

Une revue de l'espèce polytypique *aphyosemion gardneri* Boul.

Par J.H. HUBER* et A.J. WRIGT**

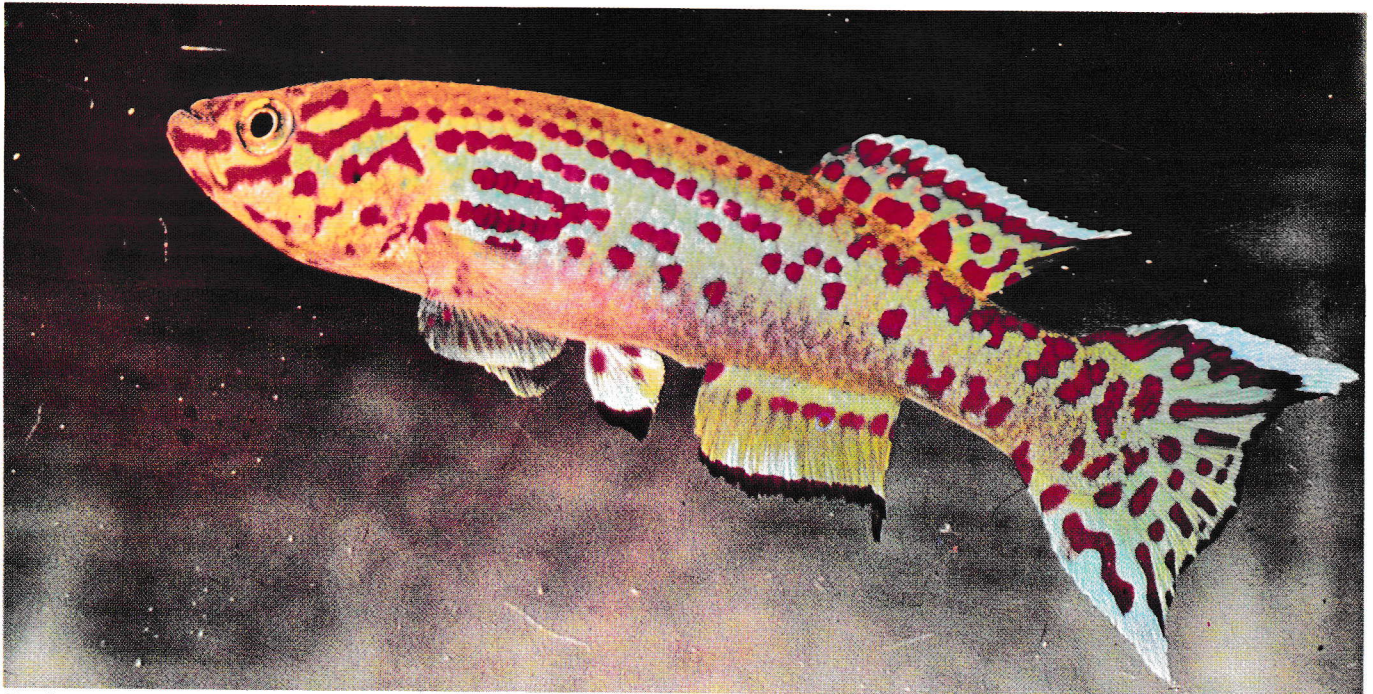


Fig. 1 - *A. gardneri*, du lac Ejagham

E. Puerzl

Les représentants du genre *Aphyosemion* font preuve d'une plasticité étonnante. Primitifs par bien des caractères, ils manifestent sous nos yeux une véritable explosion évolutive. La spéciation semble en effet loin d'être terminée, et les caractères phénotypiques, à l'intérieur d'un groupe d'espèces, ne reflètent pas toujours des différences au niveau du génotype. Toutes les barrières sexuelles ne sont pas encore établies. *Aphyosemion gardneri* constitue, par sa grande variabilité, un excellent exemple de cet état de fait.

HISTORIQUE.

L'espèce a été décrite par **Boulenger**, en 1911, sous le nom de *Fundulus gardneri*. Les types, d'une longueur totale de 60 mm, ont été récoltés par le capitaine **R.D. Gardner** à Okwoga en Nigéria sud-orientale. L'auteur décrit la même année *Haplochilus brucei*, de la rivière Cross, qu'il considère en 1915 comme synonyme de *F. gardneri*. En 1925 cependant, **Boulenger** attribue par erreur le nom de *gardneri* à des spécimens du groupe *arnoldi-filamentosum* (*rubrolabiale-robertsoni*). D'un autre côté, le nom de *calliurum* Boulenger est utilisé à tort pour désigner de vrais *gardneri* et cet usage subsiste en France jusqu'en 1972. En 1963, **Clausen** décrit *A. nigerianum*, originaire du Nigéria. Ce n'est que récemment (1968) que l'on s'aperçut de l'identité de cette espèce avec *A. gardneri*, nom qui a évidemment priorité.

DESCRIPTION.

