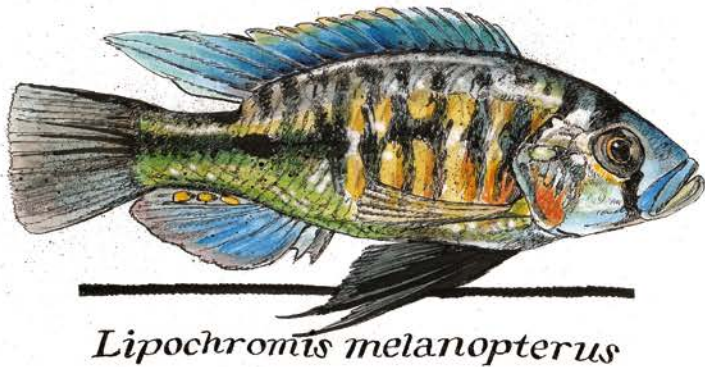
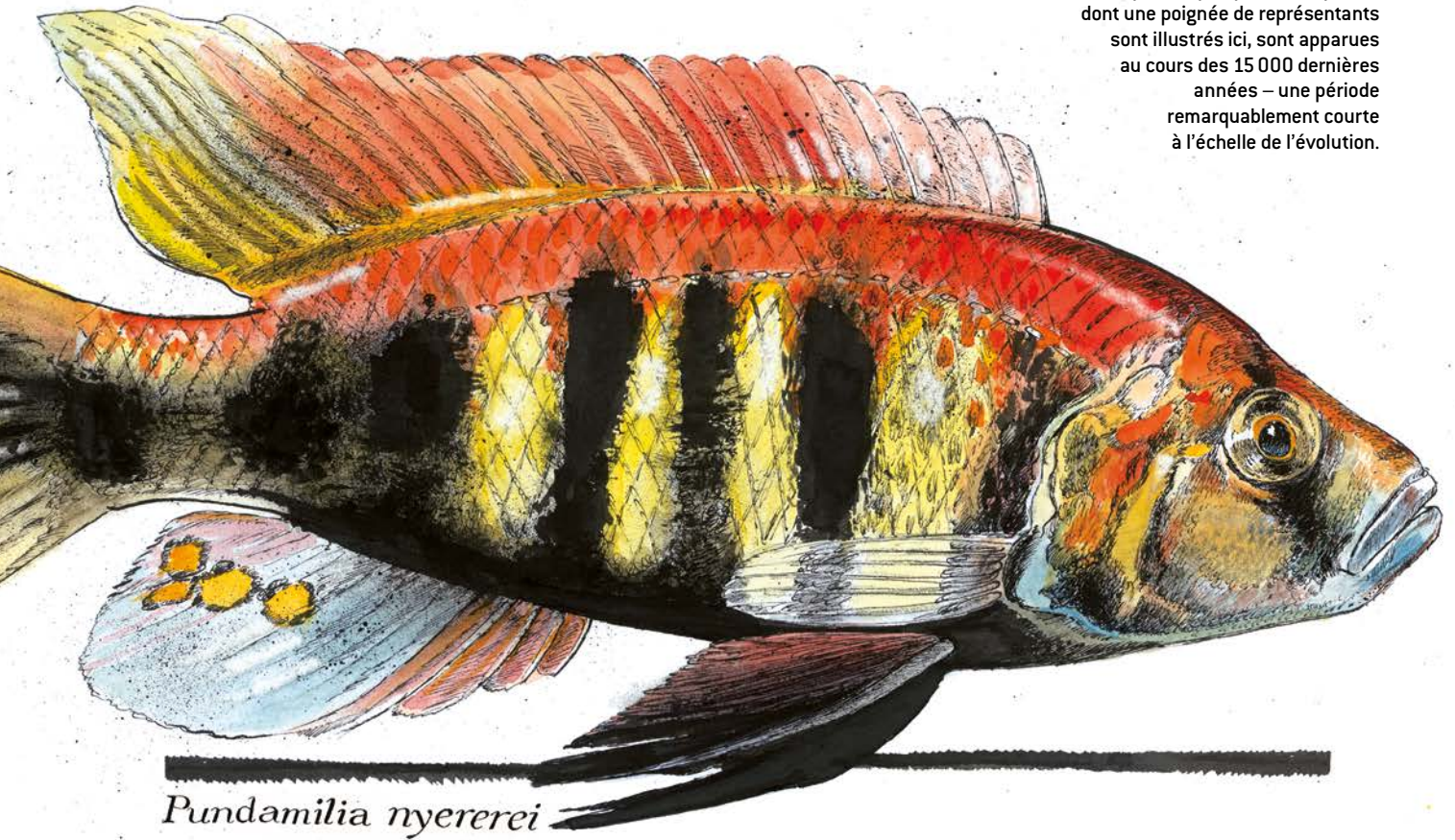


