

Préface

Depuis les travaux de pionnier de Louis Agassiz au début du XIX^e siècle, les poissons fossiles ont fait l'objet de très nombreux travaux scientifiques et leur histoire évolutive a pu être reconstituée avec une certaine précision, même si (et on peut s'en réjouir) des découvertes nouvelles viennent sans cesse apporter des informations nouvelles et éventuellement remettre en cause nos conceptions. Pourtant, contrairement à celle d'autres groupes, tels que les mammifères ou les dinosaures, cette histoire n'a pas fait souvent l'objet de synthèses globales permettant de la replacer dans le cadre plus vaste de l'évolution de la géographie et des environnements de notre planète, et on peut se demander pourquoi, car les poissons sont un matériel de choix pour de telles études.

Le livre de Lionel Cavin comble cette lacune en présentant au lecteur un tableau de l'histoire évolutive des poissons d'eau douce depuis 250 millions d'années, soit le début du Trias. Ce long intervalle de temps a été marqué par des événements considérables tant en ce qui concerne l'évolution de ces animaux, avec l'apparition de groupes nouveaux et la succession d'assemblages fauniques divers, que dans l'histoire de la Terre et des êtres vivants, marquée par l'éclatement de la Pangée, des changements climatiques importants, des variations du niveau des mers et des crises biologiques de grande ampleur. C'est durant cette période que le monde ichthyologique moderne s'est mis en place, un événement qui ne le cède en rien, du point de vue de l'importance biologique, aux radiations évolutives des mammifères ou des oiseaux. Les poissons d'eau douce, avec leurs habitats et leurs modes de vie particuliers qui conditionnent leurs possibilités de dispersion géographique, reflètent dans leur histoire au cours du Mésozoïque et du Cénozoïque les grandes modifications de la géographie et de l'environnement au sens large. Fort de sa grande expérience en paléo-ichtyologie, Lionel Cavin retrace cette

histoire qui n'est pas moins riche en événements que celle de groupes d'organismes qui ont davantage attiré l'attention. Cela fait de ce livre un ouvrage assez unique en son genre, propre à intéresser aussi bien les spécialistes des poissons fossiles que les lecteurs s'intéressant plus généralement aux grands phénomènes évolutifs.

Éric BUFFETAUT
Directeur de recherche émérite au CNRS
École normale supérieure de Paris

Introduction

Les poissons d'eau douce constituent aujourd'hui le quart du nombre total d'espèces de vertébrés et la moitié du nombre d'espèces de poissons. Pourtant, le volume de l'environnement qu'ils occupent ne représente qu'un dix millième de l'ensemble du volume d'eau sur Terre. Depuis quand cette énorme diversité existe-t-elle et comment s'est-elle mise en place ? La fragmentation élevée des environnements continentaux, l'isolement des réseaux hydrographiques et les variations climatiques latitudinales et altitudinales qui caractérisent ces milieux sont quelques-unes des causes à l'origine de cette diversité. Ces caractéristiques ont varié au cours du temps, mais il est probable que la fragmentation des écosystèmes d'eau douce était déjà élevée au Mésozoïque et au Cénozoïque. Parmi les facteurs importants pour l'évolution des poissons d'eau douce, trois d'entre eux ont varié de manière conséquente depuis le début du Mésozoïque : la paléogéographie globale structurée par les mouvements tectoniques, le climat et le niveau marin. Le premier de ces facteurs, d'ordre très général, est associé à la fragmentation de la Pangée qui constitue l'événement tectonique majeur durant les 250 derniers millions d'années. Ce supercontinent formait au début du Trias une masse presque unique qui s'est progressivement morcelée jusqu'à donner la disposition des continents que nous connaissons aujourd'hui. Durant cet intervalle de temps, la fragmentation continentale fut rarement plus importante qu'elle ne l'est aujourd'hui. À la fin du Crétacé, seulement, lorsque l'Inde était encore une île et que l'Afrique n'était pas entrée en contact avec l'Eurasie, la Terre présentait peut-être une géographie des terres émergées plus fractionnée qu'elle ne l'est actuellement. Cette époque est d'ailleurs une période d'endémicité élevée pour les tétrapodes, notamment pour les dinosaures. Les deux autres facteurs sont probablement plus importants que la disposition générale des plaques tectoniques pour comprendre l'histoire évolutive des poissons d'eau douce car ils influencent les possibilités de vie et de dispersion sur des échelles de temps plus courtes. Mais ils sont aussi plus difficiles à caractériser de manière précise, surtout pour les périodes anciennes qui nous concernent ici.

