

LA SPECIATION CHEZ LES CYPRINIDÆ DE LA PENINSULE IBERIQUE

par Carlos ALMAÇA

1. Evolution et dispersion des Cyprinidae.

Au début du Tertiaire (DARLINGTON, 1957) ou entre le Crétacé et, au plus tard, l'Éocène (GÉRY, 1969), les Cyprinoidei proviendraient d'un ancêtre Characoidei (DARLINGTON, 1957 ; GÉRY, 1969 ; HENSEL, 1970). Leur origine aurait été l'Asie SE (DARLINGTON), l'Afrique (GÉRY) ou, probablement, l'Asie méridionale (HENSEL).

D'après BANARESCU (1972), le centre de distribution et probablement de dispersion des Cyprinidae se localise en Asie orientale et méridionale. En effet, si l'Asie orientale possède plus de sous-familles endémiques ou presque, l'Asie méridionale présente une plus grande diversité spécifique, conséquence de la variété de Barbinæ termophiles. La faune européenne de Cyprinidae montre des affinités avec les faunes est-asiatique et sibérienne (BANARESCU, 1973 b). Les genres autochtones (euro-sibériens) ont une origine sibérienne et n'ont atteint l'Europe qu'après le dessèchement de la mer d'Obi (Oligocène). Entre l'Oligocène et le Pliocène, la colonisation de l'Europe par des genres sibériens (ou est-asiatiques à travers la Sibérie) a été continuelle (BANARESCU, 1973 a), les premiers étant *Pseudophoxinus*⁽¹⁾, *Tinca*, *Rutilus* et *Chondrostoma*, et les plus récents : *Leuciscus* (*Idus*) et, ensuite, *Abramis* et *Blicca*. En ce qui concerne les immigrants est-asiatiques, les plus anciens auraient été les ancêtres de *Barbus* et *Capoeta*. *Rheogobio*, *Romanogobio* et peut-être *Cyprinus* seraient des immigrants récents, et *Gobio s. str.* et *Rhodeus* plus récents encore (BANARESCU, 1973 b). Les genres est-asiatiques ont également atteint l'Asie occidentale (à travers l'Europe) et les parties de l'Asie moyenne (par le nord, à travers la Sibérie).

La répartition des espèces permet la reconnaissance de plusieurs provinces ou districts ichthyogéographiques dans la sous-région euro-méditerranéenne, celle qui intéresse notre travail. La province centro-européenne (l'Europe au nord des Pyrénées, des Alpes et des Balkans) présente une faune très variée de Cyprinidae centrée dans le bassin du Danube ; *Chondrostoma* (*Machaerochilus*) *toxostoma* est la seule espèce vivant à l'ouest de ce bassin qui n'y existe pas. Dans les provinces méridionales, la faune de Cyprinidae est appauvrie : plusieurs genres centro-européens n'existent pas ou habitent à peine une partie de ces provinces. Par contre, quelques espèces sont exclusives des provinces méridionales. Cependant, il y a des genres ou sous-genres exclusifs des provinces méridionales : *Tropidophoxinellus*⁽²⁾, *Machaerochilus* (sous-genre de *Chondrostoma*) et *Orthroleucos* (sous-genre de *Rutilus*). Les provinces méridionales ont été colonisées, indépendamment, à partir de la province centro-européenne et des faunes particulières, riches en endémismes, s'y sont différenciées. Ces provinces ont été moins atteintes par les glaciations pléistocènes que la province centro-européenne. Ici, le refroidissement a provoqué la disparition de beaucoup d'espèces, le bassin du Danube étant le lieu où la faune pré-pléistocène a survécu le mieux (BANARESCU, 1973 a).

(1) Voir TREWAVAS (1972) et BANARESCU (1973 b). Dans le cadre du présent travail, les espèces incluses dans *Pseudophoxinus* sont les suivantes : *P. hispanicus* (Ibérie) et *P. chaignoni*, *P. callensis* et *P. punicus* (Afrique du nord).

(2) STEPHANIDIS (1974) a rassemblé dans ce genre les espèces jusqu'ici désignées par *Rutilus alburnoides* (Ibérie) et *Rutilus spartiaticus* (Grèce).

2. Les Cyprinidae de la Péninsule ibérique.

Tel qu'on vient de voir, l'origine des genres de Cyprinidae habitant les provinces méridionales est localisée en Sibérie ou en Asie orientale. Ces genres n'ont pu atteindre l'Europe qu'après le dessèchement de la mer d'Obi, pendant l'Oligocène, période où l'orogénèse alpine atteignait son maximum et l'érection des Pyrénées se vérifiait. A la même époque, la transgression oligocène divise l'Europe, faisant communiquer la mer du Nord avec la mer de Tethys par le sud de la Russie (TERMIER, 1960). C'est-à-dire, la simultanéité du dessèchement de la mer d'Obi, permettant l'émigration de genres sibériens, ou à travers la Sibérie, de la transgression oligocène constituant une barrière marine au passage des Cyprinidae, et de l'érection des Pyrénées, constituant une autre barrière au peuplement de l'Ibérie, rend vraisemblable que la colonisation de la Péninsule ibérique par les Cyprinidae ne se soit réalisée que vers la fin de l'Oligocène, car la dispersion de ces animaux est un processus lent. Ceci implique que la région pyrénéenne montre encore, à cette époque-là, assez d'instabilité orogénique pour que des cours d'eau soient capturés, permettant ainsi la pénétration des poissons en Ibérie.