Le genre *Aphyosemion* Myers, compte 90 à 100 espèces. Morphologiquement, notre Poisson est robuste. La quasi opposition de l'anale et de la dorsale fait penser à un *Fundulopanchax* ; d'ailleurs, lors de la description de *A. nige-*

rianum, **Clausen** avait placé l'espèce dans ce sous-genre, mais il est en fait éloigné des vrais *Fundulopanchax* que sont *A. sjoestedti*, *seymouri* et *gulare* ; ce dernier et une population de *A. gardneri* peuvent être sympatriques à Port Harcourt. On peut néanmoins admettre que *A. gardneri* occupe une situation intermédiaire entre les sous-genres *Fundulopanchax* et *Aphyosemion sensu stricto* comme *A. australe*. Sa taille est également intermédiaire ; elle atteint en général 8 à 10 cm en aquarium, rarement plus, la femelle étant un peu plus petite que le mâle.

Les données méristiques, insuffisamment connues dans le détail, laissent présager une grande variabilité (D= 12-16 par exemple). La coloration de base du mâle est bleu brillant, tirant sur le vert ou le violet suivant l'incidence de la lumière et selon les populations. Le corps et les nageoires sont plus ou moins ponctués de rouge carminé ; les points sont isolés ou forment des lignes ou des taches ; leur nombre est peu variable à l'intérieur d'une population. La femelle a une livrée marron clair, avec des points rouge-brun. Le phénotype des mâles comporte deux phases chromatiques dites «jaune» et «bleue», se manifestant au niveau des nageoires impaires. Les individus de la phase jaune possèdent une bande rouge submarginale continue à l'anale, tandis que chez les représentants de la phase bleue elle est discontinue ou apparaît, à la limite, sous la forme de points rouge épars. Ces phases doivent leur dénomination usuelle au fait que les «jaunes» présentent une bande jaune à orangée à la bordure des nageoires impaires et que, chez les «bleus», la bande est blanc laiteux à bleuté. Des représentants des deux phases peuvent vivre ensemble dans la nature, souvent dans une même mare, et sont interfertiles.

* 25 rue de Cheverus, 33000 BORDEAUX France

** The saddlery Treberfydd, Blwch. Breconshire, Pays de Galles - LD 3 7 Px.

BIOTOPES.

A. gardneri se rencontre essentiellement dans les zones arides de la forêt et de la savane arborée. L'eau dans laquelle il vit est riche en matières organiques et ses paramètres physicochimiques varient sensiblement. Ces conditions difficiles rendent l'espèce très résistante, ce qui en fait un hôte de choix pour l'aquarium. Les données écologiques relatives aux différentes populations restent imprécises, aussi ne rapporterons-nous que deux exemples d'après Radda (1973). Phase bleue seulement. Bachou-Akagbé, mars 1972. Ruisseau de forêt de 1,5 à 3,5 m de large et de 20 à 60 cm de profondeur. Humidité : 90 %. Température de l'air : 25° C ; de l'eau : 23,5° C. pH : 5,7. Dureté totale inférieure à 2° français.

Phase jaune seulement. Misajé, mars 1972. Marigot de 1 à 2 m de large, de 10 à 50 cm de profondeur et certaines mares plus profondes. Humidité : 60 %. Température de l'air : 24° C ; de l'eau : 20,9° C. pH : 5,9. Dureté totale voisine de 2° français.



Fig. 2 - *Aphyosemion gardneri*. Mâle (6 cm). Population d'Akure

INVENTAIRE DES POPULATIONS IMPORTÉES.

Cet inventaire ne concerne que les populations dont des spécimens ont été importés vivants ces vingt dernières années et dont l'origine est connue avec précision. Histoire, coloration et maintien en captivité seront abordés dans la mesure du possible. L'aire de répartition de *A. gardneri* est très vaste. Sa limite occidentale semble être une longitude passant par Kishi, tandis que sa limite orientale demeure imprécise. Il est vraisemblable que l'espèce ne dépasse guère Mamfé à l'Est et les monts Oban au Sud. Elle s'étend sur la Nigéria et le Cameroun occidental, dont les cartes biogéographique et géologique sont très différentes (fig. 4), la Nigéria étant un pays de plaines, à l'exception de quelques plateaux comme celui qui entoure Jos, et le Cameroun étant au contraire montagneux. Les transitions entre la savane et la forêt, comme la géologie des terrains traversés sont également différentes. Avant tout cependant, l'aire de répartition semble divisée en trois portions par le Niger, la rivière Benoué, son principal affluent et la rivière Cross. Selon les caractères considérés et l'ordre de valeurs que l'on adopte, on obtient des classifications différentes. Celle proposée ci-dessous, loin d'être parfaite, à l'avantage d'être homogène. La connaissance d'un plus grand nombre de populations serait cependant nécessaire.

I - POPULATIONS SUD OCCIDENTALES AUTOUR D'AKURE.

