

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 *OPHTALMOTILAPIA 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



Lobochilotes labiatus

ESPÈCES DU LAC MALAWI



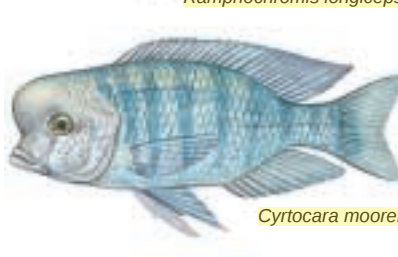
Melanochromis auratus



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.