Des immigrants sibériens (BANARESCU, 1973 a, b) atteignirent la Péninsule ibérique : *Pseudophoxinus* et *Tropidophoxinellus* (qui, entre-temps, ont disparu de la province centro-européenne, colonisant également, le premier, l'Afrique NO, et, le deuxième, la région balkanique), *Tinca*, *Chondrostoma*, *Rutilus* et *Leuciscus*. Des immigrants est-asiatiques (*Barbus*) ont atteint l'Ibérie. En ce qui concerne *Phoxinus*, il est douteux que, même dans la zone de sa dispersion naturelle (une petite partie du nord de l'Espagne), il soit autochtone (REY, 1947). *Cyprinus*, *Carassius* et *Gobio* ont été introduits dans la Péninsule ibérique et ne seront donc pas considérés dans ce travail.

A l'époque de la pénétration de ces genres dans l'Ibérie, certaines espèces actuelles telles que *Tinca tinca*, *Barbus meridionalis*, *B. barbus*, *Chondrostoma toxostoma* et même des sous-espèces telle que *Leuciscus cephalus cabeda* étaient déjà, vraisemblablement, différenciées, car elles existent d'une part et de l'autre de la barrière pyrénéenne (SPILLMANN, 1961).

Toutes les espèces ibériques endémiques sont de formation plus récente, très probablement post-oligocène : *Barbus steindachneri*, *B. comiza*, *B. microcephalus*, *Pseudophoxinus hispanicus*, *Rutilus arcasi*, *R. lemmingi*, *Tropidophoxinellus alburnoides* et *Chondrostoma polylepis* et les sous-espèces *Barbus meridionalis graellsii*, *B. barbus bocagei*, *B. barbus sclateri*, *Rutilus arcasi arcasi*, *R. arcasi macrolepidotus*, *Leuciscus cephalus pyrenaicus*, *Chondrostoma polylepis polylepis*, *C. polylepis willkommi* et *C. toxostoma arrigonis*.

3. Rapports entre les Cyprinidae de l'Afrique NO et de la Péninsule ibérique.

D'après GREENWOOD (1972, 1974), l'ichthyofaune du Miocène supérieur de Tunisie présentait des affinités plus grandes avec la faune du Nil passée et actuelle qu'avec l'ichthyofaune tunisienne actuelle, en raison de sa plus grande diversité. Aujourd'hui, et comme les ichthyofaunes du Maroc et d'Algérie, elle est appauvrie par rapport à celles d'autres régions africaines, ses plus grandes affinités étant avec les ichthyofaunes d'Europe et d'Asie mineure. L'extinction de la faune nilotique tunisienne (dont les causes ne nous sont pas connues) et son remplacement (probablement d'ouest) par des genres européens et ouest-asiatiques (tels que *Barbus s. str.* et *Pseudophoxinus*) ne peut être datée que comme post-miocène.

Les affinités des ichthyofaunes dulçaquicoles NO-africaine et européenne ont été signalées par plusieurs auteurs (ALMAÇA, 1968, 1971 c ; BERTIN, 1951 ; DARLINGTON, 1957 ; PELLEGRIN, 1930 a), en particulier celles concernant les *Barbus s. str.* ibériques et NO-africains (ALMAÇA, 1967, 1971 a ; BERTIN et ARAMBOURG, 1958 ; PELLEGRIN, 1930 b).

Barbus et *Pseudophoxinus* sont les genres de Cyprinidae communs à l'Afrique NO et à la Péninsule Ibérique. Le premier est représenté en Ibérie par 4 espèces (ALMAÇA, 1967) et en Afrique NO par 7 ou 8 espèces (ALMAÇA, 1970 a, b). Le deuxième n'a qu'une seule espèce ibérique (*P. hispanicus*) et 3 espèces en Afrique NO (*P. chaignoni*, *P. callensis* et *P. punicus*). En ce qui concerne la systématique du genre *Barbus* on doit remarquer que KARAMAN (1971) présente des vues bien différentes qui ont été réfutées par ALMAÇA (1972) ; ce problème sera repris ci-dessous.