— Akure : En 1955, Clausen capture des *gardneri* à Akure. Deux ans plus tard des Poissons vivants sont ramenés au Danemark par Birket-Smith. Scheel distribue leurs œufs dans le monde entier et l'espèce connaît une grande popularité. Malheureusement, cette souche a été maladroitement croisée avec celle d'Owo, si bien qu'aujourd'hui il n'existe pratiquement plus de souche pure d'Akure. Cette souche est caractérisée par un faible nombre de points rouges sur les flans (fig.2) et surtout par la présence simultanée des deux phases de coloration, la jaune et la bleue. Les deux phénotypes se croisent facilement et, naturellement, les jeunes sont viables. Mais ces produits se dis-

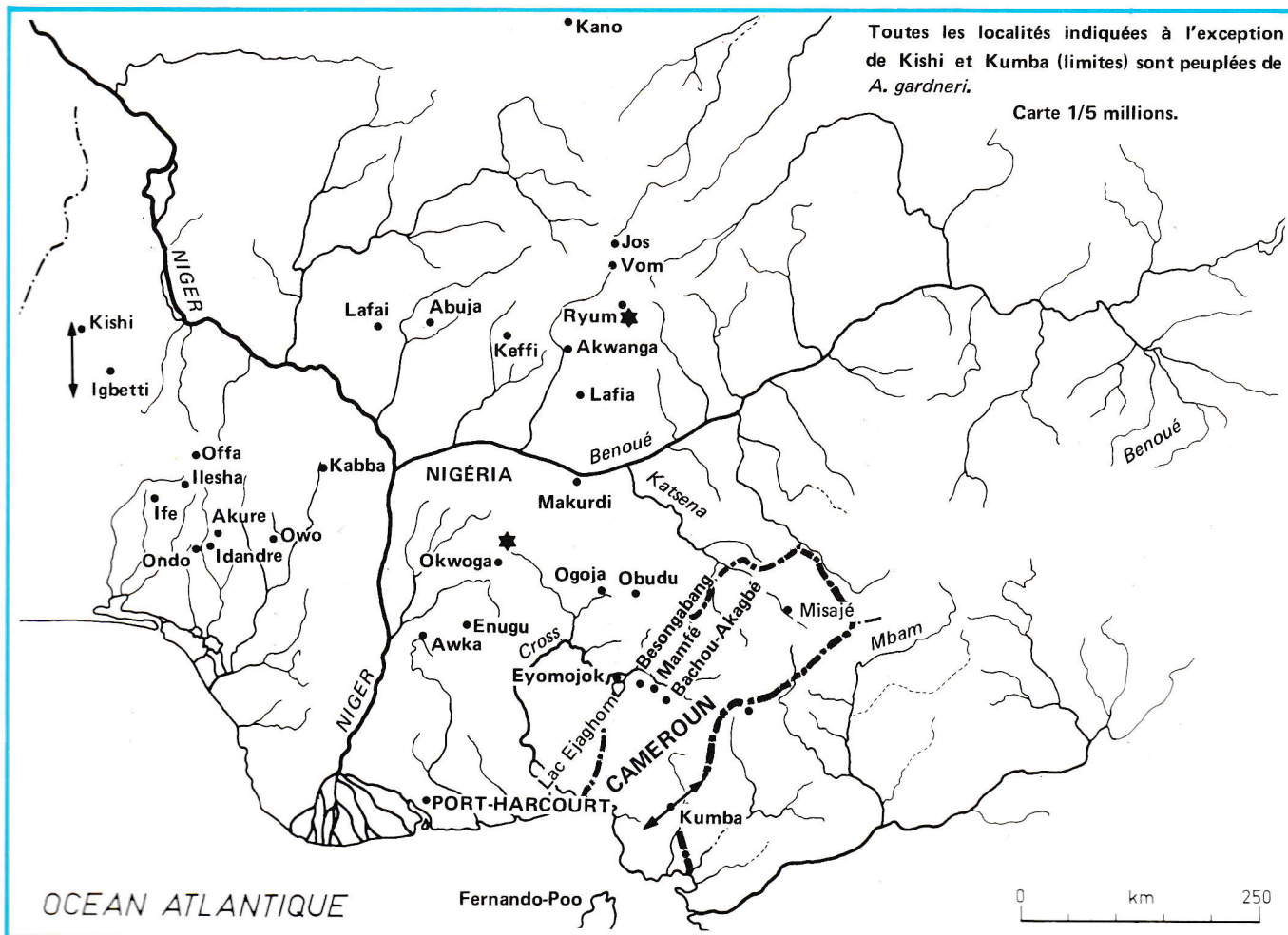


Fig. 3 -

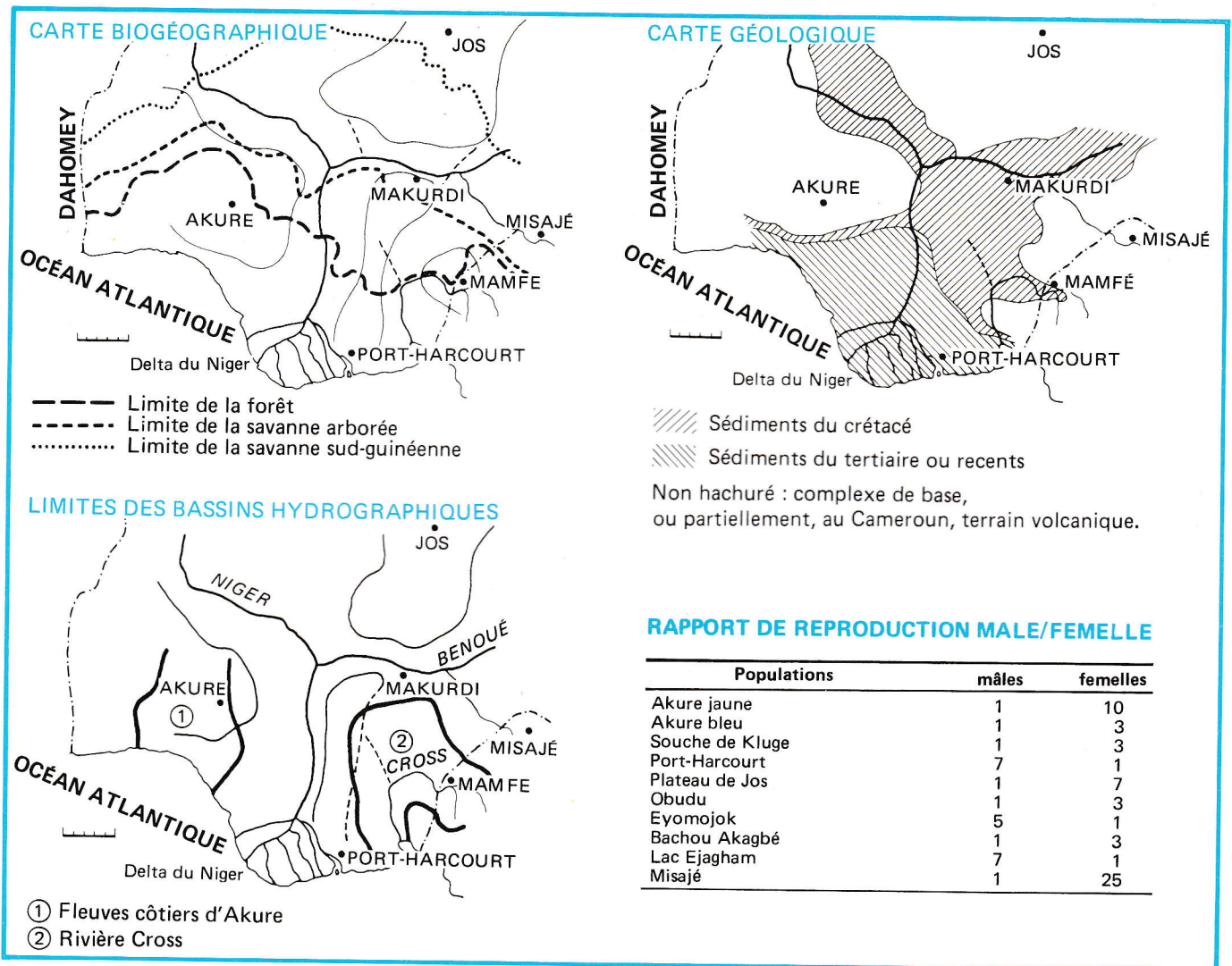


Fig. 4 -

tingent facilement des parents par l'examen de l'anale et de la dorsale. En effet, le caractère bleu est dominant, si bien que la coloration des produits de croisement est du type bleu, c'est-à-dire sans bande rouge continue à l'anale. Un test a été effectué par l'un de nous (A.J.W ; 1966) en croisant un mâle jaune et une femelle bleue. Les 87 descendants obtenus reflètent la prédominance du caractère bleu. Dans la nature, il semblerait, sous réserve de recherches approfondies, que les «bleus» soient moins nombreux que les «jaunes», ce qui est