

THE BIODIVERSITY, BIOGEOGRAPHY AND EVOLUTIONARY HISTORY OF THE NORTHERN BASINS OF THE GREAT AFRICAN LAKES: THE ENIGMATIC FISH FAUNAS OF LAKES KIVU, EDWARD AND ALBERT REVISITED

RÉSUMÉ

Contexte

L'ichtyofaune de la région des lacs Kivu, Édouard et Albert (KEA), situés dans la vallée du rift nord-est-africain, est encore mal connue. Cette région demeure l'une des plus énigmatiques en raison de sa géographie ichtyologique complexe, résultante d'une histoire tectonique mouvementée et de cycles climatiques fluctuants. Chacun des trois lacs abrite un assemblage endémique de cichlidés haplochromines, dont une grande partie reste à (re)décrire. Les non-cichlidés de la région ont été encore moins étudiés.

Objectifs

Partant de deux scénarios biogéographiques issus de la littérature – l'origine (partiellement) 'out of Kivu' des cichlidés haplochromines et l'existence possible de refuges dans la région durant la mégasécheresse survenue il y a environ 15 000 ans – nous avons voulu évaluer dans quelle mesure l'ichtyodiversité régionale a été influencée par des événements géologiques et climatiques passés.. Nous avons donc réalisé une étude de référence exhaustive de l'ichtyofaune de la région. Cette étude a été menée selon une approche multidisciplinaire, incluant des travaux de terrain, une analyse de la littérature et des collections, des études morphométriques de groupes clés, la mise en place d'une vaste base de données de codes-barres COI, ainsi qu'une étude complémentaire de séquençage du génome entier de certains groupes clés. À partir de ces données, nous avons formulé des hypothèses sur les scénarios évolutifs et biogéographiques des poissons de la région.

Conclusions

Concernant les études sur la diversité des poissons, nous avons publié un article sur l'ichtyofaune de la région de la forêt de Nyungwe au Rwanda et établi une liste annotée des poissons du système du lac Albert. Une liste annotée des poissons du système du lac Édouard avait déjà été publiée. L'élaboration de listes annotées peut paraître simple, mais elle est loin d'être une tâche aisée. Elle exige une analyse approfondie de la littérature, des bases de données et des collections. Le détail de la ventilation des données relatives au système du lac Albert, mentionné dans le rapport, illustre la complexité de ce travail. Grâce à une approche morphométrique et génétique combinée, nous avons continué à découvrir une importante diversité jusqu'alors inconnue au sein du genre *Enteromius*, avec quatre espèces dans chacun des trois complexes étudiés (*E. apleurogramma*, *E. kerstenii*, *E. pellegrini*) dans la région. Le nombre total de cichlidés haplochromines endémiques du système du lac Édouard s'élève désormais à 56, dont 14 ont été (re)décrits. Les descriptions d'une dizaine d'espèces sont en cours de rédaction. De plus, nous avons recensé un total de 12 espèces d'haplochromines dans le système du lac Albert, dont sept sont encore inconnues.

Nous avons publié un article sur le barcoding du système du lac Édouard, dont le point fort résidait dans la couverture quasi complète de son ichtyofaune. Nous avons ensuite étendu cet effort barcoding et produit 15 arbres phylogénétiques COI ML (au niveau de la famille, de la sous-famille ou du genre) pour la faune ichtyologique de la région KEA (à l'exclusion des haplochromines et des *Enteromius*), à l'échelle panafricaine, incluant tous les autres représentants africains présents dans les bases de données publiques (GenBank et Bold). Ce travail de barcoding a mis en évidence de nouvelles espèces et de nouvelles mentions pour la région dans plusieurs groupes. Il a également soulevé des problèmes taxonomiques dans presque tous les groupes examinés, mais surtout, il a souligné la qualité problématique des identifications dans les bases de données publiques (GenBank et Bold). Ce constat a été révélateur et souligne un problème potentiel pour la communauté scientifique étudiant les poissons africains. Ces données sont fréquemment et de plus en plus utilisées et acceptées sans vérification dans les analyses comparatives, et pas seulement dans les études de barcoding.

Le genre *Enteromius* a été ciblé par une approche multidisciplinaire. Nous avons publié des travaux sur la richesse spécifique insoupçonnée des 'sawfin barbs' de la région et leur histoire évolutive complexe. Ceci a confirmé nos résultats initiaux : ce qui est considéré comme des espèces sont en réalité des complexes d'espèces comprenant plusieurs lignées bien divergentes. Ces lignées, que nous considérons comme des espèces, présentent majoritairement une distribution allopatrique, sont génétiquement très divergentes (séparation de longue durée) mais affichent une quasi-stase morphologique, sans adaptations éco-morphologiques. Il s'agit d'une situation assez unique chez les poissons d'eau douce. L'une des découvertes intéressantes, mais aussi étonnantes, est la présence, dans les trois complexes étudiés, d'une espèce de plaine et d'une espèce de montagne au sein du bassin versant de l'Edward. Nous utilisons actuellement des outils biogéographiques et génomiques pour mieux comprendre le scénario évolutif sous-jacent. Pour le cadre phylogénétique et biogéographique à grande échelle, une base de données panafricaine de plus de 1 000 codes-barres COI a été constituée.