Quelle que soit la systématique adoptée, le fait est que tous les auteurs reconnaissent des affinités très nettes entre les *Barbus s. str.* NO-africains et ibériques. D'autre part, *Pseudophoxinus* se trouve limité, dans la partie occidentale de la sous-région euro-méditerranéenne, à l'Ibérie et l'Afrique NO.

Trois questions très importantes pour une meilleure connaissance de la spéciation des Cyprinidae ibériques seront développées ci-dessous.

Liaisons entre la Péninsule ibérique et l'Afrique NO.

Comme il vient d'être dit, le peuplement de l'Ibérie par les Cyprinidae s'est probablement réalisé vers la fin de l'Oligocène. Le passage de quelques genres (au moins de *Barbus* et *Pseudophoxinus*) à l'Afrique NO devra donc être daté comme post-oligocène et puisque le détroit de Gibraltar s'est ouvert au Pliocène il est sûrement antérieur à cet événement. Le problème d'éventuelles liaisons miocènes entre l'Ibérie et l'Afrique du Nord est donc très important. Voici ce qu'écrit GIGNOUX (1960, p. 617) sur les liaisons ibéro-africaines pendant le Miocène : « Au sud de la Meseta s'allonge d'abord la vaste dépression dans laquelle coule le Guadalquivir : « dépression nord-bétique ». Ensuite viennent des chaînes plissées au Tertiaire : « chaînes subbétiques ». Plus au sud apparaissent de puissantes masses de roches, restes d'un massif ancien également replissé au Tertiaire : « massif bético-rifain ». Plus au sud encore, une nouvelle dépression remplie au Néogène et limitée au sud par la Meseta marocaine, le Moyen Atlas et les causses oranais : « dépression sud-rifaine ».

Par la dépression nord-bétique une communication a dû exister pendant la plus grande partie du Miocène, entre la Méditerranée et l'Atlantique. Mais cette communication a dû se fermer à la fin du Vindobonien.

La dépression sud-rifaine était aussi certainement ouverte jusqu'à l'extrême fin du Miocène.

Au début du Pliocène, ces deux détroits sont certainement fermés : « il ne reste plus d'autre voie libre que celle du détroit de Gibraltar » (GIGNOUX, 1960).

La seule hypothèse possible est la suivante : *Pseudophoxinus* et *Barbus* ont atteint, après le Vindobonien, le massif bético-rifain et de là, après la fin du Miocène (lorsque la dépression sud-rifaine s'est fermée), ont peuplé l'Afrique. Puisqu'après le début du Pliocène le passage vers l'Afrique n'était plus possible, car le détroit de Gibraltar s'est ouvert au nord de la dépression sud-rifaine, *Barbus* et *Pseudophoxinus* ont dû coloniser le massif bético-rifain pendant le Pontien. La colonisation post-miocène de l'Afrique NO par des genres vivant en Ibérie est en accord avec les résultats obtenus par GREENWOOD (1972, 1974) en Tunisie, selon lesquels la faune nilotique ne s'y est éteinte qu'après le Miocène.

Affinités entre les Cyprinidae ibériques et NO-africains.

Sur ce sujet, faute de connaissances directes sur le genre *Pseudophoxinus*, nous nous bornerons au genre *Barbus*.

Les affinités des *Barbus* ibériques et NO-africains sont démontrées non seulement par la morphologie comparée mais aussi par les tendances évolutives qui semblent avoir déterminé la spéciation des uns et des autres.

Plusieurs auteurs ont remarqué les ressemblances entre les *Barbus s. str.* NO-africains et ibériques. PELLEGRIN (1930 b) considère *B. meridionalis graellsii* semblable à *B. setivimensis* et *B. comiza* à *B. nasus*, et *B. barbuis bocagei* très semblable à *B. callensis*. BERG (1932) a également rapproché *B. setivimensis* de *B. meridionalis graellsii* et BANARESCU (1964) croit probable que la forme nord-africaine soit une sous-espèce de *B. meridionalis*. KARAMAN (1971) reconnaît des affinités entre plusieurs formes nord-africaines de *Barbus s. str.* et une espèce du Proche-Orient, *B. capito*, espèce qui existerait aussi dans les Péninsules ibérique et balkanique. En fait, chez toutes ces formes, les caractéristiques de la dorsale sont semblables (ALMAÇA, 1972). Nous croyons, cependant, que la systématique préconisée par KARAMAN est basée sur des matériaux d'étude insuffisants et des caractères très variables, contenant donc des interprétations erronées

sur les limites des espèces (ALMAÇA, 1972). Les conclusions de KARAMAN ne seront donc pas tenues en compte dans le présent travail.

Parmi les caractéristiques morphologiques montrant des affinités entre les *Barbus* ibériques et nord-africains figurent celles qui présentent la plus grande valeur taxinomique. En effet, la forme du corps et de la tête, les écailles, les barbillons, la nageoire dorsale et son dernier rayon osseux, etc., montrent des affinités étroites entre ces deux ensembles d'espèces. Mais, les tendances évolutives dominantes chez les *Barbus* des deux provinces semblent également identiques (ALMAÇA, 1967, 1971 a), montrant ainsi que le même projet génétique ancestral s'est diversifié tout en conservant, pourtant, des lignes d'évolution semblables.