paradoxal. En fait, il n'y a donc aucune raison de séparer les 2 phases en aquarium. Cette population d'Akure est non annuelle, typique et très prolifique. L'incubation varie de 3 à 4 semaines dans une eau à 21° C. Le nombre haploïde de chromosomes donné par Scheel est de 20.

— **Owo** : En 1962, Clausen découvre une nouvelle population à Owo, non loin d'Akure, mais dans un réseau hydrographique différent. Le phénotype diffère assez peu de celui d'Akure, mais certaines variations morphologiques minimales sont enregistrées. La phase bleue semble absente ; les autres caractéristiques sont identiques. Cependant, le nombre haploïde de chromosomes est, d'après Scheel, de 18, ce qui n'empêche pas les deux populations d'être interfécondes au moins au cours des premières générations.

— **Souche de Kluge** : En 1970, le collecteur professionnel allemand Kluge, rapporte des individus, très beaux, présentant la phase bleue et des taches grossières sur les flancs. Cette souche a été nommée à tort «mini-killie», car le Poisson devient assez grand. Le lieu d'origine est inconnu, aussi ne peut-on écarter tout à fait l'éventualité de «truquages». Les taches des flancs constituent plus un caractère oriental, mais selon Scheel, le caryotype les rapproche des formes d'Owo et d'Akure.

II - POPULATIONS DU PLATEAU DE JOS ET LEURS DÉRIVÉES.

