Chapitre 6

Le vivier de Darwin et la faune ichtyologique associée

Près de Jinja, en Ouganda, le lac Victoria se déverse par un goulet d'étranglement, les chutes Ripon (aujourd'hui noyées par un barrage situé en aval), pour donner naissance au Nil Victoria. Près de 150 km en aval, les chutes Murchison constituent une barrière infranchissable qui isole le lac et le début du Nil Victoria du bassin du Nil proprement dit. En amont de cet obstacle s'est développée une faune ichtyologique originale qui est décrite dans ce chapitre, dans son état initial, antérieur aux grands impacts anthropiques (surpêche, introduction d'espèces, pollution...).

⋆

La singularité géographique et l'histoire mouvementée du bassin du lac Victoria ont façonné un écosystème original qui abrite une faune de poissons particulière puisque la faune nilotique d'origine a été, par la suite, colonisée par quelques espèces de cichlidés qui, au fil du temps, se sont prodigieusement diversifiées.

1 Contexte géographique et géomorphologique

Le bassin versant du lac Victoria reçoit quatre rivières principales : Kagera, Katonga, Mara et Nzoia (voir chapitre 5, « Les caractéristiques physiques et chimiques ») qui se répartissent tout autour du périmètre du lac. Il n'existe qu'un seul effluent, le Nil Victoria, qui s'écoule *via* un goulet d'étranglement, les Ripon Falls (aujourd'hui noyées par un barrage situé en aval), près de Jinja en Ouganda.

Lorsqu'il sort au nord du lac Victoria, le Nil traverse le lac Kyoga qui est généralement considéré comme une simple expansion, peu profonde, du fleuve. Puis il se dirige vers le nord-ouest avant de plonger au bout d'un peu plus de 150 kilomètres dans un goulet d'étranglement naturel qui force le débit du Nil dans une veine de moins de 10 mètres de large projetant les eaux sous pression 43 mètres plus bas. Ce sont les

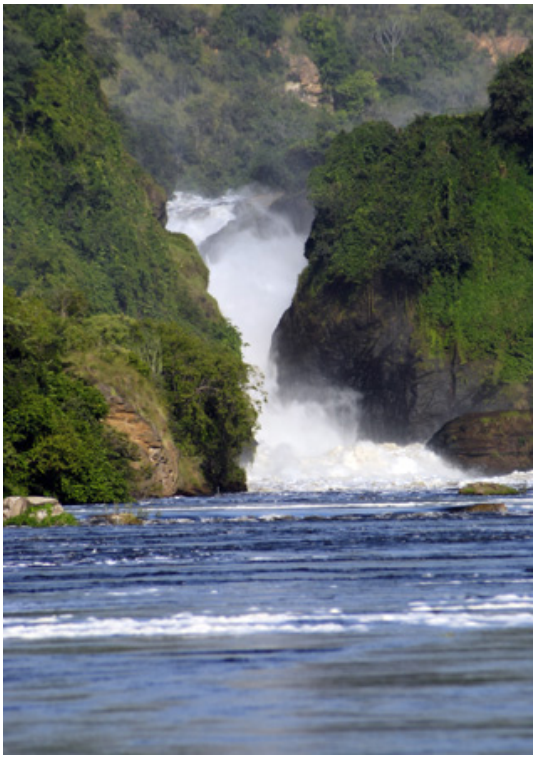


FIGURE 1 – Les chutes Murchison, Ouganda. Hautes d'environ 43 mètres, elles constituent une barrière infranchissable pour la faune aquatique située en aval, dont les poissons. De part et d'autre de ces chutes, l'ichtyofaune est très différente. Radicalement nilotique en aval, les peuplements, constitués essentiellement d'espèces endémiques, sont particuliers au lac Victoria en amont (photo © IRD / D.Paugy)

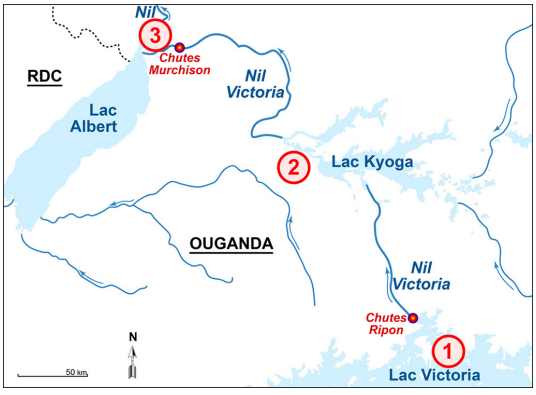


FIGURE 2 – Le Nil Victoria, seul effluent du lac Victoria est isolé du reste du bassin nilotique par la présence des chutes Murchison qui constituent une formidable barrière, infranchissable vers l'amont, pour la faune aquatique. Les chiffres 1 à 3 définissent les trois sections hydrographiques : lac Victoria (1), Nil Victoria (2) et Nil (3)

chutes Murchison [1] (figure 1) qui constituent une barrière bloquant la migration des poissons de l'aval vers l'amont, et qui isolent ainsi le bassin du lac Victoria du reste du bassin du Nil, y compris le lac Albert (figure 2).

Le lac Victoria et ses affluents constituent donc actuellement une entité relativement isolée, ce qui n'a pas toujours été le cas. Actuellement, il existe peu d'espèces communes en aval et en amont des chutes Murchinson. Néanmoins, 13 espèces (dont quatre introduites dans le lac) sont présentes à la fois dans le Nil et le lac Victoria (tableau 1). À noter également que le Nil Victoria semble servir de zone tampon puisque 8 espèces supplémentaires sont communes au Nil et au Nil Victoria et que 13 espèces additionnelles, dont la plupart sont des haplochromines, sont présentent dans le lac et le Nil Victoria.

2 Contexte biogéographique

D'un point de vue biogéographique, les lacs Victoria, Edouard, George, Kivu, Kyoga et tous leurs satellites appartiennent à la même écorégion (Thieme *et al.*, 2005). Actuellement, le lac Victoria est connecté au lac George par la Katonga puis au lac Edouard *via* le canal Kazinga. Toutefois, au niveau où la pente s'inverse sur la Katonga (voir chapitre 5, « Les caractéristiques physiques et chimiques »), il existe un important réseau de marais envahi de papyrus (95 % de la biomasse végétale) et très pauvre en oxygène ce qui rend difficile le passage et la survie des poissons. De ce fait parmi les 19 espèces d'haplochromines présentes dans le lac George, seulement deux existent également dans le lac Victoria (*Haplochromis nubilus* et *Pseudocrenilabrus multicolor victoriae*).

L'ichtyofaune du lac Kyoga est comparable, en moins riche, à celle du lac Victoria du fait de son plus faible nombre de biotopes et de sa moindre superficie.

Il existe actuellement un consensus pour dire que des populations d'haplochomines du lac Kivu seraient à l'origine de l'essaim d'espèce du lac Victoria (Elmer *et al.*, 2009) (voir § 1 de ce chapitre). Cette origine concorde avec les données géologiques connues puisque l'écoulement des eaux se faisait du lac Kivu vers le bassin du Victoria au cours du Pléistocène (2,6 Ma-12 000 BP) avant que de nouvelles activités volcaniques isolent les deux entités au cours de l'Holocène (Kendall, 1969).

Lorsque l'on considère le bassin du Nil dans son ensemble, les estimations montrent qu'il existe plus de 800 espèces de poissons (Witte *et al.*, 2009a). Toutefois (voir § 1 de ce chapitre), il faut distinguer la faune nilotique proprement dite de celle du lac Victoria.

1. Murchison est le nom, donné en 1864 par Samuel Baker, en l'honneur de Sir Roderick Murchison, alors président de la Société géographique royale britannique. On lui a donné le nom de chutes Kabarega sous le régime de Idi Amin. Ce nom est désormais invalide.