Partant du principe que des populations oligocènes de *B. barbuis* et *B. meridionalis* ont colonisé l'Ibérie et que ces espèces sont plus anciennes que les endémiques ibériques, ALMAÇA (1967) a proposé un schéma de spéciation des formes dérivées de *B. barbuis*, caractérisé par l'évolution corrélative des traits suivants :

a) renforcement du dernier rayon épineux de la dorsale et des denticulations de son bord postérieur ; ce renforcement n'étant pas accompagné par un développement proportionnel des rayons postérieurs de la nageoire, le profil supérieur de celle-ci devient concave et presque perpendiculaire au dos de l'animal ;

b) allongement de la tête accompagné de la modification de son profil dorsal (lequel passe de légèrement convexe à rectiligne ou même légèrement concave) et de l'approche des yeux de ce profil ; secondairement, chez *B. microcephalus*, la tête devient plus courte et son profil convexe, les yeux s'éloignant de celui-ci ;

c) raccourcissement des barbillons ;

d) diminution des dimensions des écailles.

L'évolution selon ces tendances aurait mené à la formation successive, à partir des populations oligocènes de *B. barbuis*, des espèces suivantes : *B. steindachneri*, *B. comiza* et *B. microcephalus*.

Deux au moins de ces tendances se seraient également manifestées au cours de la spéciation des *Barbus s. str.* de l'Afrique NO (ALMAÇA, 1967, 1971 a) : le renforcement du dernier rayon épineux de la dorsale et de ses denticulations postérieures, le premier étant accompagné de l'évolution du profil supérieur de la dorsale, et la diminution des dimensions des écailles. Dans ces conditions, et nous basant sur l'hypothèse que des populations ibériques de *B. barbuis* auraient peuplé l'Afrique NO y évoluant selon ces tendances, nous avons suggéré que la formation des espèces actuelles de *Barbus s. str.* aurait suivi l'ordre ci-dessous mentionné (ALMAÇA, 1971 a) :

<i>B. moulouyensis</i> <i>B. massaensis</i>	}	Dernier rayon épineux de la dorsale ossifié jusqu'à la moitié de sa hauteur et sans denticulations ou avec des denticulations faibles ; écailles grandes : 6-7/33-41/3-4.
<i>B. callensis</i> <i>B. antinorii</i>		Dernier rayon épineux de la dorsale ossifié au moins sur les 2/5 ^e de sa hauteur et avec des denticulations variables, généralement moyennes ; écailles moyennes : 7-8/42-45/4-6.
<i>B. biscarensis</i> <i>B. magniatlantis</i>	}	Dernier rayon épineux de la dorsale ossifié au moins sur les 2/5 ^e de sa hauteur et avec des denticulations fortes ; écailles petites : 7-8/46-50/5-6.
<i>B. nasus</i>		Dernier rayon épineux de la dorsale ossifié sur les 3/4 de sa hauteur et avec des denticulations très fortes ; écailles petites : 8-9/48-52/4-5.

Mais les *Barbus* NO-africains ont encore évolué selon deux tendances dont une seulement s'est manifestée chez les ibériques. Il s'agit de la position relative de l'origine des pelviennes et de la dorsale : chez *B. moulouyensis*, *B. massaensis*, *B. callensis*, *B. biscarensis* et les *Barbus* ibériques, l'origine de la dorsale est placée en avant ou au niveau de l'origine des pelviennes ; chez *B. antinorii*, *B. magniatlantis* et *B. nasus*, l'origine de la dorsale est placée en arrière de l'origine des pelviennes. Cette dernière tendance est donc considérée comme dérivée de la première, celle-ci étant la seule se manifestant chez les espèces ibériques et NO-africaines supposées les plus primitives (*B. moulouyensis* et *B. massaensis*). Deux points doivent encore être mis en relief.

Considérons tout d'abord le schéma de spéciation proposé pour les *Barbus* ibériques et NO-africains. Il est basé sur l'hypothèse que chez les populations oligocènes de *B. barbuis* le dernier rayon épineux de la dorsale serait peu ossifié et ses denticulations faibles, l'évolution des espèces dérivées de ces populations étant marquée par l'ossification progressive de ce rayon et le renforcement de ses denticulations. La plasticité de ces caractères chez les populations actuelles de *B. barbuis* ne contrarie pas l'hypothèse dont nous sommes partis. En effet, chez *B. barbuis plebejus*, le dernier rayon épineux de la dorsale est faiblement ossifié (en moyenne sur le 1/3 de sa hauteur) et ses denticulations sont faibles (en moyenne 2,4 denticulations/mm) ; chez *B. barbuis bocagei*, ce même rayon est ossifié sur la moitié de sa hauteur et les denticulations sont moyennes (densité supérieure à 1,5 dent./mm) et disparaissent avec le vieillissement des poissons ; chez *B. barbuis sclateri*, le même rayon est ossifié sur 1/2-3/4 de sa hauteur et les denticulations sont fortes bien qu'en nombre identique à *B. barbuis bocagei* ; chez *B. barbuis barbuis* de la Vistule (ALMAÇA, 1967), la portion ossifiée s'étend sur 1/2-3/4 de sa hauteur et les denticulations sont fortes, leur nombre étant inférieur à 1,5 dent./mm, etc.