— **Plateau de Jos** : Ce plateau qui dépasse 1000 m est situé dans la zone de végétation de la savane nord-guinéenne. Le matériel typique de *A. nigerianum* est issu d'un marais des contreforts sud du plateau de Jos.

Une nouvelle population est connue depuis 1972, grâce au collecteur Hughes, de Kano. La présence d'une phase bleue n'a pas été décelée. Les flancs des mâles, d'une belle couleur bleu-ciel, sont couverts dans la partie antérieure du corps, de points rouges irrégulièrement répartis, qui s'agrandissent vers la caudale tendant à former des taches. Les bandes jaune clair sont très larges. Les traits dominants sont la présence de bandes jaunes qui ont tendance à se rejoindre au niveau de la caudale (fig. 9) et la coloration peu marquée de la gorge. La longueur standard de ces Poissons peut atteindre 10 cm.

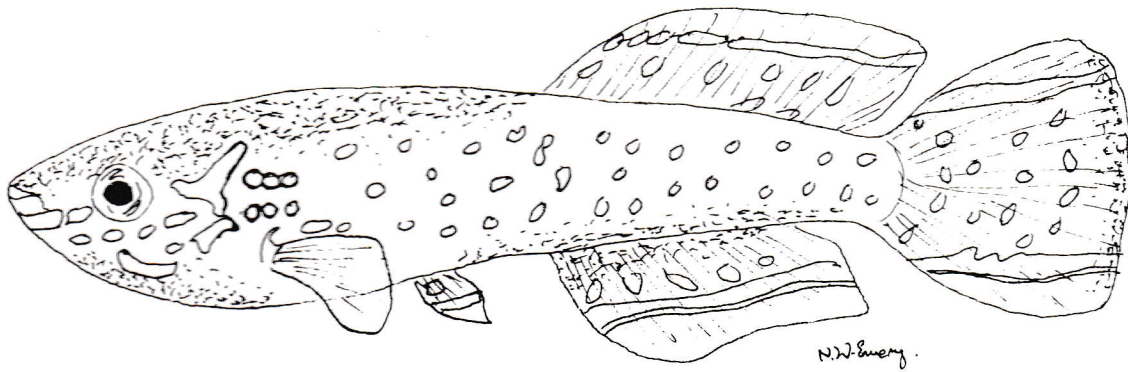
Le *gardneri* de Jos présente un caractère annuel accentué : à chaque saison sèche, le biotope subit un assèchement complet.

En aquarium, de nombreux œufs présentent une diapause et nécessitent une incubation d'au moins huit semaines à sec. Certains cependant, se développent dans l'eau, comme les non annuels. Ajoutons que Langton signale l'importation aux Etats-Unis d'une population de Kano, assimilable à la précédente. Ce serait la localité la plus septentrionale de *A. gardneri*.

Trois autres populations «jaunes» sont connues, entre la rivière Benoué et la côte.

— **Makurdi** : Cette forme qui doit son nom à la ville de Makurdi, en Nigéria a également été importée par Hughes en 1974.

Les flancs du mâle sont d'un beau bleu pâle métallique et le



N.W. Emery.

Fig. 6 - Phénotype jaune de la population d'Enugu, mâle. Dessin de N.W. Emery.



Fig. 7 - *A. gardneri* mâle de Eyemojok. Scheel, Courtoisie T.F.H.



Fig. 8 - *A. gardneri*, mâle issu d'un croisement Eyemojok-Owo. Scheel, Courtoisie T.F.H.