Macropodus bicolor



Paralabidochromis chilotes

UNE EXTRAORDINAIRE VARIÉTÉ
de poissons cichlidés vit dans le lac
Victoria, en Afrique de l'Est. On estime
que les quelque 500 espèces,
dont une poignée de représentants
sont illustrés ici, sont apparues
au cours des 15 000 dernières
années – une période
remarquablement courte
à l'échelle de l'évolution.



Le lac Victoria, en Afrique, héberge l'une des plus grandes expériences de l'évolution. Une lignée unique de poissons appartenant à la famille des Cichlidés y a donné naissance, au fil du temps, à une myriade de formes.

Rappelez-vous les pinsons étudiés par Charles Darwin : isolés sur des îles différentes de l'archipel des Galápagos, ces pinsons ont acquis des becs distincts, adaptés en taille et en forme aux diverses sources de nourriture disponibles. Ils représentent un exemple classique de ce que les biologistes nomment une radiation adaptative ou évolutive – le phénomène par lequel une lignée engendre de nombreuses espèces qui développent des spécialisations répondant à une série de rôles écologiques.

Cependant, les cichlidés du lac Victoria surpassent de loin les pinsons de Darwin par la vitesse stupéfiante à laquelle ils se sont diversifiés : les quelque 500 espèces qui vivent exclusivement dans ce lac africain sont toutes apparues au cours des 10 000 à 15 000 dernières années, un bref instant à l'échelle géologique. Les 14 espèces de pinsons de Darwin ont, elles, émergé au fil de plusieurs millions d'années.

Le lac Victoria n'est pas le seul endroit où l'on trouve des cichlidés. D'autres lacs et cours d'eau tropicaux en Afrique, sur le continent américain et à la pointe du sous-continent indien, abritent leurs propres cichlidés. En tout, on estime que la famille compte plus de 2 500 espèces, et il reste à en décrire formellement de nombreuses. Certains de ces poissons, tels les tilapias, sont élevés à des fins alimentaires et figurent parmi les espèces les plus importantes de l'aquaculture. La plupart des cichlidés, tels les oscars et les scalaires, sont appréciés des aquariophiles pour leur beauté et leurs comportements nuptiaux et parentaux, à la fois variés et intéressants.

Les cichlidés partagent leurs lacs avec d'autres familles de poissons, mais ils sont les seuls à avoir connu une spéciation aussi étendue et aussi rapide. Aucun autre groupe de vertébrés ne rivalise avec les cichlidés en termes de nombre d'espèces et de variété dans les formes, les colorations et les comportements. Cependant, l'évolution s'est souvent répétée chez ces poissons : curieusement, plusieurs adaptations identiques sont apparues dans des lignées distinctes.

De nombreux scientifiques, dont je fais partie, s'étonnent depuis longtemps de la multiplicité de formes des cichlidés et se

demandent quels facteurs ont permis à ce groupe de se diversifier de façon aussi spectaculaire.

Les nouvelles techniques de séquençage du génome nous ont permis d'étudier de près leur ADN pour tenter de dissiper le mystère de cette exubérance évolutive. Nous sommes encore loin d'avoir résolu l'énigme de la diversité des cichlidés, mais nous avons identifié des particularités dans leurs génomes, qui pourraient les prédisposer à se diversifier aussi rapidement tout en faisant apparaître certains traits à plusieurs reprises. L'exploration des fondements génétiques du succès de cette famille de poissons laisse entrevoir les rouages les plus intimes de l'évolution, ce qui aidera les chercheurs à décoder les origines de toutes sortes d'espèces.

