

(Communication reçue le 27 octobre 1967.)

REFLEXIONS SUR LA DISPERSION DES OSTARIOPHYSI A LA LUMIERE DE RECHERCHES MORPHOLOGIQUES NOUVELLES

par Michel CHARDON,

Institut de Zoologie, Université de Liège.

Résumé. — Un regroupement des Siluriformes en sous-ordres nous a été possible grâce à un travail d'anatomie comparée à publier prochainement. Il en ressort notamment que 5 sous-ordres de Siluriformes sur 7, et parmi eux le plus primitif, vivent en Amérique du Sud. D'autre part, les Characins les plus primitifs sont aussi néotropicaux. Enfin, les Silures et les Characins sont loin d'être aussi sténohalins qu'on le dit souvent. C'est pourquoi nous pensons que l'hypothèse de P. DARLINGTON qui place le berceau et le centre de dispersion de tous les Ostariophysi en Asie tropicale, doit être remise en question; un article de G. Myers formulait d'ailleurs à ce schéma une objection sérieuse. Nous proposons comme continent d'origine des Characins et des Silures, l'Amérique du Sud et nous envisageons comme probable leur passage par mer vers l'Ancien Monde.

(English summary at the end of the article.)

La répartition des Ostariophysi pose un très important problème de zoogéographie qui n'a pas encore obtenu de réponse entièrement satisfaisante. G. MYERS considère ces Téléostéens comme dulcicoles primaires, c'est-à-dire strictement confinés en eau douce. P. DARLINGTON cite néanmoins quelques exceptions à cette règle : les *Ariidae*, les *Plotosidae*, le *Bagridae* *Macrones*; nous en avons découvert d'autres dans la littérature : l'ensemble des *Aspredinidae* (G. MYERS, 1961), des espèces de *Chrysichthys* et *Clarias* supportant les variations de salinité (J. DAGE et A. ILTIS, 1965), trois Characins vivant en eau saumâtre à Deido près de Douala, en Côte d'Ivoire (D. THYS VAN DEN AUDENAERDE).

Les Ostariophysi occupent pratiquement les eaux douces habitables du monde entier, à l'exception d'îles océaniques ou de

régions trop proches des pôles; il convient pourtant de remarquer que leurs seuls représentants pour la Notogée et Madagascar sont les Siluriformes *Plotosidae* et les *Ariidae*, très euryhalins qui sont capables de remonter les fleuves et s'y sont parfois différenciés en espèces secondairement entièrement dulci-cales.

Parmi les Ostariophysi, seuls les Siluriformes existent à la fois dans les deux Amériques, en Eurasie et en Afrique (fig. 1). Les Characins manquent en Asie, en Europe et en Amérique



FIG. 1. — Carte de la répartition des Siluriformes, à l'exception des deux familles marines, les *Plotosidae* et les *Ariidae* (modifié d'après P. BERTIN et C. ARAMBOURG).

du Nord. Les Gymnotes sont endémiques de la région néotropicale tandis que les Cyprins n'habitent pas cette dernière région.

Les Ostariophysi ne sont connus à l'état fossile que depuis le Crétacé supérieur, par un *Ariidae* trouvé en Amérique du Nord et des Characins, douteux, il est vrai, trouvés en France et aux Etats-Unis. Cependant, comme les *Ariidae* (M. CHARDON, à publier) sont l'aboutissement d'une longue lignée qui passe par les Ostariophysaires ancestraux à écailles et les *Bagridae* généralisés, l'on peut affirmer sans crainte que les Ostariophysi sont apparus sensiblement avant le Crétacé supérieur; nous ne savons évidemment rien de leur distribution à cette époque.

Parmi les hypothèses émises pour expliquer la distribution des Ostariophysi, nous ne retiendrons que la plus récente, celle de P. DARLINGTON (1957); elle a le mérite d'être claire et cohé-

rente, et de ne pas faire appel à des communications intercontinentales invraisemblables. Selon cet auteur, les Ostariophysii, nés au Secondaire en Asie tropicale, se sont précocement divisés en Characins et Silures; ensemble, ceux-ci se sont répandus en Europe et en Afrique, par l'isthme de Behring, à cette époque exondé et jouissant d'un climat doux; ils sont passés en Amérique du Nord, et de là en Amérique du Sud, par un isthme qui subsista jusqu'au Paléocène. Durant le Tertiaire, selon P. DARLINGTON toujours, les Cyprins se sont différenciés, en Asie tropicale encore, à partir d'ancêtres Characins, ils y ont connu un développement « explosif » et se sont dispersés suivant les mêmes voies que les Characins et les Silures, mais ne purent atteindre l'Amérique du Sud en raison de la disparition de l'isthme joignant les deux Amériques. L'auteur explique l'absence de Characins en Asie par leur extinction dans cette région sous la pression des Cyprins plus récents, ce qui n'est guère convaincant, étant donné la coexistence des Cyprins et des Characins en Afrique.