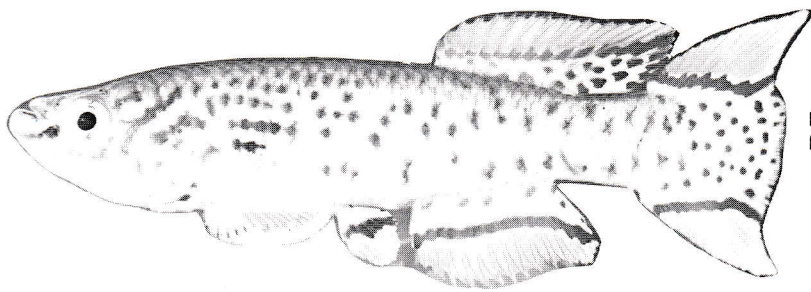


Fig. 9 - *A. gardneri* du plateau de Jos R. Langton

Fig. 10 - *A. gardneri* d'Obudu R. Langton

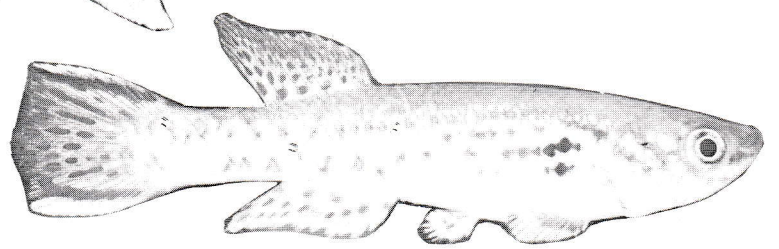


Fig. 11 - Biotopes de la population d'Enugu



Fig. 12 -

Photos Emery

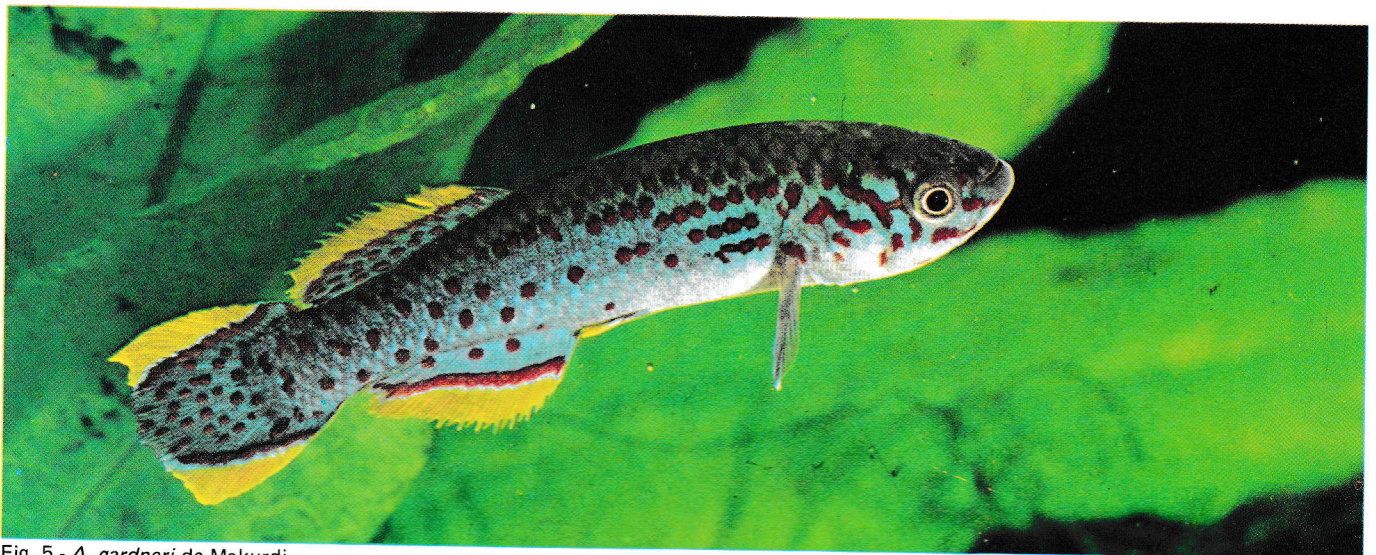


Fig. 5 - *A. gardneri* de Makurdi

J.H. Huber

patron de coloration rappelle, par certains aspects, (caudale par exemple) celui de *Jos*. Malheureusement, nous manquons encore de précisions sur le lieu de capture, en particulier s'il est situé au nord ou au sud de la rivière Benoué, qui représente un important réseau hydrographique. Quoi qu'il en soit, cette population est un nouveau maillon dans la série des populations discontinues de cette espèce. Comme elle semble non annuelle (23 jours d'incubation), une hypothèse vraisemblable serait de la placer à côté des populations de Port-Harcourt et d'Enugu. Néanmoins, tous les œufs observés par l'un de nous (J.H.H.), en décembre 74, étaient en diapause et ce fait nous incite à une certaine prudence (fig. 5).

— **Enugu** : Cette population habite les petits marigots autour d'Enugu. Elle ressemble, par beaucoup de caractères, à celle de Port-Harcourt. Seule la bande rouge submarginale est plus foncée (fig. 6, 11, 12).

— **Port-Harcourt** : En 1961, le collecteur suédois **Hannerz** capture deux mâles dans la rivière Wokocha, près de Port-Harcourt, en compagnie de *A. arnoldi* Boul. D'autres importations ont lieu par la suite sous le nom commercial de *A. calliurum ahli*. Dans la phase jaune, les bandes sont souvent orangées et plus larges que dans les populations des environs d'Akure, mais moins que dans celles du plateau de Jos. Cette population se distingue aisément des autres par le très grand nombre de points rouges qui se détachent sur des flancs plutôt verts. Elle ne présente aucun caractère annuel et, comme les deux précédentes, est très prolifique.

III - POPULATIONS DU BASSIN DE LA CROSS.

Originaires de la partie sud orientale de la Nigéria et des zones adjacentes du Cameroun occidental, elles ne sont connues jusqu'à présent que par la phase bleue. Elles se caractérisent par une variabilité plus grande, des taches remplaçant les points rouges, la formation de lignes rouges horizontales et la présence de filaments prolongeant les nageoires. Leur maintien en aquarium est plus difficile.

— **Obudu** : La souche d'Obudu a été collectée en juillet 1973 par **Hughes**. Deux patrons de coloration sont connus. Le premier qui est celui des types de la sous-espèce *obuduense* W. et J., présente une couleur de fond vert métallique à jaune vert. Des séries de points rouges forment quatre lignes horizontales sur le premier tiers du corps et se transforment, vers l'arrière, en un dessin irrégulier de taches. En plus de la coloration blanc bleutée des nageoires apparaît, à l'anale, un fin liseré noir, mais selon **Scheel** (1968), ce caractère est commun aux populations de la Cross. Les femelles diffèrent des autres femelles de l'espèce par la présence, sur le corps olive-brun, de rangées de très petits points rouges (fig. 10).