Des racleurs d'algues aux prédateurs

Pour se faire une meilleure idée de l'extraordinaire diversité des cichlidés, il suffit de se pencher sur les formes que l'on trouve dans le lac Victoria et dans les deux autres lacs où les principales radiations de cichlidés est-africains se sont produites : le lac Malawi, qui héberge 800 à 1 000 espèces, et le lac Tanganyika, avec ses quelque 250 espèces issues de lignées plus anciennes, dont l'une a colonisé les deux autres lacs, plus jeunes, où elle a connu des radiations évolutives.

Ces cichlidés présentent toutes les couleurs de l'arc-en-ciel et leur taille va de quelques centimètres à un mètre. Ils se sont en outre adaptés de façon à exploiter toutes les sources de nourriture offertes par leur environnement. Les racleurs d'algues ont des dents plates similaires aux incisives humaines, avec lesquelles ils grignotent les excroissances nutritives à la surface des roches. Les insectivores ont des dents longues et pointues qui les aident à explorer les anfractuosités rocheuses. Les prédateurs chassant à l'affût ont d'énormes mâchoires extensibles avec lesquelles ils s'emparent de leurs proies en quelques millisecondes.

Il ne s'agit là que de quelques-unes des plus grandes catégories de spécialisation. Parmi les racleurs d'algues, par exemple, certaines espèces sont adaptées à la recherche de nourriture dans les zones de brisants, d'autres dans un amas de roches bien particulier et nulle part ailleurs, tandis que d'autres encore ne se nourrissent qu'en abordant les rochers

L'ESSENTIEL

- Les Cichlidés constituent la famille de vertébrés la plus diversifiée, avec plus de 2 500 espèces.
- Grâce à l'étude de leurs génomes, le mystère de la diversification stupéfiante de ces poissons commence à s'éclaircir.
- Les génomes de cichlidés présentent des particularités, auxquelles l'évolution accélérée de ce groupe serait due.
- D'autres caractères génétiques expliqueraient l'apparition répétée, dans plusieurs lignées de cichlidés, des mêmes adaptations.

sous un certain angle ou ne mangent qu'un type particulier d'algues.

Pourtant, malgré la grande variété des cichlidés d'Afrique de l'Est, certains caractères hautement spécialisés sont apparus un nombre surprenant de fois au cours de l'évolution.

Par exemple, plusieurs espèces de cichlidés des trois lacs se nourrissent presque exclusivement des écailles d'autres poissons. Ils ont tous développé les mêmes dents en forme de râtelier qui leur permettent de s'accrocher aux écailles de leurs victimes. Mais leurs dents ne sont pas la seule adaptation à ce régime alimentaire. Leurs mâchoires sont devenues asymétriques, s'ouvrant vers la gauche ou vers la droite, mais pas des deux côtés, afin de mieux saisir les écailles d'un côté particulier de leurs proies. Ainsi, les cichlidés « orientés à gauche » grattent les écailles du côté droit de leur victime, et ceux « orientés à droite » grattent le côté gauche.

La sélection naturelle a gardé un équilibre dans ces formes asymétriques : environ la moitié des mangeurs d'écailles que nous avons prélevés dans la région du lac Tanganyika étaient orientés vers la droite, l'autre moitié vers la gauche. Les mangeurs d'écailles ont donc un ensemble très particulier d'adaptations à leur mode de vie, mais, d'une manière ou d'une autre, ces mêmes caractères se sont développés au moins à trois reprises dans ces lacs d'Afrique de l'Est.

Une autre adaptation distinctive qui s'est produite indépendamment à plusieurs reprises est la présence de lèvres hypertrophiées chez certaines espèces recherchant leurs proies dans les crevasses rocheuses. Nous avons montré que ces lèvres « à la Angelina Jolie » jouent le rôle de joints d'étanchéité qui aident les poissons à aspirer leurs proies hors de leur cachette. Les cichlidés dépourvus de telles lèvres ne parviennent pas à atteindre efficacement les proies dissimulées dans les anfractuosités. Et une fois encore, des espèces dans les trois radiations africaines, ainsi que dans deux radiations du Nouveau Monde, ont développé ce caractère en parallèle.