Deuxièmement, il faut considérer l'éventuelle participation de populations de *B. meridionalis* dans le peuplement de l'Afrique NO. On a vu ci-dessus que plusieurs auteurs ont approché *B. meridionalis* de *B. setivimensis*, cette dernière forme étant conspécifique avec *B. callensis* (ALMAÇA, 1970 a). Nous ne croyons qu'aucune des espèces NO-africaines puisse être mise en rapport avec *B. meridionalis* car celle-ci est caractérisée par l'absence de denticulations sur le dernier rayon épineux de la dorsale. Tout au plus, on pourrait faire dériver *B. moulouyensis* et *B. massaensis* de *B. meridionalis*, ces espèces NO-africaines parfois ne présentant pas de denticulations. Mais d'autres raisons, d'ordre écogéographique, font croire que la pénétration de *B. meridionalis* en Afrique n'est pas probable. Tout d'abord, l'aire très limitée de *B. meridionalis meridionalis* en Espagne : la région NE. La sous-espèce *graellsii* qui habite le bassin de l'Ebre et une partie du bassin du Tage et du versant cantabrique s'est probablement différenciée après l'interruption des liaisons entre l'Ibérie et l'Afrique. Ensuite, on devra considérer les préférences écologiques de *B. meridionalis*, préférences relatives à des conditions non fréquentes en Afrique NO. Cette espèce habite, en effet, des eaux plus froides et oxygénées que *B. barbuis*. Ainsi, en Espagne, *B. meridionalis* habite les fleuves de montagne (REY, 1935), en France les altitudes moyennes (SPILLMANN, 1961), en Roumanie sa zone caractéristique est celle qui suit la zone à truite (BANARESCU, 1966), etc.

Genres représentés en Ibérie et n'ayant pas peuplé l'Afrique NO.

En accord avec les hypothèses émises précédemment, tous les genres de Cyprinidae actuellement représentés en Ibérie y étaient déjà lorsque le passage vers l'Afrique NO a été possible. Or, mis à part *Barbus* et *Pseudophoxinus*, aucun d'eux n'a colonisé l'Afrique ou bien leur colonisation n'a pas été couronnée de succès. La discussion des éventuelles causes de cette absence de colonisation nous semble importante. Trois groupes de facteurs ont pu intervenir, isolément ou conjointement : facteurs écologiques, géographiques et accidentels.

Il a été précédemment mentionné que l'ichthyofaune du Miocène supérieur de Tunisie avait des affinités nilotiques. Elle comprenait des genres tels que *Lates*, *Clarias*, *Clarotes*, *Polypterus* et peut-être *Barbus* et *Synodontis* (GREENWOOD, 1972). D'après le même auteur, on a l'impression que, pendant le Miocène, il y avait une faune dulçaquicole assez uniforme (tout

au moins au niveau générique) amplement répartie en Afrique au nord de l'Equateur. Actuellement, l'Afrique NO est surtout habitée par des éléments d'origine européenne, la région occidentale du Maroc constituant, pourtant, une zone de transition où l'on trouve côte à côte des éléments européens (*Barbus s. str.*) et éthiopiens (*Labeobarbus*) (BERTIN, 1951). On constate donc que, pendant le Miocène comme à l'époque actuelle, les conditions écologiques caractéristiques de l'Afrique NO ne permettent que le peuplement avec succès de genres thermophiles tels que *Barbus* et *Pseudophoxinus*. Même si, à l'époque du passage d'Ibérie en Afrique NO, les conditions étaient différentes, leur évolution n'aurait pas permis la survivance de formes ayant d'autres exigences comme cela est démontré par la composition faunistique des eaux douces NO-africaines (BERTIN, 1951).

Mais la réalité prouve que chez plusieurs genres ibériques, des espèces ou sous-espèces se sont différenciées avec une répartition méridionale qui suggère, pour ces formes, qu'une incompatibilité écologique aux conditions NO-africaines n'est pas à considérer. Ce sont les cas, par exemple, de *L. cephalus pyrenaicus*, *Tropidophoxinellus alburnoides*, *Rutilus lemmingi* et *Ch. polylepis willkommi*. Cela pourra signifier que la formation de ces taxa est post-miocène.