Le second patron de coloration est très sombre. Le corps bleu-vert est parsemé de larges taches rouges foncées et les bandes sont blanches. La femelle ne possède pas de points rouges.

Ces Poissons ne sont pas annuels (les œufs, de 1,3 à 1,5 mm de diamètre, éclosent après 15 à 20 jours) et sont sympatriques avec *A. ndianum*. Leurs femelles se ressemblent beaucoup.

— **Eyomojok** : Cette localité est au Cameroun occidental. Plusieurs populations, présentant un haut degré de variabilité, ont été capturées dans la zone comprise entre les localités d'Eyomojok, Besongabang et Mamfé.

Une première importation, en 1966, connaît une faible diffusion. Elle est photographiée et étudiée par **Scheel** (N = 20) (fig. 7). **Radda** et **Haefelin** l'introduisent à nouveau en 1970, mais des différences dans les patrons de coloration existent avec la première souche. La seconde présente en effet des rangées de points rouges tendant à former des lignes horizontales assez irrégulières.

— **Besongabang - Mamfé et Bachou-Akagbé** : C'est au cours de la même expédition, en 1970, que des spécimens sont pêchés près de Besongabang-Mamfé. Des individus très voisins sont capturés en 1971 et 1972, à trois kilomètres du carrefour de la route de Bachou-Akagbé, vers Manyemen. Comme seule différence, la dorsale des spécimens de Bachou-Akagbé, porte deux lignes rouges sensiblement parallèles.

La reproduction est annuelle. L'incubation à sec varie de 30 à 90 jours, parfois davantage, à la température de 21°C. La maturité est atteinte après 10 mois environ.

— **Lac Ejagham** : Des spécimens issus de mares connectées à un ruisseau d'écoulement du lac Ejagham ont également été rapportés par l'expédition très fructueuse de 1970. Ces mares sont asséchées périodiquement et la population est ainsi isolée. La coloration diffère seulement des deux précédentes par la présence de zones orangées sur la partie inférieure du corps et sur l'anale. Toutes les nageoires impaires sont en outre prolongées par des filaments, les plus longs que l'on connaisse chez *A. gardneri* (fig. 1).

Cette souche est évidemment annuelle. Tous les essais en pleine eau ont été voués à l'échec. L'incubation à sec, dans la tourbe fibreuse, dure 32 à 40 jours. La croissance des alevins est très rapide et, bien qu'annuels, les Poissons peuvent vivre jusqu'à deux ans en aquarium.

Le nombre diploïde de chromosomes est, d'après **Radda**, de 37 pour un mâle et 39 pour une femelle, suivant qu'il y a un ou trois grands métacentriques.

IV - POPULATION DE MISAJÉ.

Cette population est étonnante à bien des égards. Etant donné sa position géographique au Cameroun nord occidental, elle est située assez loin de toute autre population «jaune». Le patron de coloration des mâles est typiquement camerounais, de larges taches formant des dessins irréguliers sur les flancs, tantôt isolés en «étoiles», tantôt réunies en bandes (fig. 13). Ce patron de coloration très particulier et surtout la partie arrière du corps font penser à une toute autre espèce : *A. geryi*.



Fig. 13 - *A. gardneri* de Misajé

J.H. Huber

La tendance au prolongement des nageoires semble n'affecter que la caudale (faiblement). Autres faits uniques : ces spécimens sont plus petits que la moyenne des autres populations et ils ont été capturés dans deux biotopes très différents, un ruisseau de montagne à courant rapide et des marigots voisins. Dans le ruisseau se trouvent les mêmes espèces accompagnantes que celles de Bachou-Akagbé (*Procatopus aberrans*, *Barbus callipterus*, etc). *A. gardneri* de Misajé est aussi un annuel. Bien que très prolifique, sa reproduction n'est pas aisée, car l'éclosion est difficile à obtenir. Un grand nombre d'œufs restent, en effet, en diapause et nécessitent un assèchement de un à trois mois. Les autres sont incubés dans l'eau, mais les résultats ne sont pas satisfaisants. Il est souvent nécessaire d'assécher plusieurs fois la tourbe avant d'obtenir l'éclosion totale des œufs. Tous les caractères précédents rappellent les phases bleues de la zone de Mamfé, mais la population de Misajé appartient au bassin de la Benoué et non à celui de la Cross, ce qui permet de la relier, et c'est très important, à la population jaune de Makurdi et à ses dérivés. Comme de plus il paraît certain que *A. gardneri* est absent entre Misajé et Mamfé, il est logique de supposer un raccordement avec les populations nigériennes. Les populations intermédiaires manquent hélas pour l'instant. L'étude des *A. gardneri* de Misajé sera sans aucun doute intéressante bien que leur croissance, relativement lente, soit un handicap.