Tableau 1 - Espèces communes rencontrées (cellules grisées) dans le lac Victoria, le Nil Victoria (entre les chutes Ripon et les chutes Murchinson) et le Nil proprement dit (en aval des chutes Murchison). ** : espèces introduites dans le lac Victoria (source : Faunafri, 2013). Pour les numéros des zones hydrographiques, se reporter à la figure 2

Familles	Espèces	Nil, Nil Victoria, lac Victoria	Nil, Nil Victoria	Nil Victoria, lac Victoria
Zones hydrographiques		**1, 2, 3**	**2, 3**	**1, 2**
Alestidae	*Alestes baremoze*			
Alestidae	*Brycinus macrolepidotus*			
Alestidae	*Hydrocynus forskalii*			
Alestidae	*Hydrocynus vittatus*			
Auchenoglanididae	*Auchenoglanis occidentalis*			
Bagridae	*Bagrus bajad*			
Bagridae	*Bagrus docmak*			
Cichlidae	*Astatotilapia alluaudi*			
Cichlidae	*Astatotilapia bloyeti*			
Cichlidae	*Haplochromis* spp.			
Cichlidae	*Oreochromis niloticus* **			
Cichlidae	*Sarotherodon galilaeus* **			
Cichlidae	*Coptodon zillii* **			
Clariidae	*Clarias anguillaris*			
Clariidae	*Clarias gariepinus*			
Cyprinidae	*Labeobarbus altianalis*			
Cyprinidae	*Rastrineobola argentea*			
Latidae	*Lates niloticus* **			
Mastacembelidae	*Mastacembelus frenatus*			
Mochokidae	*Synodontis frontosus*			
Mormyridae	*Mormyrus kannume*			
Mormyridae	*Pollimyrus nigricans*			
Mormyridae	*Pollimyrus petherici*			
Poeciliidae	*Micropanchax loati*			
Schilbeidae	*Schilbe intermedius*			
Schilbeidae	*Schilbe mystus*			
Nombre d'espèces communes		**13**	**8**	**13**

3 La faune ichtyologique du Nil et du lac Victoria

Les espèces du Nil sont, de manière générale, très proches de celles que l'on rencontre dans toute la région soudanienne (Tchad, Niger, Volta, Sénégal, Ouémé...). Si on ne considère que le Nil proprement dit, 128 espèces sont actuellement recensées, parmi lesquelles 26 peuvent être considérées comme endémiques (Witte *et al.*, 2009a). Les familles de poissons nilotiques (27), sont beaucoup plus diversifiées que dans les lacs où leur nombre n'excède pas 12. De même ces familles sont souvent très différemment représentées (tableau 2). Hormis les *Haplochromis*, une cinquantaine d'espèces d'affinité nilotique existent ou ont existé dans la cuvette victorienne proprement dite.

Tableau 2 - Nombre d'espèces recensées chez quelques familles du Nil et du lac Victoria (source : Witte *el al.*, 2009a). On note que les Cichlidae sont les plus abondants dans le lac Victoria, alors que les autres familles sont plus diversifiées dans le Nil

Familles	Nil	Lac Victoria
Mormyridae	**15**	7
Alestidae	**8**	2
Cyprinidae	**25**	17
Claroteidae	**5**	0
Schilbeidae	**5**	1
Mochokidae	**15**	2
Cichlidae	10	**± 500**

Les rivières qui alimentent le lac ont presque toutes sensiblement la même ichtyofaune. On rencontre un peu plus de 60 espèces, dont les trois quarts existent également dans le lac Victoria. Le contraste faunistique entre le lac et ses affluents résulte de deux principales différences :

- il n'existe pas, dans le lac, d'espèces rhéophiles [2] ou d'espèces annuelles telles que certains killies [3] ;
- il existe environ 500 espèces d'haplochromines dans le lac, alors qu'il n'en existe qu'une petite dizaine dans les affluents (figure 3).

4 Les espèces non *Haplochromis* du lac Victoria

Avant les années 1980, on dénombrait 48 espèces n'appartenant pas au genre *Haplochromis*, dont 8 étaient endémiques du bassin du lac Victoria. Parmi les plus emblé-

2. Espèce rhéophile : il s'agit d'une espèce qui habite les zones de courant.

3. *Killi* : nom qui désigne l'ensemble des poissons cyprinodontiformes. C'est un nom issu du vieil hollandais *kil* pour petit ruisseau. Le nom *killi* (ou *killifish*) a été donné, par extension, à certains petits poissons qui vivent dans les petits ruisseaux. En Afrique, il existe quatre familles de *killies* : *Aplocheiliidae*, *Cyprinodontidae*, *Nothobranchidae* et *Poeceliidae*.



FIGURE 3 – Proportion relative des cichlidés et des autres familles dans le lac Victoria et dans les affluents périphériques. On note les très importantes différences qui existent entre le milieu lacustre et le milieu fluvial. La plus importante proportion de cichlidés rencontrée dans le bassin de la Kagera provient certainement de l'existence de nombreux lacs satellites où se maintiennent quelques espèces d'haplochromines absents des zones courantes (sources : De Vos *et al.*, 2001 ; Eccles, 1992 ; Faunafri, 2013 ; Seegers *et al.*, 2003)

tiques, en raison de leur qualité gustative, il y avait les deux Cichlidae : *Oreochromis esculentus* et *O. variabilis*. Mais le choix des pêcheurs se portaient également sur les *Labeo*, les poissons-chats et quelques autres espèces (tableau 3).

Tableau 3 - Proportions (en %) des différentes espèces observées dans les captures effectuées à l'aide de filets maillants en 1957. À cette époque, les espèces introduites n'ont encore aucune incidence dans les prises (source LVFS repris dans Balirwa *et al.*, 2003)

Espèce	Nom vernaculaire	Kenya	Ouganda	Tanzanie
Oreochromis esculentus	ngege	46,7	52,5	18,0
Oreochromis variabilis	mbiru	14,9	20,2	3,9
Haplochromines	nkeje	2,6	1,9	12,7
Labeo victorianus	ningu	14,7	2,4	31,9
Bagrus docmak	hongwe	8,0	9,0	15,9
Labeobarbus altianalis radcliffi	kuyu	1,5	1,3	0,5
Mormyrus spp.	domo-domo	6,0	3,7	3,3
Clarias gariepinus	mumi ou kambale	1,5	1,8	0,9
Schilbe intermedius		2,4	0,2	4,7
Brycinus jacksonii	nsoga	1,1	5,8	2,6
Synodontis spp.*		0,1	0,2	4,8
Protopterus aethiopicus	mamba	0,5	1,0	0,5

**S. victorianus* (gogogo), *S. afrofisheri* (ngere)

Les 48 espèces appartiennent à 12 familles, ce qui est nettement plus faible que dans le Nil (voir § 3, « La faune ichtyologique du Nil et du lac Victoria »). Depuis les années 1980, la richesse spécifique s'est encore affaiblie et l'on peut considérer que certaines espèces ont disparu dans le lac. C'est le cas, en particulier, des deux *Oreochromis* et des *Labeo*, dont la surexploitation au cours de la première moitié du XX^{e} siècle a été clairement démontrée (Witte *et al.*, 2009b).

Mais bien évidemment, ce sont les *Haplochromis* endémiques qui constituent l'originalité la plus connue et la plus médiatisée de la faune ichtyologique du lac.

5 Les Haplochromines du lac Victoria : le vivier de Darwin

Malgré sa « jeunesse » le lac (environ 400 000 ans) abrite environ 500 espèces de petits cichlidés endémiques [4], soit moins que le lac Malawi (environ 800 espèces), mais plus que le lac Tanganyika (environ 300 espèces). Bien qu'aucune espèce ne soit commune à chacun de ces trois ensembles, elles semblent néanmoins avoir une origine, voire une histoire évolutive commune, comme le suggèrent plusieurs travaux.

À la fin des années 1950, un peu moins de 60 espèces étaient connues, soit à peine plus du tiers des 184 espèces actuellement décrites (figure 4). Dans la publication de synthèse la plus récente concernant l'ichtyofaune du lac Victoria, il est précisé que le nombre d'haplochromines est d'environ 500 (Witte *et al.*, 2013). Nous sommes donc loin des 184 espèces décrites. En fait, de nombreux scientifiques désignent les espèces distinctes en leur donnant des noms ou des numéros. Il en est des centaines ainsi, mais comme leur description n'a pas été réglementairement publiée, elles ne peuvent être recensées parmi les espèces décrites. C'est pour cette raison que l'on ne peut prendre en compte qu'une estimation du nombre réel d'espèces.