Outre les raisons écologiques, on doit considérer celles d'ordre géographique. Plusieurs formes ibériques présentent une répartition septentrionale, car elles sont demeurées probablement toujours très éloignées des aires méridionales à partir desquelles le peuplement d'Afrique N.O. s'est réalisé. Ce seront les cas, parmi d'autres possibles, de *Phoxinus*, *Tinca* et *B. meridionalis*.

Enfin, on doit admettre que certaines formes habitant des aires ibériques méridionales ont pu, par action du seul hasard, ne pas migrer vers le continent africain. Les fractions parfois assez réduites des ichthyofaunes qui sont transférées au cours des processus de colonisation (par exemple, le peuplement de la Péninsule Ibérique à partir de la province centro-européenne) montrent d'ailleurs que le rôle du hasard ne doit pas être négligé.

4. *Vitesse de spéciation chez les Cyprinidae ibériques.*

Nous pouvons, maintenant, tenter une estimation du temps de spéciation des Cyprinidae ibériques ou, plus correctement, sur les âges maxima probables des endémiques ibériques.

Avant la fin de l'Oligocène, les formes qui habitent d'une part et d'autre de la chaîne pyrénéenne étaient déjà différenciées. Ce sont les cas de *T. tinca*, *B. meridionalis*, *B. barbatus*, *Ph. phoxinus*, *Ch. toxostoma* et *L. cephalus cabeda*.

En ce qui concerne les endémiques ibériques, on pourra distinguer deux groupes: 1) ceux qui étaient déjà formés à l'époque où le passage vers l'Afrique a été possible (Pontien) mais qui n'ont pas colonisé le continent africain par incompatibilité géographique et, ou, écologique; ces taxa ne s'étaient pas formés avant la fin de l'Oligocène; à ce groupe appartiennent *B. meridionalis graellsii*, *B. barbatus bocagei*, *Ch. polylepis polylepis* et peut-être *Ch. toxostoma arrigonis*; et 2) ceux qui, grâce à leur compatibilité écologique et géographique, auraient probablement peuplé l'Afrique NO si, à cette époque-là, ils étaient déjà différenciés; ces taxa ne se seraient pas formés avant le Pontien; ce groupe comprendra *B. barbatus sclateri*, *B. steindachneri*, *B. comiza*, *B. microcephalus*, *L. cephalus pyrenaicus*, *R. arcasi*, *R. lemmingi*, *Tropidophoxinellus alburnoides* et *Ch. polylepis willkommi*.

En ce qui concerne le temps de spéciation de *Pseudophoxinus hispanicus*, deux hypothèses nous semblent possibles. L'âge de cette espèce est, comme d'autres endémiques ibériques, post-oligocène. Mais, si *P. hispanicus* était différenciée avant le Pontien, les espèces NO-africaines de *Pseudophoxinus* pourraient être dérivées de celle-là. Ou alors, une population ancestrale des espèces africaines et ibérique aurait peuplé l'Afrique, après le Pontien, *P. hispanicus* en Ibérie et *P. chaignoni*, *P. callensis* et *P. punicus* en Afrique NO. L'étude détaillée de la morphologie comparée des quatre espèces permettra peut-être de choisir entre l'une ou l'autre hypothèse.

Tout ceci est relatif, rappelons-le, aux âges maxima probables des endémismes ibériques. Certains suggèrent une différenciation ancienne, laquelle obligera, peut-être, à la révision de leur statut taxinomique. Ainsi, *L. cephalus cabeda* et *L. cephalus pyrenaicus*, *B. barbatus bocagei* et *B. barbatus sclateri*, *Ch. polylepis polylepis* et *Ch. polylepis willkommi* ne présentent pas les

populations intermédiaires caractéristiques des sous-espèces (ALMAÇA, 1965, 1967). On a montré (ALMAÇA, 1971 b) que *B. barbuis haasi*, décrit d'Espagne et considérée comme possible population intermédiaire entre *B. barbuis barbuis* et *B. barbuis bocagei*, ne diffère point de cette dernière. D'autres suggèrent, par contre, une spéciation plus récente : c'est le cas des populations ibériques de *Rutilus*, dont la systématique n'est pourtant pas assez bien connue. Ces problèmes seront repris ci-dessous.

Outre l'estimation des âges maxima probables, il est important de connaître, dans la mesure du possible, les vitesses de spéciation des Cyprinidae ibériques. Faut de données assez précises, cela n'est pas toujours facile. MAYR (1963, 1970) fait remarquer que la vitesse de spéciation dépend d'une série de facteurs dont l'action réciproque en synergie ou antagoniste déterminera des vitesses de spéciation très élevées ou très basses. D'après le même auteur, ces facteurs sont les suivants : 1) fréquence des barrières ; 2) vitesse d'acquisition de l'isolement génétique par les populations isolées et 3) degré de diversité écologique (niches écologiques libres pour les espèces récemment formées). Seule l'acquisition de l'isolement génétique dépend, pour sa part, de : a) la dimension de la population isolée ; b) du système génétique ; c) du degré de perfectionnement de l'isolement ; d) du taux de mutation et e) du taux de sélection.