Dans cet ouvrage, nous passerons en revue, à l'échelle mondiale, les groupes de poissons d'eau douce qui ont un registre fossile datant des ères mésozoïque et cénozoïque, c'est-à-dire d'une période couvrant les 250 derniers millions d'années de l'histoire de la Terre. Nous nous intéresserons particulièrement aux contextes paléogéographiques et paléoenvironnementaux qui entourent les fossiles et nous tenterons de replacer ces découvertes dans des histoires évolutives longues. Afin d'identifier les connexions biogéographiques qui existent au sein d'un groupe d'organismes, il est nécessaire de connaître les relations de parenté entre les membres de ce groupe. Pour cela, nous nous intéresserons aux relations phylogénétiques à l'intérieur des clades considérés. Depuis quelques décennies, les phylogénies moléculaires sont de plus en plus nombreuses et complètes. Au-delà des simples relations de parenté que ces arbres nous proposent, ils permettent aussi d'échafauder des hypothèses paléobiogéographiques. Mais pour exister, ces modèles basés sur des topologies atemporelles ont besoin des calibrations fournies par les fossiles. Comme nous le verrons, les schémas obtenus à l'aide de ces calibrations sont encore souvent en décalage par rapport aux données paléontologiques. Mais les écarts semblent se réduire dans les publications récentes. Souvent, trop souvent même, l'incompatibilité entre les scénarios proposés à partir d'analyses moléculaires et le registre fossile est mise uniquement sur le compte de l'imperfection de ce dernier. « L'absence d'évidence ne correspond pas à une évidence d'absence » dit l'adage, ce qui est vrai mais dans certaines limites seulement. Considérer systématiquement que l'absence d'un taxon prévu par un modèle dans un espace et dans un temps donné est exclusivement liée au manque de données paléontologiques ne constitue pas forcément l'hypothèse la plus parcimonieuse. Par exemple, vouloir faire remonter l'origine des ostariophysaires au Paléozoïque, comme le suggèrent certaines phylogénies moléculaires calibrées, est en complète contradiction avec ce que nous connaissons des fossiles. Ou alors, si le registre fossile est à ce point lacunaire, il faut abandonner l'idée qu'il puisse nous enseigner quoi que ce soit à propos de l'histoire évolutive de ces animaux. Ce livre est alors caduc. Kumazawa et Nishida (2000) déclarent à propos d'un problème de ce type concernant l'histoire évolutive des ostéoglossoïdes : « We interpret this apparent discrepancy [between molecular and fossil evidence] to be indicative of the paucity of osteoglossiform fossil records rather than the inferiority of our molecular time estimates (p. 1876). » Avec Forey et Hilton (2010, p. 237) « we beg to differ » sur ce point pour des raisons qui sont exposées dans la suite de cet ouvrage.

Les fossiles de poissons d'eau douce sont relativement rares. Des localités paléontologiques contenant une grande diversité de poissons osseux, à la fois en nombre d'individus et en nombre d'espèces, sont connues au Mésozoïque et au Cénozoïque, mais elles sont majoritairement d'origine marine. Elles constituent souvent des Lagerstätten de préservation et/ou de concentration dont les plus connus