De même, des patrons de coloration distinctifs sont apparus indépendamment dans diverses lignées de cichlidés. Alors que la vaste majorité des poissons de cette famille présentent des rayures verticales sombres, qui leur servent vraisemblablement à se camoufler des prédateurs, quelques-unes des espèces de chacun des

trois lacs d'Afrique orientale ont également développé des rayures horizontales. Ces motifs très différents se manifestent le plus souvent chez les espèces en eau libre, qui sont généralement des nageurs rapides et des prédateurs, sans doute parce que les rayures horizontales aident à les dissimuler aux yeux de leurs proies.

Parer au risque de la spécialisation

Apparemment contradictoires, la diversification extrême et l'apparition répétée d'adaptations très spécialisées soulèvent des questions importantes. La première concerne le mode d'alimentation très spécialisé et l'observation selon laquelle, normalement, l'adaptation à une alimentation très particulière signifie que, si la source de nourriture vient à manquer, l'animal spécialisé est en danger.

Comment les cichlidés sont-ils parvenus à éviter cet écueil ? Grâce semble-t-il à une étrange caractéristique anatomique, unique parmi les poissons d'eau douce. Ils ont une paire normale de mâchoires buccales et une paire secondaire de mâchoires située dans la gorge, comme le monstre du film *Alien*. Toute la nourriture qu'ils ingèrent est happée et broyée par les mâchoires

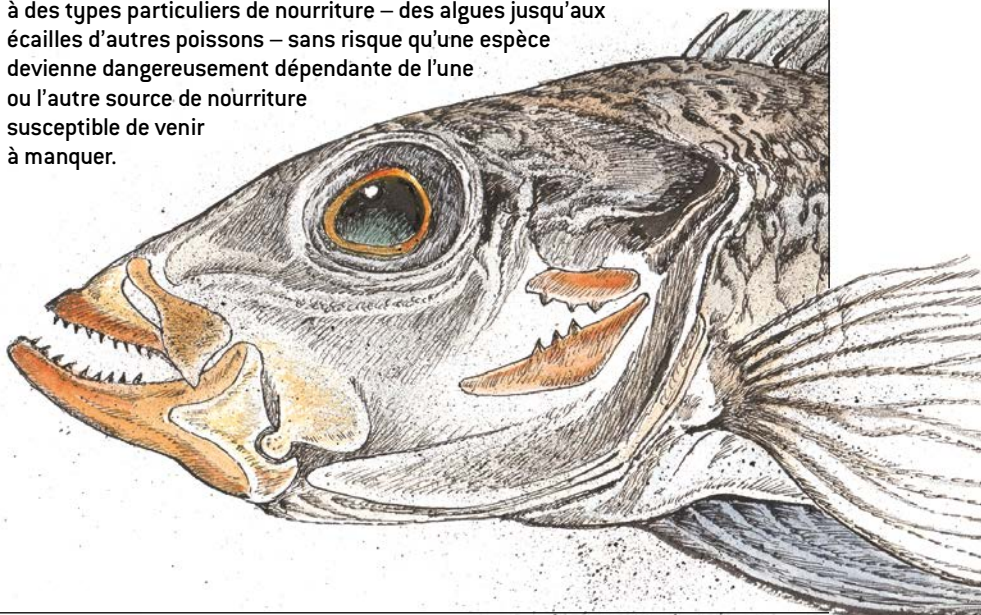
■ L'AUTEUR



Axel MEYER est professeur de zoologie et de biologie évolutive à l'université de Constance, en Allemagne. Il a été l'un des premiers scientifiques à utiliser des séquences d'ADN pour étudier les différences entre les espèces et la spéciation.

L'UN DES SECRETS DU SUCCÈS : DES MÂCHOIRES DE RÉSERVE

Tous les cichlidés présentent les mâchoires buccales habituelles, mais ils ont aussi une seconde paire de mâchoires, situées dans la gorge. La nourriture ingérée est mastiquée par les deux séries de mâchoires. Cette duplication laisse les mâchoires buccales libres de développer des adaptations à des types particuliers de nourriture – des algues jusqu'aux écailles d'autres poissons – sans risque qu'une espèce devienne dangereusement dépendante de l'une ou l'autre source de nourriture susceptible de venir à manquer.