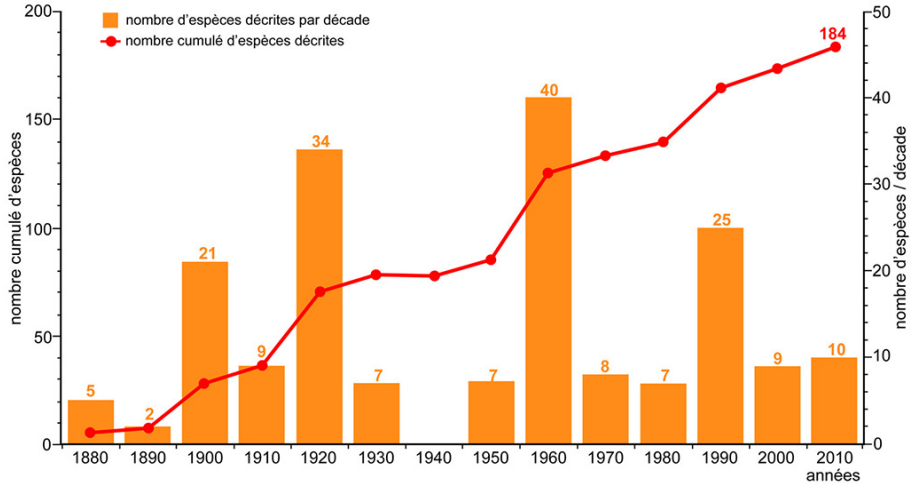


Figure 4 – Nombre d'espèces d'haplochromines décrites (source : FishBase). Nombre décrites par décade (histogramme orangé) et nombre cumulé d'espèces décrites (courbe rouge)

4. Cette estimation concerne l'ensemble du bassin du lac Victoria qui comprend les lacs : Victoria, Edouard / George et Albert.

Les haplochomines, sont des poissons connus des aquariophiles en raison de leur diversité et de leurs couleurs chatoyantes. Pour les scientifiques, ils représentent un modèle biologique unique car ils constituent un extraordinaire phénomène de radiation adaptative. On entend par là, le phénomène qui conduit, sur une période relativement courte, à l'apparition d'espèces très diversifiées à partir d'un ancêtre commun. Malgré leur diversité, leur multitude et la variabilité de leurs traits de vie, ces peuplements de cichlidés sont fragiles et très menacés par les changements écologiques de leur environnement. On comprend pourquoi les scientifiques multiplient les recherches dans ces grands lacs où l'on observe, dit-on, « l'évolution en action ».

5.1 À la recherche des ancêtres : une histoire étonnante

L'histoire commence il y a plusieurs millions ou dizaines de millions d'années lorsque les grands lacs ou proto-lacs de la vallée du Rift ont commencé à se former (voir chapitre 2, « Origine et genèse d'un grand lac tropical »).

Dans les grands lacs de la vallée du Rift, la plupart des cichlidés endémiques appartiennent au groupe des haplochromines. Pour l'ensemble de ces espèces, et notamment celles du Victoria, on parle généralement de super essaim (ou super foule) par analogie au « *super flock* » des Anglo-Saxons (voir dans ce chapitre encadré « Les essaims d'espèces »). Les quelques 1 800 espèces actuelles existant dans les lacs d'Afrique de l'Est seraient toutes issues de lignées primitives de cichlidés fluviaux originaires de l'ouest de la vallée du Rift. Elles auraient d'abord colonisé de manière indépendante le lac Tanganyika, il y a environ 3 Ma. Plus tard, certaines de ces lignées auraient quitté le Tanganyika pour coloniser les autres lacs où à leur tour, elles se seraient différenciées ; c'est l'hypothèse dite « *Out of Tanganyika* » (figure 5).

Une question est longtemps restée en suspens : le groupe des haplochromines, moins représenté dans le lac Tanganyika, mais très abondant dans les lacs Malawi et Victoria, a-t-il d'abord évolué dans le lac Tanganyika avant de se disperser ou bien s'est-il différencié ultérieurement ? Les études les plus récentes suggèrent la seconde hypothèse : les lignées qui ont initialement colonisé le lac Tanganyika possédaient leur propre diversité génétique et c'est ce potentiel qui se serait révélé ultérieurement dans chacun des autres lacs (Genner *et al.*, 2007).

L'âge de l'origine des haplochromines du lac Victoria a depuis longtemps intéressé les scientifiques. Dans un premier temps, certains auteurs, la plupart physiciens, affirment que le lac Victoria s'est totalement asséché il y a environ 16 000 à 14 000 années. Les espèces de poissons actuelles ne se seraient donc diversifiées qu'après la remise en eau du lac. Certains biologistes admettent ce scénario, mais beaucoup d'autres estiment que ce laps de temps est en totale contradiction avec la réalité biologique et qu'il est impossible qu'autant d'espèces (environ 500) se soient différenciées en si peu de temps (environ 14 000 ans) à partir d'une ou quelques espèces ancestrales.

Une hypothèse moins radicale a ensuite été émise. Si effectivement le lac s'est asséché, une zone marécageuse, vraisemblablement morcelée, aurait néanmoins subsisté. Peu profonde mais assez vaste, elle aurait pu servir de zone refuge à la plupart des espèces. Cependant, les géophysiciens, même s'ils admettent cette possibilité, estiment que les

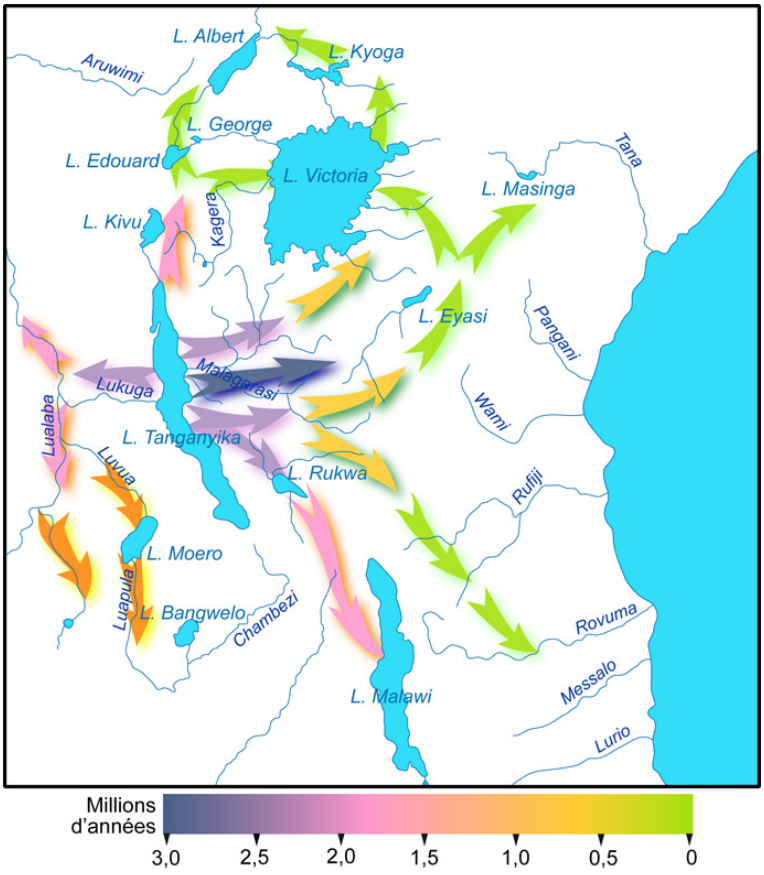


FIGURE 5 – Scénario « *Out of Tanganyika* » montrant les chemins présumés suivis par les différentes lignées primitives depuis le lac Tanganyika (la couleur des flèches correspond aux dates de l'échelle de temps) (adapté d'après Salzburger *et al.*, 2005)

conditions physico-chimiques prévalant alors, étaient incompatibles avec la coexistence de nombreuses espèces (Stager *et al.*, 2004) [5].