Il n'y a que peu de données sur la vitesse de spéciation chez les poissons et celles dont on dispose montrent que, comme chez d'autres animaux, certaines espèces, dans des conditions particulières, se sont formées très rapidement, tandis que d'autres se sont différenciées très lentement. Ainsi, MILLER (1961) croit que beaucoup d'espèces de poissons de la région occidentale des Etats-Unis se sont formées pendant le Pléistocène. D'après le même auteur, la période post-pluviale (10 000-12 000 ans) sera, en général, associée à la différenciation de sous-espèces, bien que, en des circonstances exceptionnelles, des espèces pourront se former en quelques milliers d'années. Chez les poissons des déserts, par exemple, l'isolement de populations de faible dimension, pour lesquelles s'accroît la probabilité de fixation (et d'élimination) des gènes par endogamie et par hasard, et les températures plus élevées de l'eau accélérant la différenciation génétique par accroissement du nombre de générations annuelles et du taux de mutation constitueront, entre autres, des facteurs accélérateurs de la spéciation. D'après SVARDSON (1961) un isolement de 60 000-120 000 ans a été suffisant pour la différenciation de plusieurs paires d'espèces jumelles appartenant aux genres *Myoxocephalus*, *Osmerus*, *Coregonus*, *Clupea* et *Gasterosteus*.

Dans les lacs, la vitesse de spéciation des poissons peut atteindre des valeurs très élevées. Selon MYERS (1960), dans le lac Lanao, une seule espèce, *Barbus binotatus*, est née il y a environ 10 000 ans. Environ 170 espèces d'*Haplochromis* du lac Victoria se sont formées, d'après GREENWOOD (1973), depuis le Pléistocène moyen.

Les vitesses de spéciation des Cyprinidae ibériques pourront être mieux évaluées après considération des formes de spéciation vraisemblablement agissantes dans la Péninsule Ibérique. Bien que notre discussion porte initialement sur la spéciation des Cyprinidae ibériques et NO-africains, la connaissance des processus chez les uns ayant des implications sur leur connaissance chez les autres, nous aborderons avec plus de détail la formation des espèces ibériques.

Formes de spéciation chez les Cyprinidae ibériques et NO-africains.

Dans une révision récente, BUSH (1975) considère trois formes de spéciation chez les animaux : allopatrique (par subdivision et par effet fondateur), parapatrique et sympatrique. Mise à part la forme sympatrique, qui semble limitée aux parasites, les spéciations allopatrique ou parapatrique sont la règle chez la majorité des animaux. Chez les poissons en particulier et bien que dans certains cas la spéciation parapatrique semble possible, par exemple, chez quelques *Haplochromis* des lacs est-africains (BUSH, 1975), c'est la spéciation allopatrique qui prédomine. N'ayant pas de raisons pour croire que chez les Cyprinidae ibériques et NO-africains la spéciation parapatrique ait joué un rôle de quelque importance, nous nous bornerons à la discussion de la forme allopatrique.

La spéciation allopatrique présuppose l'interruption du flux de gènes entre populations par

des barrières spatiales. En conséquence, la population isolée pourra, avec le temps, se différencier génétiquement des autres populations. Revenant, éventuellement, au contact avec ces populations, le flux génétique ne s'établira pas si la séparation a assez duré pour que la population isolée atteigne l'isolement reproductif. Deux types principaux de barrières spatiales déterminent les processus de la spéciation allopatrique : a) un accident géographique quelconque, dans le cas des Cyprinidae, une montagne, un désert, une mer, établit l'isolement entre populations de la même espèce (spéciation par subdivision) ou b) un petit nombre d'individus s'éloigne de sa population constituant une population isolée (spéciation par effet fondateur). Du fait que la

	Versant cantabrique 6 taxa	Ebre 6 taxa	Douro 7 taxa	Tage 11 taxa	Guadiana 10 taxa
Guadalquivir 6 taxa	0	0	1	4	6 100 %
Guadiana 10 taxa	1	1	2	6 60 %	
Tage 11 taxa	3	3 50 %	6 85,7 %		
Douro 7 taxa	3 50 %	3 50 %			
Ebre 6 taxa	5 83,3 %				

D'après ALMAÇA (1965, 1967 et données non publiées) et *Inst. For. Inv. Exp.*, Madrid, 1952.