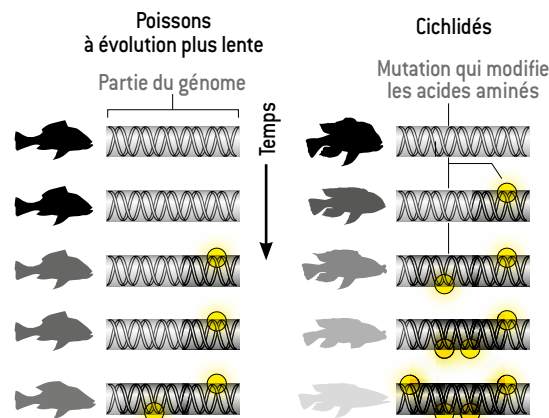


DES INDICES FOURNIS PAR LE GÉNOME

Le séquençage et l'analyse récents des génomes de cichlidés africains ont révélé plusieurs mécanismes qui ont pu aider la famille des Cichlidés à se diversifier rapidement. Certains de ces mécanismes contribueraient aussi à expliquer un autre aspect mystérieux de ce groupe de poissons : le degré extrême d'évolution parallèle, où les mêmes caractères très spécialisés se manifestent indépendamment dans différentes lignées.

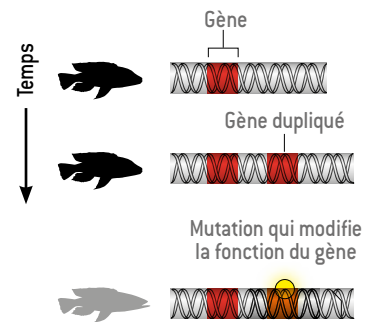
MUTATIONS NOMBREUSES

Un nombre inhabituellement important de mutations, qui ont modifié des acides aminés composant les protéines des cichlidés, suggère que les gènes impliqués ont été soumis à une pression de sélection intense, de telle sorte qu'ils ont évolué rapidement.



DUPLICATION DE GÈNES

Les génomes de cichlidés présentent un taux élevé de duplication génique, où des erreurs dans la réplication de l'ADN produisent de multiples copies de gènes. Les copies supplémentaires peuvent changer de fonction sans dommage pour l'animal et donc l'aider à s'adapter à son environnement.



© Jen Christiansen

buccales puis par les mâchoires pharyngées. Par conséquent, les cichlidés peuvent avoir des mâchoires buccales adaptées à un type de nourriture, et leurs dents pharyngées viennent à bout du reste. De cette façon, de nombreux cichlidés sont devenus à la fois des touche-à-tout et des spécialistes. En d'autres termes, ils ont développé une spécialisation mais sont restés en même temps des généralistes, au cas où s'épuiserait leur type de nourriture préféré ou se présenterait une meilleure occasion.

Les mâchoires pharyngées expliquent comment les cichlidés ont pu limiter le risque d'une spécialisation, mais quelle a été la source de toute la nouveauté évolutive chez ces poissons ? Quels facteurs ont poussé les gènes qui codent leurs caractères à changer aussi rapidement, et comment les mêmes adaptations apparaissent-elles si souvent dans des lignées séparées ?

Récemment, grâce à l'avènement de méthodes rapides de séquençage de l'ADN pour la recherche médicale, mes collègues et moi (un consortium de plus de 70 chercheurs du monde entier) avons commencé à répondre à ces questions et à résoudre le mystère des cichlidés.

En 2014, pour la première fois, nous avons séquencé des génomes de cichlidés. Nous avons obtenu les séquences complètes de l'ADN de cinq espèces africaines et les séquences partielles de 60 individus

de 6 espèces fortement apparentées rien que dans le lac Victoria. En comparant ces génomes entre eux et à ceux de parents des cichlidés, les épinoches (une famille de poissons bien moins diversifiée), nous avons identifié chez les cichlidés des caractéristiques qui aident à comprendre leur diversité.

Des génomes de cichlidés à l'étude

Dans ces génomes, le Cichlid Genome Consortium a recherché en priorité des mutations ayant produit des modifications dans les acides aminés qui composent les protéines. Les protéines réalisent une grande partie des tâches dans les cellules. Or de multiples gènes spécifient les séquences d'acides aminés dont les protéines sont formées. Si un organisme contient de nombreuses protéines aux acides aminés altérés, c'est qu'une forte pression sélective s'exerce sur les gènes correspondants et a provoqué leur évolution rapide. En d'autres termes, les conditions étaient telles que les poissons présentant certaines modifications d'acides aminés ont obtenu un avantage important en termes de survie ou de reproduction.