Ce débat entre les partisans des deux scénarios est encore d'actualité. Toutefois, certaines études plus récentes (Elmer *et al.*, 2009) suggèrent un nouveau scénario : le lac Victoria aurait été recolonisé par des haplochromines provenant du lac Kivu après la remise en eau du lac Victoria il y a environ 14 000 ans (Verheyen *et al.*, 2003). En effet, auparavant, l'écoulement des eaux se faisait du lac Kivu vers le bassin du Victoria au cours du Pléistocène (2,6 Ma – 12 000 BP) avant que des activités volcaniques du massif des Virunga bloquent l'exutoire du Kivu et isolent les deux entités il y a 14 000 à 11 000 années (Pouclet, 1978) ou 25 000 à 12 000 années (Beadle, 1981) (figure 6).

5. « Ces conditions n'auraient permis qu'à très peu d'haplochromines de coexister [...]. Il est donc peu probable qu'une foule d'espèces adaptée à des conditions lacustres ait survécu au tarissement du bassin du lac Victoria. » (*In Sciences*, 304 : 963b).

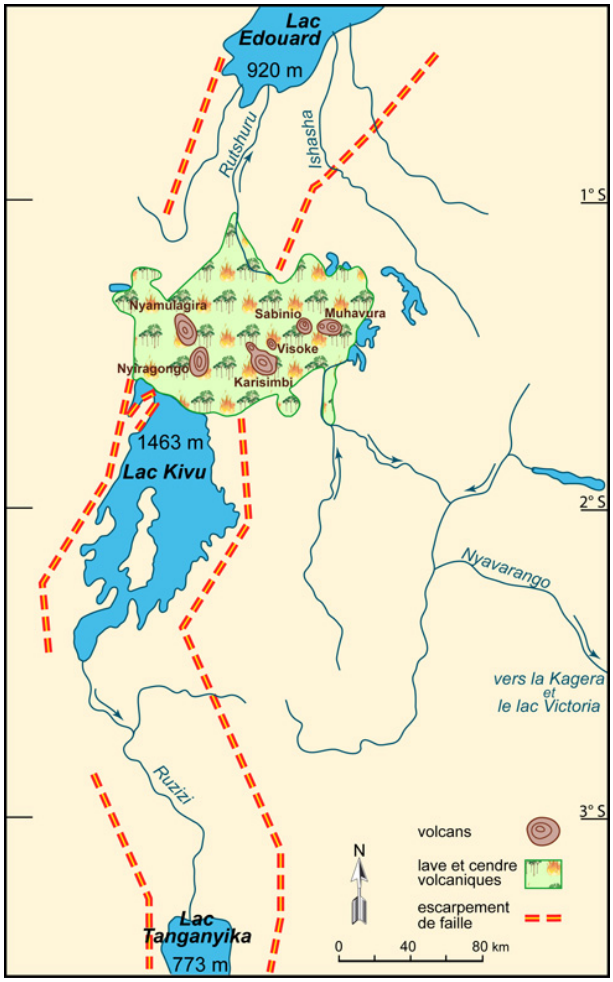


FIGURE 6 – Le lac Kivu se situe à une altitude plus élevée que les autres lacs de la région. Longtemps, ses eaux se sont écoulées vers les lacs Édouard, George et Victoria. Puis au cours du pléistocène supérieur, les activités volcaniques du massif des Virunga ont formé un bouchon (laves et cendres représentées en vert sur le schéma) empêchant l'écoulement vers le nord. Depuis, les eaux du lac Kivu se déversent dans le lac Tanganyika par la Ruzizi (schéma modifié d'après Beadle, 1981)

Les arguments en faveur de cette hypothèse sont les suivants :

- Actuellement, les populations et les espèces des différents bassins de la région ont leur propre signature allélique (excepté Nil / lac Kyoga et lac Victoria) [6]. Cependant, la différentiation génétique entre les espèces du lac Kivu et de

6. Des espèces ou des populations génétiquement bien différenciées les unes des autres ont chacune un patrimoine génétique, ou signature allélique, qui leur est propre. Cela signifie ici que les populations des lacs Victoria et Kyoga et du Nil, qui ont une signature allélique proche, ont un patrimoine génétique commun qui les différencie des populations des autres écosystèmes. Des espèces ou populations génétiquement proches ont des signatures alléliques proches ou identiques. Inversement des espèces ou populations génétiquement différenciées ont des signatures alléliques différentes.

l'ensemble du bassin du Victoria est faible ou modérée. Cela suggère que les populations du lac Kivu pourraient être à l'origine de l'essaim d'espèces du bassin lac Victoria, d'autant que ceux-ci présentent, dans leur génome, une forte proportion d'allèles dérivés des espèces du lac Kivu.

- Une introgression [7] de gènes originaires du lac Kivu se serait produite sur le pool de gènes des espèces du Victoria et non l'inverse. Cela confirme la direction historique de la migration évoquée plus haut, d'autant que les données géologiques concordent avec cette hypothèse. Les études génétiques (Elmer *et al.*, 2009) ont montré que l'ancêtre commun le plus récent à l'origine de la radiation de lac Victoria aurait vécu il y a environ 3 à 4 Ma. La diversification des haplochromines serait donc bien antérieure à l'asséchement du Pléistocène.

En conclusion, selon le scénario actuel le plus partagé, l'histoire évolutive complexe des haplochromines du lac Victoria aurait commencé bien avant la période aride qui a touché le bassin du Victoria. L'ensemble des études moléculaires s'accordent pour affirmer que les lignées génétiques, et donc les espèces, ont au moins 100 000 années (Verheyen *et al.*, 2003 et 2004). Cette histoire aurait pu se dérouler au moins en partie en dehors du bassin du lac Victoria, peut-être dans le lac Kivu (figure 7).

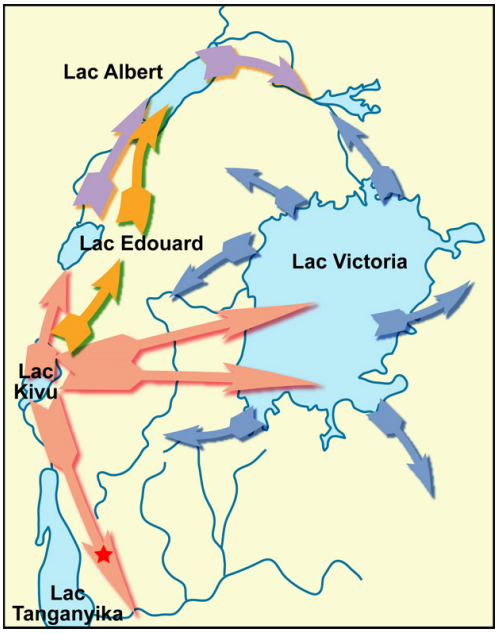


FIGURE 7 – Possible scénario des chemins par lesquels les haplochromines ont colonisé la région du lac Victoria à partir du lac Kivu. L'astérisque dans la flèche du bas se réfère à deux haplochromines de la région du lac Rukwa (schéma adapté d'après Verheyen *et al.*, 2003)

7. En génétique, une introgression désigne une dispersion naturelle des gènes d'une espèce, à l'intérieur du pool génétique d'une autre espèce, génétiquement assez proche, par hybridation interspécifique, suivie éventuellement de plusieurs rétrocroisements avec le parent local.

5.2 Diversification des espèces et occupation des niches

Les mécanismes qui permettent d'expliquer la grande diversité des espèces sont nombreux et variés. Dans le cas des cichlidés, et des haplochromines en particulier, un faible nombre de gènes contrôlent les caractères morphologiques, notamment la forme de la tête et plus particulièrement celle de la mâchoire (Albertson *et al.*, 2003).

Pendant longtemps, on a pensé que la différenciation des espèces était associée à une séparation géographique, selon le principe de la spéciation dite allopatrique [8]. Ce type de spéciation reste l'un des piliers de l'évolution. Mais il ne peut être invoqué pour expliquer le super essaim d'espèces que l'on trouve en Afrique de l'est et dans le lac Victoria :

- il est difficile d'imaginer que la fragmentation du lac lors de la sècheresse qui a prévalu entre 16 000 et 14 000 ans, puis l'homogénéisation du milieu lacustre suite à la remise en eau, aient pu engendrer 500 espèces différentes ;
- l'occupation des nombreuses niches, alimentation et habitat, par de très nombreuses espèces différentes ne peut pas s'expliquer par le seul fractionnement du pool génique ;
- les lacs satellites du Victoria sont généralement peu profonds et leurs habitats sont peu variés. Ils sont plutôt marécageux et envahis par les papyrus. Il est donc peu vraisemblable que des espèces lithophiles [9], comme c'est le cas pour la majorité de celles du lac Victoria soient issues de tels milieux ;
- enfin, l'exceptionnel taux régional d'endémisme atteint par les espèces lithophiles ne peut être corrélé à la présence d'anciens lacs satellites.