sont, pour le Trias, le Monte San Giorgio à la frontière helvético-italienne, Luoping dans le Yunnan en Chine ; pour le Jurassique Solnhofen en Allemagne et Cerin en France ; pour le Crétacé Haqil, Hugla et Namoura au Liban, et pour le Cénozoïque Monte Bolca en Italie pour ne citer que les plus importants. Il existe cependant quelques Lagerstätten mésozoïques et cénozoïques qui préservent des faunes et des flores d'eau douce. Ils correspondent généralement à d'anciens lacs. Les assemblages de poissons qu'ils contiennent sont moins diversifiés que les assemblages d'origine marine. Citons, sans la décrire encore, la formation triasique-jurassique inférieur de Newark aux États-Unis, le biote du Crétacé inférieur de Jehol en Chine ou la formation éocène de Green River aux États-Unis. Aux côtés de ces sites à préservation exceptionnelle, dans lesquels les spécimens sont souvent conservés entiers et en connexion anatomique, il existe de nombreux gisements paléontologiques d'eau douce où les fossiles sont préservés sous forme d'éléments désarticulés. Ce type de préservation correspond à des environnements continentaux où l'énergie était plus élevée qu'elle ne l'était au fond d'un lac. Il peut s'agir de fleuves, de rivières, de deltas ou de lagunes par exemple. Dans ces milieux, les fossiles sont généralement concentrés dans des lieux plus calmes, tels que les méandres d'une rivière ou les fonds de chenaux d'un delta. Signalons finalement que la majorité de ces sites fossilifères d'origine continentale sont généralement plus difficiles à dater que les sites d'origine marine car, contrairement à ces derniers, ils ne contiennent que rarement des fossiles marqueurs précis.

Malgré la relative rareté et la faible diversité des sites paléontologiques préservant des ichtyofaunes dulçaquicoles en comparaison des sites d'origine marine, ce registre est suffisant pour retracer les grandes étapes évolutives des groupes de poissons caractéristiques de ces milieux. On constate ainsi, sur une échelle de temps longue et sans tenir compte de l'action anthropique récente, que la biodiversité des poissons d'eau douce dans son ensemble présente une diversification très importante à partir du milieu du Mésozoïque. Une étude récente (Guinot et Cavin, 2015a) portant sur les modalités de cette diversification montre, sur la base des données fossiles complétées par les informations extraites des phylogénies morphologiques et moléculaires, que la diversité des poissons d'eau douce dans son ensemble augmente de manière exponentielle depuis 150 millions d'années. Cette tendance contraste avec le mode d'augmentation de la diversité globale des poissons marins, diversité qui semble tendre vers un optimum au cours du temps (voir 5.2.1).

C'est de la mise en place de cette extraordinaire diversification dont il est question maintenant. Nous démarrerons l'histoire il y a 250 millions d'années au Trias, à une période où les clades composant les faunes de poissons d'eau douce étaient très différents des clades actuels. Puis nous traverserons le Jurassique, probablement la période la plus pauvre en information sur ces ichtyofaunes, et

ensuite le Crétacé, la période pendant laquelle s'opère le basculement entre des ichtyofaunes « primitives » et des ichtyofaunes « modernes ». Dès le début du Cénozoïque, les faunes de poissons d'eau douce sont composées essentiellement de familles, voire de genres actuels et leur étude consiste à déchiffrer la mise en place des assemblages actuels. Nous nous intéresserons surtout à la mise en place des faunes dulçaquicoles à une échelle intercontinentale et nous ne détaillerons pas les facteurs responsables des distributions intracontinentales actuelles qui sont essentiellement le résultat des variations climatiques du Néogène, telles que l'aridification en Afrique du Nord et sur la plaque arabique, la fermeture de la Téthys et l'épisode messinien, les périodes glaciaires et notamment le retrait des grands glaciers en Europe et en Amérique du Nord ou encore la mise en place d'un régime de mousson en Asie. De plus, seules les données basées sur des fossiles correspondant à des éléments squelettiques sont prises en compte. Je suis conscient que l'information livrée par les otolithes produirait, pour certaines lignées, des scénarios un peu différents (les premières occurrences seraient parfois repoussées dans le temps). L'approche basée sur l'étude des otolithes est cependant distincte, et basée sur une littérature différente, de celle entreprise ici.