Nous avons découvert que même les espèces de tilapia (un cichlidé peu remarquable du point de vue de l'évolution par

rapport à ses homologues) présentent bien plus de mutations que les épinoches. Et les cichlidés des groupes hyperdiversifiés du lac Malawi et du lac Victoria ont des mutations plusieurs fois plus fréquentes que le tilapia.

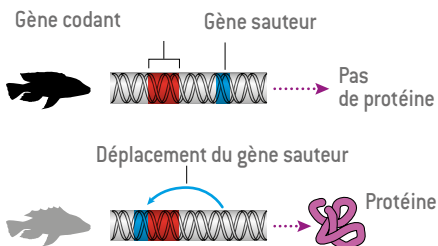
Beaucoup des gènes modifiés sont impliqués dans le développement des mâchoires, ce qui paraît logique quand on observe la grande variété d'adaptations alimentaires des cichlidés. Une pression de sélection intense agissant sur de nombreux gènes est donc l'un des mécanismes qui ont accéléré la spéciation des cichlidés.

Toutefois, les gènes individuels peuvent eux aussi se révéler très influents. Nous avons la preuve qu'un gène unique détermine l'orientation des rayures des cichlidés. Des gènes qui, à eux seuls, influencent fortement l'apparence d'un organisme expliqueraient pourquoi il existe autant de types de cichlidés.

Nous étions également impatients de rechercher dans les génomes de cichlidés des copies multiples de gènes individuels. Les scientifiques savent depuis des décennies que le génome contient parfois plusieurs exemplaires d'un gène. Cette duplication – qui découle d'erreurs dans la réplication de l'ADN – est l'un des mécanismes les plus importants qui permettent à la fonction des gènes de se diversifier rapidement. Fondamentalement, si un gène est dupliqué,

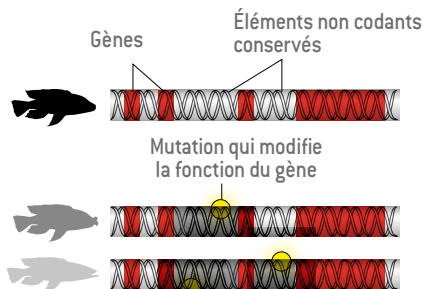
GÈNES SAUTEURS

Des sections du génome sont souvent dupliquées, et les copies peuvent sauter d'un endroit du génome à un autre. On appelle ces copies « gènes sauteurs » ou « transposons ». Elles modifient parfois la fonction d'un gène proche codant une protéine. Les cichlidés semblent avoir subi plusieurs périodes durant lesquelles les gènes sauteurs se sont rapidement accumulés, ce qui a pu accélérer leur évolution.



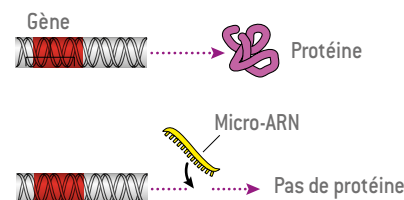
MUTATIONS DE RÉGIONS NON CODANTES

Certaines régions du génome qui ne codent pas de protéines tendent à être conservées au fil de l'évolution, probablement parce qu'elles affectent la fonction des gènes. Les cichlidés présentent nettement plus de mutations qu'attendu dans certaines de ces régions, ce qui suggère que les gènes associés ont changé de fonction.



DE NOUVEAUX MICRO-ARN

De petits éléments génétiques nommés microARN, capables de bloquer ou de modifier l'expression d'un gène, sont aussi généralement conservés au fil de l'évolution. Mais les cichlidés présentent davantage de nouveaux micro-ARN que les autres poissons. Étant donné leur capacité à contrôler des gènes dans des tissus particuliers, ces micro-ARN ont peut-être rendu possible le façonnage précis qui a donné lieu aux spécialisations alimentaires des cichlidés.



la nouvelle copie est libre de changer sans enlever à l'animal le matériel codé par le gène (parce que l'autre copie fonctionne toujours), et le changement l'aidera peut-être à s'adapter à son environnement. Généralement, les mutations qui ne portent pas préjudice à leur hôte sont rares. Or nos analyses génétiques montrent que les cichlidés ont des taux de duplication de gènes jusqu'à cinq fois supérieurs à ceux des poissons « normaux » tels que les épinoches, ce qui augmente d'autant les chances de diversification des gènes.