Les recherches menées sur les poissons des grands lacs africains incitent à penser que les espèces ont évolué dans le même milieu, sans barrières géographiques apparentes. On parle alors de spéciation sympatrique. Reste à comprendre pourquoi des espèces se différencient alors que les membres de la population ont, en théorie, la possibilité de se reproduire entre eux ?

Plusieurs facteurs jouent, en réalité, un rôle de barrière. Il ne s'agit pas d'un obstacle physique à proprement parler, mais d'un isolement lié au comportement (habitat par exemple), à la physiologie (vision par exemple), à l'écologie (alimentation...) ou à l'éthologie (comportement reproducteur) des différentes espèces.

5.2.1 Les comportements territoriaux et le partage des niches

Chez les cichlidés des grands lacs on distingue, selon les lieux, 10 à 15 types différents de régimes. Alors pourquoi tant d'espèces, et pourquoi ne se sont-elles pas concurrentes ?

Au-delà de l'éternel exemple des pinsons de Darwin, prenons le cas également bien connu des vautours africains. Lorsque hyènes et chacals, rassasiés, s'en sont allés, il ne reste guère que des lambeaux d'une carcasse décharnée pour six espèces de

8. On dit que deux espèces sont allopatriques lorsqu'elles sont isolées géographiquement. Elles n'ont donc aucune chance de se trouver en présence. À l'inverse deux espèces sympatriques ne sont pas isolées géographiquement et ont donc la possibilité de se rencontrer.

9. Un organisme lithophile vit dans un biotope rocheux ou pierreux.

vautours qui devront bien s'en contenter (figure 8). S'instaure alors une hiérarchie et une organisation qui vont permettre à chacun d'y trouver son avantage et de jouer son rôle (Goldschmidt, 2003) :

- les vautours du genre *Gyps*, vautour africain (*G. africanus*) et vautour de Rüppell (*G. rueppellii*) arrivent en premier. Leur cou long et dénudé est idéal pour plonger dans la carcasse et leur bec est parfaitement adapté pour arracher de gros morceaux de chair ;
- puis ce sont le vautour à tête blanche (*Trigonoceps occipitalis*) et le vautour oricou (*Torgos tracheliotus*) qui interviennent car ils ont la possibilité d'arracher les lambeaux de chair et de peau restant grâce à leur bec très tranchant ;
- lorsqu'il ne reste plus que quelques débris de chair sur la carcasse, interviennent enfin deux plus petites espèces, le vautour moine (*Aegypius monachus*) et le vautour charognard (*Necrosyrtes monachus*), dont le bec très fin leur permet de nettoyer entièrement le squelette.

Nous avons là l'exemple de six espèces qui vivent de la même source de nourriture, mais dont le comportement et la morphologie spécialisés leur permettent de traiter différentes parties de la carcasse. Donc, bien qu'ayant le même régime « charognard », leur comportement leur évite d'être réellement concurrents.

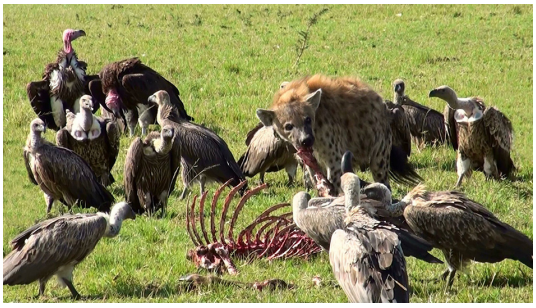


Figure 8 – Après que les hyènes aient terminé leur festin, plusieurs espèces de vautours (ici des *Gyps* et des oricous) se partagent les restes d'une carcasse où ne subsistent que les os et quelques lambeaux de chair. Parc national du Masai Mara, Kenya (© Roger Smith)

Dans le lac Victoria, Tijs Goldschmidt a montré qu'à une échelle un peu différente, les haplochromines n'étaient pas répartis uniformément dans le golfe de Mwanza en Tanzanie. Par exemple, il s'est intéressé à une quinzaine d'espèces de mangeurs de plancton. Il a ainsi pu monter qu'une espèce séjourne exclusivement au-dessus des fonds sableux tandis que d'autres préfèrent les fonds vaseux, mais se répartissent selon un gradient spatial vertical et horizontal de la surface au fond. Certaines espèces se trouvent dans les baies abritées, d'autres au large où l'action du vent est plus sensible. Qui plus est, certaines espèces descendent vers le fond le matin, puis remontent en surface après le coucher du soleil en suivant leurs proies qui effectuent cette même migration nycthémérale. Cette complexité comportementale permet à chacune des espèces de combiner à son profit sa préférence alimentaire, son habitat et sa technique d'approvisionnement. Ces espèces sont donc, en réalité, très isolées et peu concurrentes lorsque l'on combine leur préférence.

Les haplochromines sont généralement sédentaires et restent inféodés à un environnement très restreint, spécifique à chaque espèce (nature du substrat, luminosité, profondeur...). On a montré que la plupart des espèces lithophiles sont susceptibles de passer leur vie entière, de la fécondation à la mort, dans les habitats rocheux auxquels ils demeurent inféodés. Généralement, les zones rocheuses sont séparées les unes des autres par des zones sableuses ou vaseuses et par de grands espaces pélagiques. En fait, pour ces poissons territoriaux chaque biotope rocheux est isolé et constitue une île qu'ils ne peuvent quitter. Compte-tenu de ce comportement très sédentaire, les espèces des différents massifs rocheux ne se mélangent donc pas. Dans cet exemple, il n'y a pas de différenciation marquée des régimes alimentaires, et c'est bien le comportement sédentaire qui semble être à l'origine de la spéciation.

5.2.2 Le contrôle par les signaux visuels

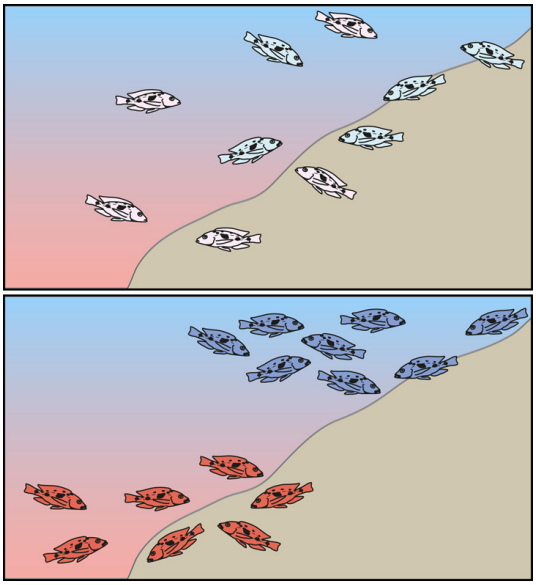


FIGURE 9 – En haut : dans les couches d'eau supérieures, la sensibilité à la lumière bleue et à la coloration bleue est favorisée. À l'inverse, dans les couches d'eau profondes, c'est la sensibilité à la lumière rouge et à la coloration rouge qui prédomine. En bas : après plusieurs générations, les deux parties de la population ont divergé. Les mâles bleus qui nagent dans les eaux les plus profondes ne trouvent plus de partenaires. Il en est de même pour les mâles rouges qui circulent dans les parties supérieures de la masse d'eau. En effet, les femelles préfèrent les mâles dont la coloration correspond à leur propre zone de sensibilité visuelle. Cette barrière visuelle qui contribue à l'isolement génétique des formes est, entre autres, une des causes de la spéciation (redessiné d'après la source : http ://evolution.berkeley.edu/evolibrary/news/090301_cichlidspeciation)

Certaines femelles « choisissent » les mâles d'une certaine couleur plutôt que d'une autre (Seehausen *et al.*, 2008). Par exemple, les femelles que l'on nommera à polarité visuelle rouge seront attirées par des mâles rouges, les femelles à polarité visuelle bleue se rapprocheront de mâles bleus. Ce « choix » des femelles est généralement fonction de la profondeur de leur habitat (figure 9). Les grands lacs contiennent en effet de nombreux environnements visuels et, lorsque l'on part du bord pour aller vers

les eaux plus profondes, le rouge devient de plus en plus dominant dans le spectre visuel. L'isolement physique de certaines formes à différentes strates contribue donc à un isolement génétique et favorise ainsi la formation de nouvelles espèces.