G. MYERS a adressé au schéma de P. DARLINGTON une grave objection. Il étudie, de manière détaillée et critique, le peuplement actuel de l'Amérique Centrale, et en particulier de la région du Honduras, du San Salvador et du Nicaragua, qui est restée constamment exondée depuis le Primaire. Il en déduit que cette zone n'a pas été occupée par les Ostariophysii avant la formation de l'actuel isthme de Panama qui date du Pliocène. G. MYERS estime donc que les Ostariophysii n'ont pu atteindre la région néotropicale en passant par l'Amérique Centrale; il voit l'explication finale de leur répartition dans la dérive des continents (idée à laquelle P. DARLINGTON lui-même semble se rallier dans une publication récente) mais ne précise pas davantage sa pensée. Nous reconnaissons la valeur des arguments des partisans du « continental drift », en particulier ceux tirés du paléomagnétisme par L. CAHEN, mais nous retirons l'impression que ce phénomène, s'il s'est produit, concerne une époque géologique trop ancienne pour expliquer la répartition de Téléostéens.

Parmi les conclusions d'un vaste travail d'anatomie comparée de la région de l'appareil de Weber chez les Siluriformes, nous avons proposé une répartition des quelques 30 familles de l'ordre en sous-ordres, d'une part, en niveaux évolutifs, de l'autre; une telle classification n'avait pu jusqu'ici être réalisée, faute de données morphologiques suffisantes; nous la livrons ici dans les

tableaux A et B sans la justifier. (L'ensemble du travail d'anatomie comparée paraîtra très prochainement dans les *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale*.)

O. SILURIFORMES

s.o. Diplomystoidei		f. Diplomystidae
s.o. Siluroidei	sup.f. Helogeneoidae	f. Helogeneidae
	sup.f. Siluroidae	f. Siluridae
	sup.f. Amblycipitoidei	f. Amblycipitidae
s.o. Malapteruroidei		f. Malapteruridae
s.o. Bagroidei	sup.f. Bagroidae	f. Bagridae
		f. Pimelodidae
		fp. Ictaluridae
		f. Ariidae
		f. Olyridae
	sup.f. Plotosidae	f. Plotosidae
	sup.f. Schilbeidae	f. Schilbeidae
	sup.f. Pangasioidae	f. Pangasiidae
	sup.f. Chacoidae	f. Chacidae
	sup.f. Doradoidae	f. Mochokidae
		f. Auchenipteridae
		f. Doradidae
		f. Ageneiosidae
	sup.f. Sisoroidae	f. Amphiliidae
		f. Sisoridae
	sup.f. Akysoidae	f. Akysidae
	sup.f. Clarioidae	f. Uegitglanididae
		f. Clariidae
		f. Heteropneustidae
s.o. Cetopsoidei		f. Cetopsidae
s.o. Hypophthalmoidei		f. Hypophthalmidae
s.o. Loricarioidei		f. Astroblepidae
		f. Loricariidae
		f. Callichthyidae

Tableau A. — Classification nouvelle groupant en sous-ordre les familles de Siluriformes.

Nous remarquons que l'Amérique du Sud possède 5 sous-ordres de Silures sur 7, dont le plus archaïque, les *Dyplomistoi-dei*, et les plus évolués, les *Loricarioidei* et les *Hypophthalmoidei*. Il n'y a en Asie que deux sous-ordres, dont les *Siluroidei*, primi-

RAPPORTS ENTRE LES FAMILLES DE SILURES ET NIVEAUX EVOLUTIFS AUX POINTS DE VUE DE LA REDUCTION ET DE L'ENCAPSELEMENT DE LA VESSIE NATATOIRE ET DE L'ANKYLOSE DE LA REGION ANTERIEURE.