POSITION SYSTEMATIQUE :

La prise en considération de critères tels le patron de coloration, le pourcentage des mâles et des femelles dans les reproductions, les facteurs d'annualisme liés aux biotopes, l'altitude, les types de sols traversés, les bassins hydrographiques sont utiles pour la systématique des populations de *A. gardneri*. Certaines de ces données sont résumées à la figure 4.

I - Position interspécifique :

Comme l'a montré très justement Scheel (1971) *A. gardneri* est restreint à certains types de sols ; les populations nigériennes, autour d'Akure et du plateau de Jos, vivent en effet sur le complexe de base (roches anciennes). Il existe cependant des exceptions : Makurdi et peut-être Enugu sont dans la zone des sédiments crétacés et Port-Harcourt dans celles des sédiments tertiaires. Au Cameroun, *A. gardneri* préfère les régions de plaines autour de Mamfé, sur les sols sédimentaires du Crétacé. Dans le même bassin de la rivière de Cross et sur les sols partiellement volcaniques il est remplacé par son plus proche parent, *A. mirabile* Radda. D'autres espèces sont voisines de *A. gardneri*, mais à un degré moindre. Ce sont *A. cinnamomeum* Clausen, des plateaux du sud du Cameroun occidental, *A. santaisabellae* Scheel de l'île de Fernando Poo et *A. marmoratum* Radda des environs de Kumba. Enfin, *A. gardneri* est proche de *A. scheeli* Radda dont la patrie est incertaine. *A. gardneri* possède, nous l'avons vu, le caryotype généralisé (N 20) du genre *Aphyosemion*; on comprend donc qu'il se croise facilement avec d'autres espèces telles que *A. australe* Rachow ou *A. cinnamomeum* (etc...), mais les produits sont stériles. Le

dernier croisement connu a été effectué par l'un de nous (A.J.W.) entre *A. gardneri* et *A. ndianum* d'Obudu. Ces espèces, sympatriques, ont évidemment donné une descendance stérile.

II - Position intraspécifique :

A. gardneri est une espèce polytypique que Radda (1974) a proposé de diviser en trois sous-espèces : *A. g. nigerianum* pour les formes de la Nigéria et la population de Misajé, *A. g. mamfense* pour les populations des environs de Mamfé, *A. g. lacustre* pour les spécimens du lac Ejagham. D'autre part, Wright et Jeremy (1974) ont créé, pour la population d'Obudu, la sous-espèce *obuduense*. L'un de nous (J.-H. H.) émet des réserves quant à la validité de cette classification, surtout en ce qui concerne *A. g. nigerianum*, car les spécimens d'Okwoga qui devraient constituer les types de la sous-espèce nominale (*A. gardneri gardneri*) n'ont pas été étudiés vivants et ont été inclus par Radda dans sa sous-espèce *nigerianum*. Si l'identité des spécimens d'Okwoga avec ceux des autres souches réunis sous le nom de *nigerianum* est démontrée, ce dernier devient un synonyme récent de *gardneri*. De plus, des expériences ont montré que les populations de Port-Harcourt et d'Akure sont interfertiles, tandis que celles de Eyomojok et d'Owo sont interfertiles (fig.8). Il ne semble donc pas possible de donner un statut subsppécifique unique à l'ensemble des populations nigériennes d'autant que certaines populations se comportent entre elles comme des espèces distinctes (interstérilité des produits).

On peut admettre plutôt qu'à l'instar de *A. bivittatum*, *A. gardneri* est composé d'un ensemble d'espèces cryptiques que Scheel appelle «bioespèces». Il est probable que des études ultérieures démontreront l'isolement génétique avancé de certaines populations et que le statut spécifique pourra alors leur être attribué. De plus, il reste les problèmes posés par les nouvelles populations de Makurdi et Misajé, ce qui laisse un vaste champ d'étude pour éclaircir la phylogénie de cette espèce «polytypique».

BIBLIOGRAPHIE

- Scheel J.J., 1964. — *Aphyosemion nigerianum*. *Aquarium Journal*, 35, p. 510-515, 519, 550, 567-568, 596-612.
- Scheel J.J., 1971. — The Killifishes of West Cameroon and the adjacent parts of East Cameroon and Nigeria. *B.K.A. (British Killifish Association)*.
- Radda A.C., 1973. — Notes on the Distribution, Ecology and Variability of the *Aphyosemion gardneri*, Superspecies in West Cameroon. *B.K.A. publication*, p. 1-8.
- Radda A.C., 1974. — Studien zur Cytogenetik Taxonomie und Verbreitung der «Gardneri-Gruppe» der Gattung *Aphyosemion* (Osteichthyes, Cyprinodontidae) aus dem Südlichen Westkammerum. *Jahrbuch Nat. Mus. Bern*, 5, p. 1-11.
- Langton R.W., 1974. — Notes on the *Aphyosemion gardneri* Superspecies. *A.K.A. (American Killifish Ass.) Killie Notes*, 7, (2), p. 47-57.
- Wright A.J. et Jeremy, 1974. — *Aphyosemion gardneri obuduense*. *B.K.A. publication*, p. 1-4.