D'autres études ont montré que la forme des ocelles des mâles, sur la nageoire anale, est un critère de reconnaissance sexuelle, pour les femelles, d'un partenaire de la même espèce (figure 10).

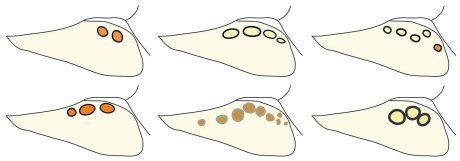


FIGURE 10 – Les ocelles en forme d'œuf, que les haplochromines mâles arborent sur leur nageoire anale, jouent un rôle particulièrement important (ici quelques exemples schématisés). Leur formes, leurs nombres et leurs couleurs semblent spécifiques et permettent aux différentes espèces de se « reconnaître ». Au cours de la parade nuptiale, les mâles utilisent ces leurres très visibles pour attirer les femelles et maximiser ainsi les réussites de fécondation en minimisant l'hybridation. En contrepartie, on pense que ces leurres très visibles peuvent favoriser la perception par les prédateurs. Les mâles « doivent » alors trouver un compromis « être reconnus par les femelles sans être repérés par les prédateurs »

Compte tenu de l'importance des signaux de reconnaissance visuelle, on comprend le problème que pose l'accroissement de la turbidité dans le lac Victoria, qui fait perdre aux poissons leurs repères visuels et la base même de la reconnaissance entre partenaires.

5.2.3 La diversification des régimes alimentaires

La diversification des régimes alimentaires est également un facteur qui explique aussi la grande diversité des petits cichlidés. Alors que leurs ancêtres, d'origine fluviale, étaient vraisemblablement de type généraliste, diverses populations se sont spécialisées afin d'utiliser au mieux les ressources alimentaires disponibles dans les nombreux biotopes lacustres (figure 11). Il en a résulté une large gamme de régimes alimentaires, qui s'est accompagnée d'un certain nombre d'adaptations morphologiques au type de nourriture et à son mode de préhension. Elles ont été rendues possibles grâce à l'extraordinaire plasticité du crâne et surtout de la mâchoire des haplochromines et au faible nombre de gènes mis en jeu. Simultanément, des adaptations écologiques et comportementales se sont développées.

Comme nous l'avons vu dans l'exemple des vautours, les niveaux trophiques ne sont pas les seuls en cause puisque et l'on n'en compte guère plus d'une dizaine chez les haplochromines. En revanche, au sein de chaque niveau, les groupes trophiques peuvent être très nombreux et au sein de chacun d'eux le nombre d'espèces d'haplochromines exceptionnellement élevé. Si l'on considère, par exemple, le cas des prédateurs, on observe une « inventivité » tout à fait extraordinaire car, outre les piscivores *stricto sensu*, il existe également des mangeurs d'écailles, des mangeurs de nageoires, des pédophages [10]. Ici, le niveau trophique est identique, mais la partie ou le stade du poisson ingéré n'est pas le même.

10. Une espèce pédophage se nourrit exclusivement d'alevins ou de juvéniles.

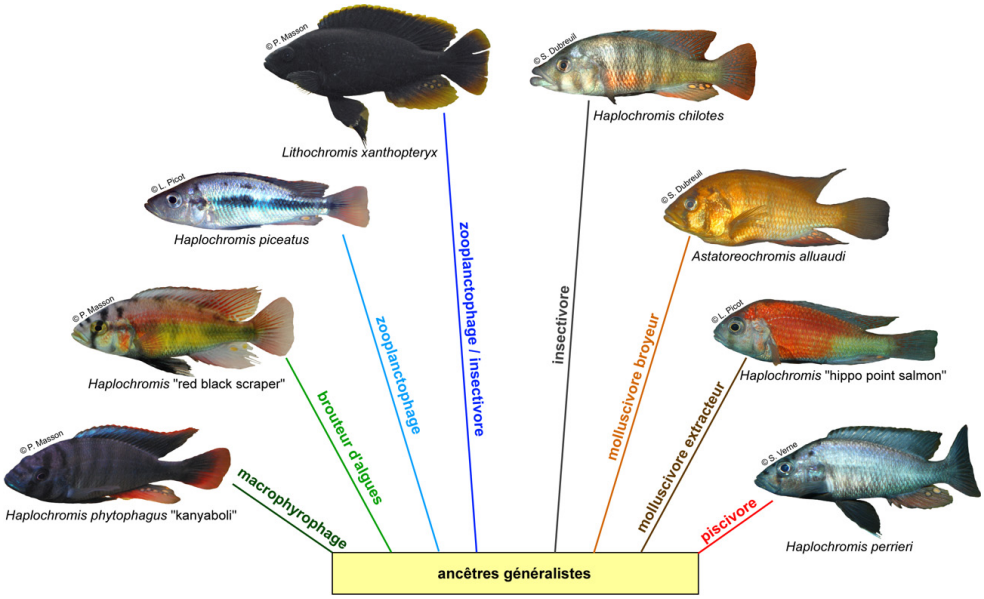


FIGURE 11 – À partir d'ancêtres certainement généralistes, le régime alimentaire des haplochromines s'est peu à peu diversifié en fonction des niches et des ressources alimentaires disponibles dans le lac. Ici nous donnons quelques exemples. À noter que le piscivore *H. perrieri* semble avoir disparu dans le milieu naturel

Au même niveau trophique, il existe bien d'autres spécialistes. Ainsi chez les mangeurs de mollusques, on en trouve qui avalent et broient les coquilles grâce à leurs os pharyngiens et d'autres qui décortiquent les coquilles avant de n'avaler que les parties molles. De même, la place où les espèces trouvent leur nourriture est très spécialisée. Parmi les brouteurs d'algues, on en trouve qui ne se servent que sur les rochers ou les pierres et d'autres qui ne broutent que sur les plantes.

5.2.4 Des stratégies de reproduction poussées à l'extrême

La majorité des haplochromines pratiquent l'incubation buccale, c'est-à-dire que les œufs puis les larves se développent à l'intérieur de la cavité buccale d'un des parents, le plus souvent la mère (Duponchelle *et al.*, 2008). Les œufs sont en général pondus dans un nid (un trou ou une excavation dans le substrat que le mâle aura nettoyé), puis fécondés avant d'être pris en bouche par le parent incubateur. Chez certaines espèces vivant en surface, la ponte a lieu en pleine eau. Dans ce cas, la mère récupère immédiatement les œufs dans sa bouche et va chercher le sperme à la papille génitale du mâle (fécondation intra-buccale).

En colonisant le milieu pélagique et dans une moindre mesure les milieux rocheux, les espèces ont réduit leur fécondité, mais ont augmenté la taille de leurs œufs. La fécondité des poissons et le diamètre des ovocytes diffèrent significativement d'un milieu à l'autre. Ainsi, les cichlidés pélagiques pondent, en moyenne, des œufs significative-

ment plus gros, mais jusqu'à 10 fois moins que les espèces benthiques. Les cichlidés des milieux rocheux affichent généralement des caractéristiques intermédiaires.

Lorsqu'ils sont issus d'œufs de plus grosse taille, les juvéniles sont plus rapidement aptes à trouver leur nourriture et échapper aux prédateurs. De plus, ils supportent mieux d'éventuels jeûnes prolongés. Cette généralisation de l'augmentation de la durée d'incubation et de la durée de protection des jeunes, semblent être des adaptations qui visent toutes à optimiser la survie de la descendance.