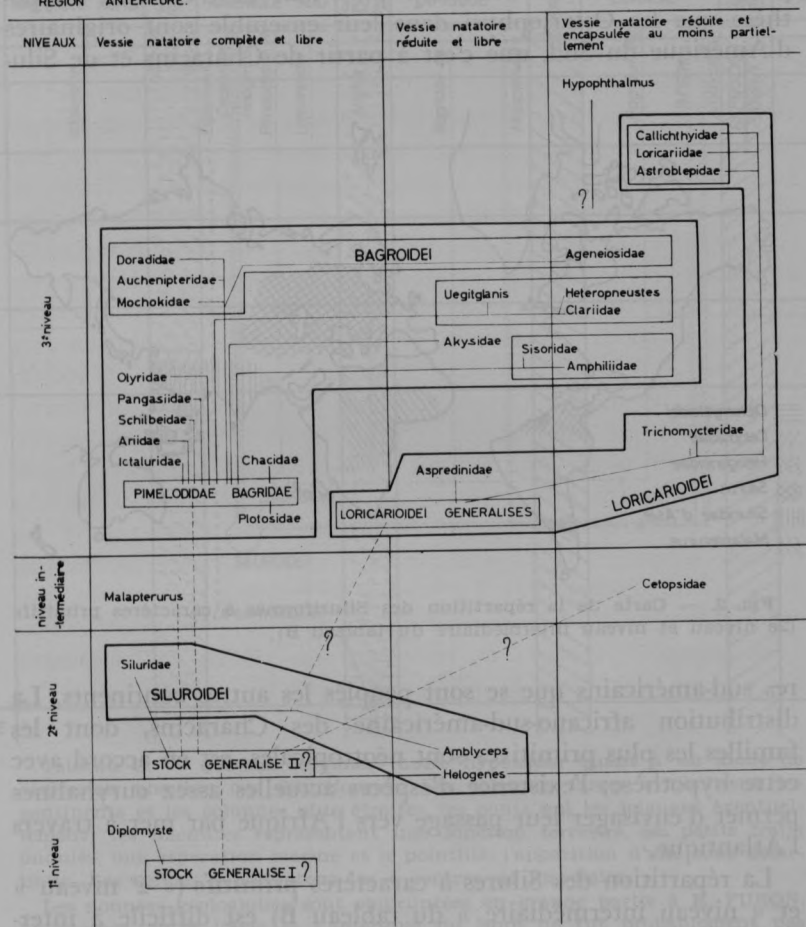


Tableau B. — Hypothèse concernant la phylogénèse des Siluriformes.

tifs, un en Europe, et deux en Afrique, dont les *Malapteruroidei*, assez primitifs. A l'Europe près, les *Bagroidei* ont presque la même répartition que l'ordre entier.

Il est donc difficile de considérer comme le berceau des Silu-

res, l'Asie où ne vivent que deux sous-ordres. C. EIGENMANN se basait sur une conception phylogénétique sensiblement différente de la nôtre, mais reconnaissait cependant les *Diplomystidae* comme les plus anciens Silures; il considérait que toute l'évolution des poissons-chats avait eu lieu en Amérique du Sud, sans immigration d'espèces d'autres continents. Il est permis, pensons-nous, d'aller beaucoup plus loin et d'émettre l'hypothèse que les Ostariophysi dans leur ensemble sont originaires d'Amérique du Sud, que c'est à partir de Characins et de Silu-



FIG. 2. — Carte de la répartition des Siluriformes à caractères primitifs (2e niveau et niveau intermédiaire du tableau B).

res sud-américains que se sont peuplés les autres continents. La distribution africano-sud-américaine des Characins, dont les familles les plus primitives sont néotropicales, est en accord avec cette hypothèse; l'existence d'espèces actuelles assez euryhalines permet d'envisager leur passage vers l'Afrique par mer à travers l'Atlantique.

