

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 paraded 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

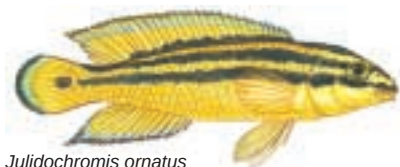
Quels liens de parenté unissent les centaines d'espèces de cichlidés ? Les études de génétique moléculaire ont confirmé de nombreuses hypothèses fondées sur l'anatomie, mais elles ont aussi, souvent, bousculé des idées établies.

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



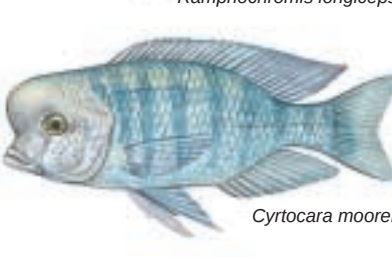
Melanochromis auratus



Pseudotropheus microstoma



Ramphochromis longiceps



Cyrtocara moorei



Placidochromis milomo

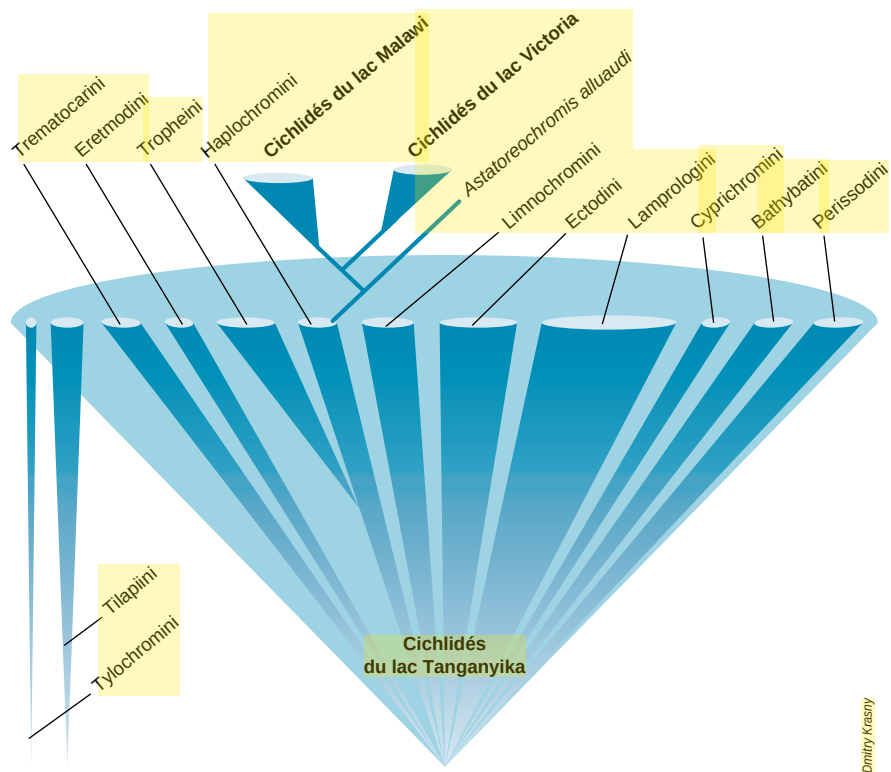
6. DES CICHLIDÉS faiblement apparentés des lacs Tanganyika et Malawi sont devenus semblables en occupant des niches écologiques similaires. Tous les cichlidés du lac Malawi sont plus étroitement apparentés entre eux qu'ils ne le sont aux cichlidés du lac Tanganyika. Les ressemblances morphologiques ne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

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.