5.2.5 Introgression[11] *et hybridation*

Les conclusions des différentes analyses phylogénétiques concernant les différentes lignées fluviales qui seraient à l'origine des haplochromines actuels donnent des résultats très surprenants (Schwarzer *et al.*, 2012). Ainsi certains haplotypes[12] (ADN mitochondrial) étroitement apparentés existent dans des bassins répartis sur des milliers de kilomètres alors que certaines espèces proches sont caractérisées par des haplotypes radicalement divergents. Ceci ne peut s'expliquer que par des phénomènes répétés d'introgression. Ainsi, lors d'évènements tectoniques ayant mis en relation différents bassins, certaines espèces se seraient hybridées engendrant le passage de l'une à l'autre d'ADN mitochondrial. C'est ce qui expliquerait que certaines espèces non apparentées puissent alors partager le même ADN mitochondrial. Ces introgressions ne se sont pas produites à petite échelle mais semblent s'être massivement répétées sur l'ensemble de l'aire de répartition des haplochromines.

Ces hybridations anciennes (fin du Miocène ou début du Pliocène, entre environ 2,4 et 15,2 Ma) sont parfois opposées à celles qui peuvent être observées actuellement, notamment en raison de la turbidité des eaux du le lac Victoria. Évidemment, lorsque les espèces hybrides sont stériles, l'hybridation constitue une impasse évolutive. De même, dans un environnement stable, les hybrides, en compétition avec les espèces bien établies, peuvent être désavantagés et disparaître. Mais dans un environnement instable, grâce aux combinaisons et aux recombinaisons existant dans leur génome, ces hybrides peuvent en fait être plus en mesure de s'adapter à l'évolution des conditions environnementales, puisque, potentiellement, ils possèdent, plus de « flexibilité » de réponse que les des espèces bien établies (Crapon de Caprona & Fritzsch, 1984). Actuellement, de plus en plus d'auteurs estiment d'ailleurs que lorsque les espèces sont génétiquement voisines, l'hybridation, source de variation génétique, favorise des nouveautés fonctionnelles et, à terme, l'apparition de nouvelles espèces (Seehausen, 2008).

*5.2.6 Les communautés d'*Haplochromis *du lac Victoria*

Les premiers travaux avaient suggéré une distribution sensiblement uniforme des cichlidés, ce qui contrastait avec les observations faites dans les lacs Malawi et Tanganyika (Goldschmidt, 2003). Mais au début des années 1980, les travaux du HEST

11. En génétique, une introgression désigne une dispersion naturelle des gènes d'une espèce, à l'intérieur du pool génétique d'une autre espèce, génétiquement assez proche par hybridation interspécifique, suivie éventuellement de plusieurs rétrocroisements avec le parent local.

12. Haplotype : ensemble de gènes situés sur un même chromosome habituellement transmis ensemble à la génération suivante. Ces gènes sont dits génétiquement liés.

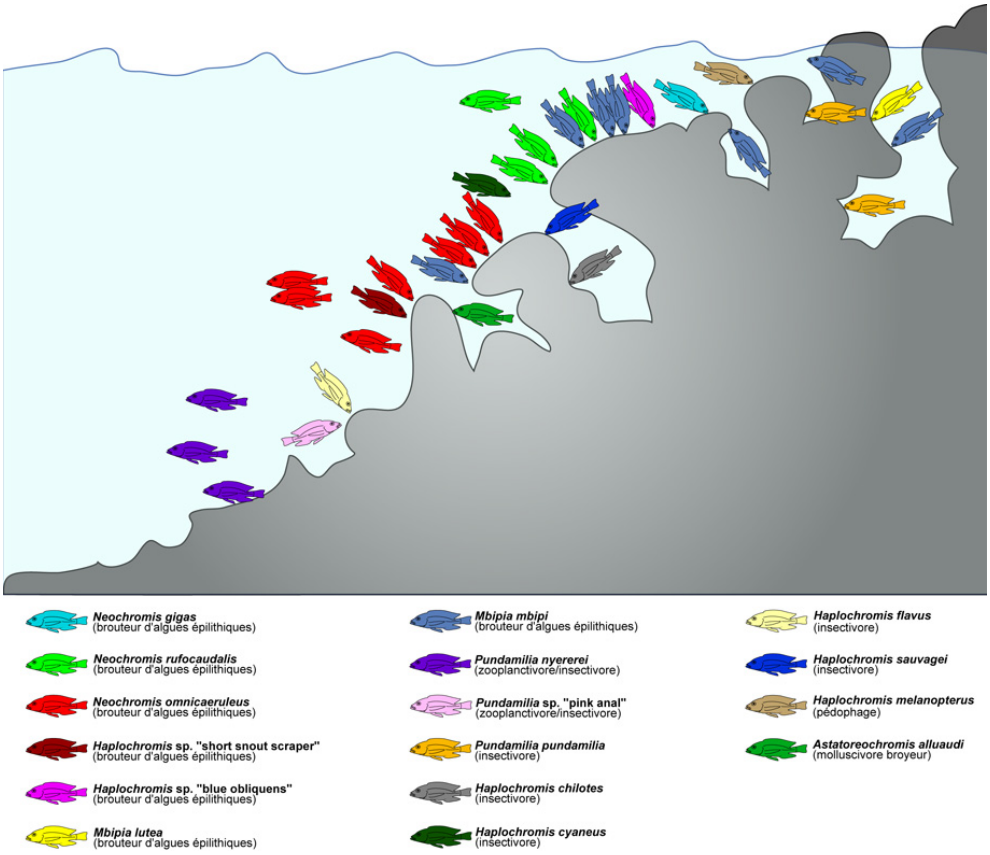


FIGURE 12 – Image schématique d'une communauté d'haplochromines dans la zone rocheuse de Mkobe Island (Speke Gulf) au large de Mwanza, Tanzanie. Les noms d'espèces ont été réactualisés depuis la parution du document original (adapté d'après Seehausen, 1996)

(voir chapitre 4, « Un siècle de recherche sur le lac Victoria ») ont montré que la plupart des haplochromines ont, en réalité, des distributions bien spécifiques, notamment en fonction de la profondeur et du substrat, et que beaucoup d'espèces ont une distribution géographique assez limitée.

Le lac Victoria est beaucoup moins profond que les lacs Tanganyika et Malawi. En outre, il est stratifié, avec une thermocline située entre 7 et 10 m en saison des pluies (voir chapitre 5, « Les caractéristiques physiques et chimiques »). De ce fait, la distinction entre communautés littorale et pélagique n'est pas aussi nette que dans les lacs Malawi et Tanganyika. De plus, compte tenu de la morphologie du lac, il n'existe pas l'équivalent des communautés d'eau profonde ou des communautés bathypélagiques.

- Le lac Victoria possède peu de zones rocheuses, mais ces dernières sont peuplées par une faune assez spécifique d'haplochromines, les *mbipi* (figures 12 et 13). Parmi eux, en fonction de la dentition et de la coloration, on distingue deux groupes principaux, les « *mbipi* à rayures verticales » (dents externes



FIGURE 13 – Quelques espèces d'haplochromines endémiques du lac Victoria. De gauche à droite et de haut en bas : *Haplochromis latifasciatus* (© S. Dubreuil), *Haplochromis sauvagei* (© S. Dubreuil), *Neochromis omnicaerulus* (© S. Dubreuil), *Neochromis rufocaudalis* (© P. Masson), *Neochromis sp. « Bihiru scraper »* (© P. Masson), *Pundamilia sp. « Red head »* (© P. Masson)

de la mâchoire inférieure verticales) et les « *mbipi* à damier » (dents externes de la mâchoire inférieure dirigées vers l'avant). Dans ces zones rocheuses, il existe également quelques autres lignées. Parmi les groupes trophiques, les brouteurs d'algues ou des espèces plus généralistes sont les plus nombreux. Les communautés des zones rocheuses semblent avoir été les mieux épargnées par l'introduction du *Lates*.

- La communauté des haplochromines des zones sédimentaires littorales comprend de nombreux groupes trophiques et contient des assemblages uniques d'espèces associées aux sédiments. Les insectivores sont largement dominants dans les zones sableuses peu profondes (2-6 m). Dans une certaine mesure, cette catégorie trophique prédomine dans les zones peu profondes vaseuses, mais les détritivores / phytoplanctonophages deviennent dominants lorsque la profondeur augmente.
- Quatre espèces de zooplanctonophages coexistent en milieu pélagique mais leur distribution est différente selon la profondeur. Enfin, quelques espèces inféodées au large se nourrissent en surface de divers insectes terrestres tombés dans l'eau.