Un troisième type de mécanisme génomique que nous voulions analyser était l'activité de gènes « sauteurs ». Ces gènes n'ont aucune fonction évidente, mais ils produisent des copies d'eux-mêmes qui s'insèrent ailleurs dans l'ADN : ils « sautent » donc d'un emplacement du génome à un autre. Ils constituent une force évolutive potentielle lorsqu'ils s'insèrent assez près d'un gène codant une protéine pour changer sa fonction.

De tels gènes constituent environ 16 à 19 % du génome d'un poisson classique. Chez les cichlidés, nous avons identifié des signes révélateurs de plusieurs périodes pendant lesquelles les gènes sauteurs se sont accumulés rapidement, notamment pendant la radiation du lac Victoria. Cette simultanéité suggère que les gènes sauteurs ont favorisé la diversification des cichlidés.

Nous avons également étudié les séquences d'ADN qui, d'ordinaire, ne connaissent pas beaucoup de modifications. Certaines régions du génome, qui ne codent pas de protéines, restent inchangées durant de longues périodes à l'échelle de l'évolution. Ces éléments non codants conservés ou CNE (pour *Conserved Noncoding Elements*) ont probablement un effet sur le fonctionnement des gènes. Sinon, des mutations aléatoires s'accumuleraient, comme elles le font généralement au fil du temps dans les régions non conservées, ce qui rendrait ces éléments différents d'une espèce à l'autre. Les cichlidés partagent un certain nombre de CNE, entre eux et avec des espèces à la parenté plus lointaine, telles que les épinoches. Mais en étudiant de plus près l'ADN, nous avons découvert que, bien que les CNE des cichlidés soient suffisamment similaires d'une espèce à l'autre pour qu'on les regroupe, ils ont subi davantage d'altérations qu'on aurait pu attendre pour ce type d'élément considéré comme très conservé. Environ 60 % des CNE ont subi des modifications significatives dans des lignées particulières de cichlidés. Ce pourcentage étonnamment élevé suggère que les gènes auxquels ces CNE sont liés pourraient avoir changé de fonction.

Des expériences ultérieures ont corroboré cette hypothèse : nos collègues de

l'Institut de biologie moléculaire et cellulaire de Singapour ont étudié la fonction des CNE conservés et altérés des cichlidés en insérant ce matériel génétique dans les génomes de poissons zèbres. Ils ont établi que ces éléments modulent différemment l'expression des gènes associés – signe évident que l'évolution des CNE modifie la fonction des gènes chez les cichlidés.

Un autre type de matériel génétique, enfin, tend à être fortement conservé entre espèces : les micro-ARN. Ces petites molécules agissent comme des déclencheurs pour les gènes, leur indiquant où et quand ils doivent s'exprimer. Nous avons été surpris d'en découvrir 40 qui n'avaient jamais été repérés auparavant chez d'autres poissons.

Des micro-ARN en action

Nous avons alors étudié des embryons de cichlidés pour déterminer où certains de ces micro-ARN régulaient l'expression des gènes. Il nous est apparu qu'ils agissent de façon très spécifique, exerçant leur influence uniquement dans certains tissus, par exemple une région particulière du squelette facial. L'activité ciblée des micro-ARN suggère leur possible implication dans le façonnage de précision qui a donné lieu aux diverses spécialisations alimentaires caractéristiques des cichlidés, entre autres traits.

Nous sommes encore loin de comprendre si les centaines de micro-ARN présents dans les génomes de cichlidés jouent un rôle dans l'évolution de cette famille de poissons et si oui, comment; mais ce sont des candidats sérieux pour un tel rôle. En bloquant l'expression des gènes au mauvais endroit ou au mauvais moment, les micro-ARN favoriseraient l'apparition de variations de certains traits – dents, mâchoires, couleurs, comportements nuptiaux, etc. –, variations qui sont au fondement de l'adaptation et de la spéciation.