La répartition des Silures à caractères primitifs (« 2° niveau » et « niveau intermédiaire » du tableau B) est difficile à interpréter du fait de la rareté de leurs représentants actuels. L'anatomie comparée montre qu'ils sont peu apparentés entre eux. Leur aire de répartition (fig. 2) couvre partiellement l'Amérique du Sud (*Helogenes* et les *Cetopsidae*), la plus grande partie de l'Afrique (*Malapterurus*), l'Asie tropicale (*Amblyceps* et les *Siluridae*), une partie de l'Europe (*Silurus* et *Parasilurus*); ils

font défaut en Amérique du Nord. Si l'on envisage leur passage par mer d'Amérique du Sud en Afrique, et puis, par voie continentale en Asie, l'on doit remarquer que le Malaptérure — qui ne présente que peu de caractères primitifs — est le seul témoin de leur passage en Afrique; si l'on choisit l'alternative d'un pas-

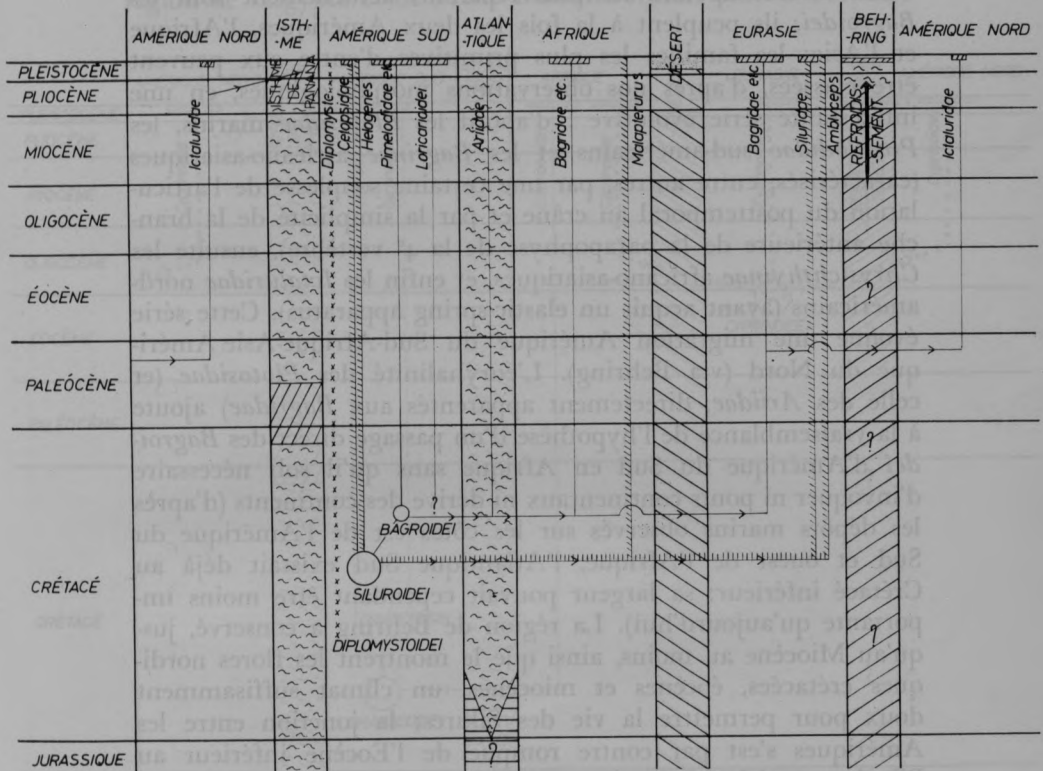


Tableau C. — Schéma résumant notre hypothèse quant à un mode de dispersion possible des Siluriformes. Les colonnes larges symbolisent les continents et les colonnes plus étroites, les ponts qui les joignent éventuellement; les hachures représentent une jonction terrestre, les petits traits ondulés, une séparation marine et le pointillé, l'apparition d'une zone désertique. Les cercles représentent les « centres de dispersion ».

Les données géologiques sont empruntées en grande partie à R. FURON. Le passage entre l'Asie et l'Amérique du Nord ne fut probablement pas constamment possible comme semblerait l'indiquer ce schéma; une seule bande représente les possibilités de franchissement récentes lors des glaciations quaternaires.

Les moments d'apparition des groupes sont simplement *plausibles*. Nous savons seulement qu'au Paléocène (et peut-être déjà au Crétacé) existaient des Characins et des Silures évolués (Ariidae).