Les lacs Albert, Édouard, Kivu et Victoria abritent quelque 700 espèces étroitement apparentées de cichlidés haplochromines, qui ont connu une diversification explosive en un laps de temps très court. Chaque espèce n'est présente que dans un seul lac, et beaucoup d'entre elles présentent des grande similarités morphologiques. Grâce à la couverture étendue des espèces d'haplochromines de la zone KEA que nous avons obtenue, nous avons pu mettre en évidence de nombreux cas de forte similarité éco-morphologique entre les espèces des différents lacs, y compris celles du lac Albert, encore mal connu. Nos analyses de génomes entiers ont révélé de forts signes d'évolution convergente entre les groupes et une divergence rapide au sein de ces groupes, ainsi qu'un signe plus faible de convergence au sein des groupes. Conformément à une publication récente, nous avons constaté que le scénario d'une origine hybride Congo-Nil du super-groupe du lac Victoria est beaucoup plus complexe qu'on ne le pensait. Nous avons ajouté d'importants éléments nouveaux et affiné ce scénario.

Dans le cadre d'une première étape d'analyse du génome entier d'*Enteromius*, nous avons analysé le génome mitochondrial. Nous avons détecté des signatures d'au moins deux événements indépendants impliquant la duplication de la région de contrôle, d'ARNt et de gènes ribosomiques. Compte tenu du nombre limité de spécimens, ces résultats suggèrent une occurrence plus répandue de tels phénomènes. Nous analysons actuellement le génome entier d'environ 108 spécimens afin de reconstituer l'histoire évolutive des taxons de la région KEA et des régions voisines. Les lignées mitochondriales et leurs importantes divergences sont confirmées par les analyses génomiques.

L'analyse génomique de *Clarias gariepinus* a confirmé l'existence d'un regroupement qui correspond aux principales régions biogéographiques d'Afrique. Un clade Kivu/Édouard est clairement identifié, tandis que les spécimens du lac Albert appartiennent à un clade nilotique. Les spécimens de la région du lac Victoria forment un clade distinct avec ceux du bassin du Tanganyika. Nos nouvelles données suggèrent que *C. gariepinus* est originaire d'Afrique de l'Est, mais pas précisément de la région Kivu/Édouard. Les résultats de l'analyse du génome entier d'*Oreochromis niloticus* contrastent fortement avec ceux de *C. gariepinus*. Aucune corrélation n'a été trouvée entre la phylogénie et la région géographique. Par conséquent, aucun scénario évolutif n'a pu être établi.

Nous avons collaboré à une étude plus appliquée sur les poissons d'importance commerciale dans la région. La surpêche y est croissante et omniprésente. Concernant plus particulièrement le système du lac Édouard, d'importantes lacunes d'information ont été constatées, entravant la gestion durable de ses ressources. De plus, nous avons confirmé le mauvais état de 22 des 24 stocks étudiés dans les lacs Édouard, George, Albert, Kyoga et Victoria. Ces résultats concordent avec la diminution des captures observée dans de nombreuses régions d'Afrique, dans le cadre de ce que nous appelons la « crise silencieuse ».

Les introductions et les translocations se multiplient et constituent donc une menace croissante pour la faune indigène. Ce phénomène, mis en évidence dans notre étude sur Nyungwe, est symptomatique de l'ensemble de la région KEA. La plupart de ces introductions semblent résulter de tentatives malavisées ou hasardeuses plutôt que d'une réflexion approfondie.

Les scénarios biogéographiques et évolutifs de la région KEA apparaissent très complexes, avec des divergences entre les différents groupes de poissons (voir commentaires ci-dessus). Nous n'avons pas trouvé d'éléments supplémentaires soutenant l'hypothèse générale d'un scénario 'out of Kivu'. Des analyses détaillées, notamment pour le genre *Enteromius*, n'ont pas permis de mettre en évidence de traces de la région ayant servi de refuge lors de méga-sécheresses. Il est désormais clair qu'il existe un lien ichtyofaunique fort entre les systèmes lacustres du Kivu et d'Édouard, tandis que les liens entre les lacs Édouard et Albert, qui étaient reliés au Pliocène par un seul paléo-lac, sont actuellement beaucoup plus diffus. En revanche, des indices significatifs de l'ancienne connexion (au Pléistocène) des systèmes fluviaux de la région (qui coulaient alors vers l'ouest) avec le bassin du Congo ont été mis en évidence dans la distribution des taxons de poissons, en particulier chez *Enteromius*.

Mots-clès

Afrique de l'Est, diversité des poissons, code-barres génétique, lac Édouard, biogéographie