Cette analyse initiale des génomes de cichlidés suggère que des mutations aléatoires, telles celles constatées sur les CNE et celles donnant naissance à de nouveaux micro-ARN, jouent un rôle important dans l'évolution de ces poissons. Nous soupçonnons toutefois que des variations génétiques anciennes, notamment celles dues à des gènes dupliqués et des gènes sauteurs, ont réalisé le gros de la tâche. Les variants produits sont restés tapis dans le génome jusqu'à ce que de nouvelles occasions écologiques les aient rendus avantageux – par exemple, lorsque les cichlidés de rivières ont colonisé les grands lacs naissants. En puisant dans cette variation génétique ancienne, la sélection naturelle a pu créer des espèces adaptées à ces nouveaux habitats.

Nous pensons que les variations génétiques anciennes constituent la clé, parce que lorsque nous examinons les génomes de ces espèces de cichlidés, nous ne trouvons pas beaucoup de différences génétiques fixées. Autrement dit, il existe très peu d'exemples de gènes dont le même variant serait porté par tous les membres d'une même espèce. Au contraire, le génome d'une espèce conserve d'anciens variants, même après que les poissons se sont séparés de leurs ancêtres pour former une nouvelle espèce.

Ainsi, non seulement une jeune espèce conserve de l'ADN de ses ancêtres, mais cet ADN pourrait être encore suffisamment similaire à celui d'espèces proches pour qu'une hybridation viable et fonctionnelle (fertile) soit possible. Un tel mélange permettrait à de nouveaux variants géniques de traverser les barrières entre espèces – constituant un matériel génétique potentiellement utile et recyclable si nécessaire.

Plusieurs mécanismes génétiques en jeu :

mutations, duplications
de gènes, micro-ARN,
gènes sauteurs...

La rétention d'une variation génétique ancienne, en plus d'alimenter une diversification rapide chez les cichlidés, expliquerait aussi comment les mêmes caractères extrêmement spécifiques sont apparus à de nombreuses reprises dans des lignées distinctes : les résultats de nos recherches suggèrent que des caractères tels que des mâchoires asymétriques ou des lèvres proéminentes ne sont pas apparus à partir de rien à chaque fois. Au contraire, les mêmes gènes et régulateurs de gènes auraient été mis à contribution de façon répétée. Toutefois, cette hypothèse doit encore être soumise à une vérification expérimentale.

Les mécanismes génomiques que nous décrivons ici ne sont pas les seuls moteurs de l'évolution des cichlidés. Des facteurs environnementaux ont certainement eux aussi joué un rôle crucial dans l'établissement des schémas et des vitesses de diversification dans ce groupe.

Les différences dans l'étendue de la diversité des cichlidés à travers le monde soutiennent cette hypothèse : en Afrique et au Nicaragua, les radiations qui surviennent dans des lacs aux habitats plus complexes (qui présentent par conséquent davantage de niches écologiques) comportent plus d'espèces que les radiations des lacs aux habitats plus simples.

Outre la spéciation survenue lorsque les cichlidés ont développé des spécialisations alimentaires pour occuper ces niches, une diversification supplémentaire s'est aussi produite à mesure que des différences de couleur sont apparues et que les femelles ont acquis des préférences pour des teintes particulières.

Il nous reste beaucoup à apprendre, mais, maintenant que nous disposons de génomes complets, ainsi que de nouvelles techniques puissantes pour les analyser, nos connaissances vont progresser rapidement. Je pense que les mécanismes qui expliquent la rapidité de la spéciation des cichlidés continueront à faire l'objet d'une recherche intense. Nous disposerons bientôt d'une compréhension bien plus fine du langage du génome et de l'ADN, et de la façon dont il relie tous les êtres vivants en même temps qu'il les distingue les uns des autres. ■

■ BIBLIOGRAPHIE

D. Brawand *et al.*, **The genomic substrate for adaptive radiation in African cichlid fish**, *Nature*, vol. 513, pp. 375-381, 2014.

F. Henning et A. Meyer, **The evolutionary genomics of cichlid fishes : Explosive speciation and adaptation in the postgenomic era**, *Annual Review of Genomics and Human Genetics*, vol. 15, pp. 417-441, 2014.

A. Meyer et M. Stiasny, **La naissance des espèces**, *Pour la Science* n° 258, avril 1999.



explorez MARS



EXPOSITION jusqu'au 28 août 2016

® Champs-Élysées Clemenceau et Franklin-Roosevelt

En partenariat avec