Cette hypothèse n'explique l'absence de Siluriformes à caractères primitifs ni en Amérique du Nord, ni dans la Notogée.

sage vers l'Asie par l'Amérique Centrale, l'Amérique du Nord et l'isthme de Behring, l'on se heurte à leur absence totale en Amérique du Nord et en Amérique Centrale. C'est pourquoi, la première possibilité nous apparaît la plus vraisemblable; la distribution des *Cichlidae* semble d'ailleurs s'expliquer de même.

Les Silures de loin les plus répandus actuellement sont les *Bagroidei*; ils peuplent à la fois les deux Amériques, l'Afrique et l'Asie; les familles les plus primitives d'entre eux peuvent être classées, d'après nos observations morphologiques, en une intéressante série évolutive : d'abord les *Plotosidae* marins, les *Pimelodidae* sud-américains et les *Bagrinae* africano-asiatiques (caractérisés, entre autres, par une certaine souplesse de l'articulation du posttemporal au crâne et par la simplicité de la branche antérieure de la parapophyse de la 4^e vertèbre), ensuite les *Chrysichthyinae* africano-asiatiques, et enfin les *Ictaluridae* nord-américains (ayant acquis un elastic-spring apparatus). Cette série évoque une migration Amérique du Sud-Afrique-Asie Amérique du Nord (via Behring). L'euryhalinité des *Plotosidae* (et celle des *Ariidae*, directement apparentés aux *Bagridae*) ajoute à la vraisemblance de l'hypothèse d'un passage direct des *Bagroidei* d'Amérique du Sud en Afrique sans qu'il soit nécessaire d'invoquer ni ponts continentaux ni dérive des continents (d'après les dépôts marins observés sur les côtes est de l'Amérique du Sud et ouest de l'Afrique, l'Atlantique Sud existait déjà au Crétacé inférieur; sa largeur pouvait cependant être moins importante qu'aujourd'hui). La région de Behring a conservé, jusqu'au Miocène au moins, ainsi que le montrent les flores nordiques crétacées, éocènes et miocènes, un climat suffisamment doux pour permettre la vie des Silures; la jonction entre les Amériques s'est par contre rompue de l'Eocène inférieur au Pliocène supérieur.

Les auteurs ont déjà signalé la similitude des faunes de Silures africains et asiatiques. Il existe notamment deux genres communs, *Clarias* et *Bagrus* et trois familles communes, les *Clariidae*, les *Bagridae* et les *Schilbeidae*. Les différences faunistiques du niveau familial sont de deux ordres; d'abord les Silures à caractères primitifs sont endémiques de l'un ou l'autre continent, le Malaptérure en Afrique, les *Siluridae* et *Amblyceps* en Asie; ensuite les poissons-chats spécialisés, torrenticoles en particulier, qui se sont probablement différenciés récemment, lors des plissements alpins en Asie et lors de la poussée volcanique africaine (Pliocène), manifestent un endémisme qui s'explique

par l'isolement de leurs habitats. Remarquons au passage qu'une étude morphologique spéciale serait nécessaire pour décider si les *Amphiliidae*, torrenticoles africains, et les *Sisoridae*, torrenticoles asiatiques, sont directement apparentés ou se ressemblent par convergence. Les études paléo-climatiques montrent que la région de l'Égypte et de l'Asie Mineure n'était pas au Tertiaire