Dans ce chapitre, nous avons brossé l'image des communautés de poissons telles qu'elles étaient avant que l'homme ne modifie profondément l'écosystème (voir chapitre 10, « Pourquoi les haplochromines endémiques ont-ils décliné ? »).

Les essaims d'espèces

On utilise également le terme « essaim d'espèces » ou « foule d'espèces » (du terme anglais « species flocks ») pour désigner des groupes d'espèces très proches issues d'un ancêtre commun (monophylétiques) et endémiques d'un même milieu. Ces essaims d'espèces comprennent généralement un nombre anormalement élevé d'espèces proches, qui sont le produit d'une spéciation particulièrement rapide (on parle parfois de spéciation explosive). Il s'agirait de la réponse évolutive d'une faune qui, après avoir colonisé un nouveau milieu (on parle alors de radiation adaptative), se différencie en se spécialisant dans l'exploitation des différentes ressources offertes par ce milieu.

Malgré cela, il existe certaines particularités propres à ces lacs. Ainsi, les types soins parentaux des espèces du lac Tanganyika sont multiples et divers alors que les formes des lacs Malawi et Victoria sont tous des incubateurs buccaux maternelles. De même, l'ADN mitochondrial des espèces de l'essaim du lac Tanganyika est cinq à dix fois plus diversifié que celles de l'essaim du lac Malawi et cinquante fois plus diversifié que celles du super essaim du lac Victoria.

Si de nombreuses espèces de cichlidés des grands lacs d'Afrique de l'Est correspondent effectivement à la définition d'un essaim d'espèces, ce phénomène est également observé pour d'autres groupes, comme les poissons chats du genre *Bathyclarias* du lac Malawi (10 espèces), les *Mastacembelus* du lac Tanganyika (15 espèces) ou les *Labeobarbus* du lac Tana (13 espèces).

Références

Albertson R.C., Streelman J.T. & Kocher T.D., 2003. Genetic basis of adaptative shape differences in the Cichlid head. *Journal of heredity*, 94, 4 : 291-301.

Balirwa J.S., Chapman C.A., Chapman L.J., Cowx I.G., Geheb K., Kaufman L., Lowe-McConnell R., Seehausen O., Wanink J.H., Welcomme R.L. & Witte F., 2003. Biodiversity and fishery sustainability in the lake Victoria basin : an unexpected marriage ? *BioScience*, 53, 8 : 703-715.

Beadle L.C., 1981. *The inland waters of tropical Africa. An introduction to tropical limnology.* Longman, Harlow, Great Britain, 473 p.

Crapon de Caprona M.-D. & Fritzsch B., 1984. Interspecific fertile hybrids of haplochromine Cichlidae (Teleostei) and their possible importance for speciation. *Netherlands Journal of Zoology*, 34, 4 : 503-538.

De Vos L., Snoeks J. & Thys van den Audenaerde D.F.E., 2001. An annotated checklist of the fishes of Rwanda (East Central Africa), with historical data on introductions of commercially important species. *Journal of East African Natural History*, 90 : 41-68.

Duponchelle F., Paradis E., Ribbink A.J. & Turner G.F., 2008. Parallel life history evolution in mouthbrooding cichlids from the African Great Lakes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 40 : 15475-15480.

Eccles D.H., 1992. *Field guide to the freshwater fishes of Tanzania.* Rome, FAO, Project URT/87/016, 145 p.

Elmer K.R., Reggio C., Wirth T., Verheyen E., Salzburger W. & Meyer A., 2009. Pleistocene desiccation in East Africa bottlenecked but did not extirpate the adaptative radiation of Lake Victoria haplochromine cichlid fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 32 : 13404–13409.

Genner M.J., Seehausen O., Lunt D.H., Joyce D.A., Shaw P.W., Carvalho G.R. & Turner G.F., 2007. Age of Cichlids : new dates for ancient lake fish radiations. *Molecular Biology and Evolution*, 24, 5 : 1269-1282.

Goldschmidt T., 2003. *Le vivier de Darwin. Un drame dans le lac Victoria*. Éditions du Seuil, Paris, 294 p.

Kendall R.L., 1969. An ecological history of the Lake Victoria Basin. *Ecological Monographs*, 39 :121–176.

Paugy D., Zaiss R. & Troubat J.-J., 2013. Faunafri. World Wide Web electronic publication. http ://www.poissons-afrique.ird.fr/faunafri/

Pouclet A., 1978. *Les communications entre les grands lacs de l'Afrique Centrale. Implications sur la structure du Rift Occidental*. Musée royal de l'Afrique centrale, Tervuren, Belgique, Rapport annuel 1977 : 145-155.

Salzburger W., Mack T., Verheyen & Meyer A., 2005. Out of Tanganyika : Genesis, explosive speciation, key-innovations and phylogeography of the haplochtomine cichlid fishes. *BMC Evolutionary Biology*, 5 : 17.

Schwarzer J., Swartz E.R., Vreven E., Snoeks J., Cotterill F.P.D., Misof B. & Schliewen U.K., 2012. Repeated trans-watershed hybridization among haplochromine cichlids (Cichlidae) was triggered by Neogene ladscape evolution. *Proceeding of the Royal Society B, Biological Sciences*, 279, 1746 : 4389-4398.

Seegers L., De Vos L. & Okeyo D.O., 2003. Annotated checklist of the freshwater fishes of Kenya (excluding the lacustrine haplochromines from Lake Victoria). *Journal of East African Natural History*, 92 : 11-47.

Seehausen O., 1996. *Lake Victoria rock Cichlids. Taxonomy, ecology and distribution*. Verduyn Cichlids, Zevenhuizen, The Netherlands, 304 p.

Seehausen O., 2008. Hybridization and adaptative radiation. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 4 : 198-207.

Seehausen O., Terai Y., Magalhaes I.S., Carleton K.L., Mrosso H.D.J., Miyagi R., van der Sluijs I., Schneider M.V., Maan M.E., Tachida H., Imai H. & Okada N., 2008. Speciation though sensory drive in cichlids fish. *Nature*, 455 : 620-627.

Stager J.C., Day J.J. & Santini S., 2004. Comment on "Origin of the superflock of Cichlid fishes from Lake Victoria, East Africa". *Science*, 304 : 903b.

Thieme M.L., Abell R., Stiassny M.L.J., Skelton P., Lehner B., Teugels G.G., Dinerstein E., Kamdem Toham A., Burgees N. & Olson D., 2005. *Freshwater ecoregions of Africa and Madagascar. A conservation assessment*. Isalnd Press, Washington, USA, 431 p.

Verheyen E., Salzburger W., Snoeks J. & Meyer A., 2003. Origine of the superflock of Cichlid fishes from Lake Victoria, East Africa. *Science*, 300 : 325-329.

Verheyen E., Salzburger W., Snoeks J. & Meyer A., 2004. Response to comment on "Origine of the superflock of Cichlid fishes from Lake Victoria, East Africa". *Science*, 304 : 963c.

Witte F., van Oijen M.P.J. & Sibbing F.A., 2009a. Fish fauna of the Nile : 647-675. *In* Dumont H.J. (ed.), *The Nile. Origin, environments, limnology and human use*. Springer, Heidelberg, Monographiae Biologicae, 89, 818 p.

Witte F., de Graaf M., Mkumbo O.C., El-Moghraby A.I. & Sibbing F.A., 2009b. *Fisheries in the Nile system* : 723-747. *In* Dumont H.J. (ed.), *The Nile. Origin, environments, limnology and human use*. Springer, Heidelberg, Monographiae Biologicae, 89, 818 p.

Witte F., Kishe-Machumu M.A., Mkumbo O.C., Wanink J.H., Goudswaard K.P.C., Van Rijssel J.C. & van Oijen M.J.P., 2013. The fish fauna of Lake Victoria during a century of human induced perturbations : 49-66. *In* Snoeks J. & Getahun A. (eds), *Proceedings of the Fourth International Conference on African Fish and Fisheries, Addis Ababa, 22-26, sptember 2008*. Zoological Documentation Online Series, Tervuren, 76 p.