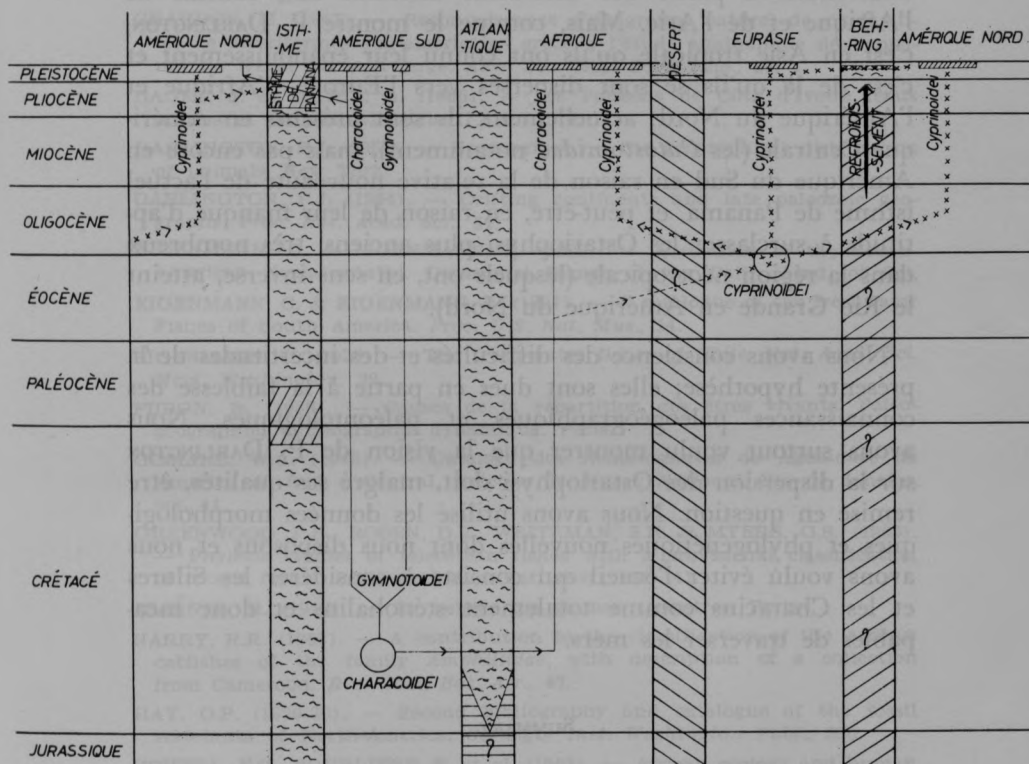


Tableau D. — Schéma semblable au précédent, relatif aux Cypriniformes. La région où sont nés les Cyprinoidei n'est volontairement pas précisée; le moment d'apparition des Gymnotes représente une simple possibilité en l'absence de documents paléontologiques.

désertique comme aujourd'hui. De plus, les géologues considèrent que la Mer Rouge s'est creusée vers le Pliocène, lors des grandes cassures du « Graben ». La faible ancienneté de cette barrière est donc en accord avec la nécessité d'une communication aisée et récente entre les deux continents.

Les Cyprins descendent très vraisemblablement de Characins primitifs. Ils occupent l'Asie, l'Afrique, l'Europe et l'Amérique du Nord; ils sont strictement dulcicoles. Les *Catostomidae*, ceux qui sont restés les plus proches des Characins, sont nombreux en Amérique du Nord et subsistent en Asie avec une aire de distribution discontinue. Il est possible que les Cyprins se soient différenciés à partir des Characins africains aux confins de l'Afrique et de l'Asie. Mais, comme le montre P. DARLINGTON, c'est en Asie tropicale qu'ils ont connu leur épanouissement et c'est de là qu'ils se sont dispersés vers l'Europe, l'Afrique et l'Amérique du Nord; actuellement, ils sont présents en Amérique Centrale (les *Catostomidae* notamment), mais pas encore en Amérique du Sud en raison de la relative nouveauté de l'actuel isthme de Panama, et peut-être, en raison de leur manque d'aptitude à surclasser les Ostariophysi plus anciens, très nombreux dans la région néotropicale (lesquels ont, en sens inverse, atteint le Rio Grande en Amérique du Nord).

Nous avons conscience des difficultés et des incertitudes de la présente hypothèse; elles sont dues en partie à la faiblesse des connaissances paléogéographiques et paléontologiques. Nous avons surtout voulu montrer que la vision de P. DARLINGTON sur la dispersion des Ostariophysi doit, malgré ses qualités, être remise en question. Nous avons utilisé les données morphologiques et phylogénétiques nouvelles dont nous disposons et nous avons voulu éviter l'écueil qui consiste à considérer les Silures et les Characins comme totalement sténohalins et donc incapables de traverser les mers.

SUMMARY.

A study in comparative morphology of the families of Siluriformes made possible to group them in 7 suborders; among our conclusions we point out that, of the 7 suborders, five, including the most primitive one, live in South America. The most generalized Characins too live there. We have lastly found in the literature that Characins and Catfishes are for the less able to tolerate great salinity variations. That is why we think that DARLINGTON's theory, that the birthplace and the dispersion center of all the Ostariophysi is tropical Asia, must be reconsidered. In a recent paper, MYERS developed also a serious objection against it. We propose to consider South-America as origin continent for Characins and Catfishes and we think they probably came through the Atlantic Ocean to the Ancient World.

BIBLIOGRAPHIE.

- BERTIN, L. & ARAMBOURG, C. (1958). — Superordre des Téléostéens, in *Traité de Zoologie*, sous la direction de P.P. Grassé, t. XIII, vol. 3, Paris.
- BOULENGER, G.A. (1911). — Catalogue of the freshwater fishes of Africa in the British Museum (National History). London.
- CAHEN, L. (1963). — Glaciations anciennes et dérive des continents. *Ann. Soc. Géol. Belg.*, 1.
- CHARDON, M. (1967). — Reconnaissance d'un groupe naturel de six familles de Siluriformes sud-américains grâce à l'étude anatomique de l'appareil de Weber au sens large. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 97, 1.
- DAGET, J. & ILTRIS, A. (1965). — Les Poissons de Côte d'Ivoire (eaux douces et saumâtres). *Mém. I.F.A.N.*, 74.
- DARLINGTON, P.J. (1957). — Zoogeography : the geographical distribution of animals. New York.
- DARLINGTON, P.J. (1964). — Drifting continents and late paleozoic geography. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 52.
- EIGENMANN, C. & EIGENMANN, R. (1890). — A revision of the South-American Nematognathi. Occasional Papers of the Calif. Acad. of Sci.
- EIGENMANN, C. & EIGENMANN, R. (1891). — A catalogue of the freshwater Fishes of South America. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 14.
- EIGENMANN, C. (1928). — The fresh-water fishes of Chile. *Nat. Acad. Sci. Mem. Washington*, 22.
- FURON, R. (1958). — Causes de la répartition des êtres vivants. Paléogéographie, biogéographie dynamique. Paris.
- GOSLINE, W.A. (1945). — Catalogo dos Nematognatos de Agua-doce da America do Sud e Central. *Boletim de Museu Nacional*, Rio de Janeiro, vol. 41.
- GREENWOOD, P.H., ROSEN, D.E., WEITZMAN, S.H. & MYERS, G.S. (1966). — Phyletic studies of teleostean fishes with a provisional classification of recent forms. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 131 (4).
- JEANNEL, R. (1942). — La genèse des faunes terrestres. Paris.
- HARRY, R.R. (1953). — A contribution to the classification of the African catfishes of the family *Amphiliidae*, with description of a collection from Cameroon. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 47.
- HAY, O.P. (1929-30). — Second bibliography and catalogue of the fossil vertebrata of North-America. *Carnegie Inst. Washington Publ.*, 390.
- HOWELL, F.C., BOURLIERE, E. et al. (1963). — African ecology and human evolution. *Viking Fund Publications in Anthropology*, 36.
- MOREAU, R. (1966). — The bird faunas of Africa and its Islands (3. The Past of Africa). London & New York.
- MYERS, G.S. (1961). — The general and ecological distribution of the South American Banjo catfishes, family *Aspredinidae*. *Stanford Ichth. Bull.*, 17, 4.
- NORMAN, G., revu par GREENWOOD, P. (1960). — A history of Fishes. London.
- PELLEGRIN, J. (1963). — Les poissons des eaux douces de Madagascar et des îles voisines. *Mém. Acad. Malgache*, 14.
- PEYER, B. (1928). — Die Welse der Ägyptischen Alttertiärs nebst einer kritischen übersicht über alle fossilen Welse. *Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., Math., nat.*, 32, 3.

- PITON, L. (1940). — Paléontologie du gisement éocène de Ménat. Clermont-Ferrand.
- POLL, M. (1957). — Les genres des poissons d'eau douce de l'Afrique. Publ. de la Dir. de l'Agric., des Forêts et de l'Elevage, Bruxelles.
- REGAN, C.T. (1911). — The classification of the Teleostean fishes of the order Ostariophys. 1. Cyprinoidea; 2. Siluroidea. *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, 8, 8.
- SMITH, H.M. (1945). — The fresh-water fishes of Siam or Thailand. *U.S. Nat. Mus. Bull.*, 188. Washington.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE, D. (1968). — The freshwater fishes of Fernando Poo. *Verh. Kon. VI. Acad., Kl. Wet.*, (sous presse).
- WEBER, M. & DE BEAUFORT, L.S. (1913). — The fishes of the Indo Australian Archipelago; vol. 2. Malacopterygii, Ostariophys. I. Siluroidea. Leyden.