TABL. 1. — Principaux bassins hydrographiques de la Péninsule Ibérique (en surface et diversité de Cyprinidae) et nombre de taxa dans chacun d'eux. Dans le corps du tableau : nombre de taxa communs à deux bassins (les pourcentages concernent les bassins géographiquement contigus et représentent le nombre de taxa communs à deux bassins par rapport au nombre de taxa du bassin où la diversité est moindre).

dimension de la population isolée est grande chez la spéciation allopatrique par subdivision et petite chez la spéciation par effet fondateur, il en résulte quelques différences concernant l'évolution de l'une ou de l'autre. Ainsi, tandis que dans la spéciation par subdivision le système sexuel est usuellement exogamique, le niveau d'hétérosélection élevé, les mécanismes d'isolement reproductif fortuits et résultant de modifications génétiques à long terme et la vitesse de spéciation lente, chez la spéciation par effet fondateur le système sexuel est généralement endogamique, le niveau d'homosélection élevé, les mécanismes d'isolement reproductif résultent d'altérations génétiques rapides et la vitesse de spéciation est élevée (BUSH, 1975). En outre, chez la spéciation par effet fondateur, la population initiale n'est qu'une petite fraction d'une population marginale qui, au point de vue génétique, sera dès lors quelque peu différente des populations centrales de l'espèce. La spéciation par effet fondateur est probablement plus fréquente que la spéciation par subdivision (BUSH, 1975).

Nous croyons que chez les Cyprinidae ibériques et NO-africains les deux formes de spéciation ont joué, à des époques différentes, des rôles importants. Ainsi, la colonisation de la Péninsule Ibérique à partir de populations marginales centro-européennes (Oligocène) et la colonisation de l'Afrique à partir de populations marginales ibériques (Pontien) suggèrent une spéciation subséquente par effet fondateur. Cette spéciation aurait été rapide et le nombre réduit de genres immigrants reflète le caractère aléatoire du processus colonisateur. Par contre, l'évolution

des populations ibériques et, probablement, des NO-africaines semble plutôt un processus de spéciation par subdivision. Il s'agit donc d'une spéciation lente et dépendante de la formation de barrières géographiques entre ces populations. L'analyse de l'éventuelle efficacité et localisation de ces barrières pourra mieux être effectuée après considération de la répartition géographique actuelle des Cyprinidae ibériques et de l'influence des glaciations sur leur spéciation et répartition.

Répartition géographique actuelle des Cyprinidae ibériques.

La comparaison entre les bassins hydrographiques les plus importants (en surface et diversité) de la Péninsule Ibérique (tabl. 1) permet de constater que, entre bassins contigus (pour que le degré de différence taxinomique due à la distance entre bassins soit affaibli), ceux qui présentent le moindre nombre de formes en commun sont les suivants : bassins du Tage et du Douro par rapport au bassin de l'Ebre et bassin du Douro par rapport au versant cantabrique (50 % des formes du bassin le moins diversifié sont communes), et bassin du Tage par rapport au bassin du Guadiana (60 % des formes du bassin le moins diversifié sont communes). Par contre, entre le versant cantabrique et le bassin de l'Ebre, les bassins du Tage et du Douro et les bassins du Guadiana et du Guadalquivir, le nombre de taxa communs dépasse toujours 80 % du nombre de formes du bassin le moins diversifié. Tout ceci suggère que, en aucun moment, des barrières de quelque importance ont dû exister entre le bassin du Douro et le versant cantabrique, entre les bassins du Douro et du Tage, d'une part, et celui de l'Ebre, de l'autre, et, enfin, entre les bassins du Tage et du Guadiana. Il est possible que la ligne d'altitudes actuellement constituée par les montagnes cantabriques, Montes de Oca, Sierra de la Demanda, S. Cebollera, S. del Moncayo et S. de la Virgen représente ce qui a été une barrière efficace entre les bassins du Douro et du Tage, d'une part, et le versant cantabrique et le bassin de l'Ebre, de l'autre (fig. 1). Il est également possible que les altitudes, aujourd'hui modestes, représentées par les S. de S. Mamede, S. de San Pedro, S. de Guadalupe, S. de Altamira et Monts de Tolède aient constitué une barrière entre les bassins du Tage et du Guadiana (fig. 1). En ce qui concerne la faune de Cyprinidae, ces deux éventuelles barrières géographiques auraient divisé la Péninsule en trois secteurs : le premier est formé par le versant cantabrique et le bassin de l'Ebre ; le deuxième par les bassins du Douro et du Tage (y compris le bassin du Jucar dont les affinités en ce qui concerne les Cyprinidae sont toutes avec le Tage et non pas avec l'Ebre) et le troisième par les bassins du Guadiana et du Guadalquivir et le versant du Sud de l'Espagne.

Si l'on compare la composition en espèces de ces trois secteurs on constate que :

1) trois espèces seulement (*L. cephalus*, *R. arcasi* et *Ch. polylepis*) habitent les trois secteurs ;

2) deux espèces d'affinités centro-européennes (*Ph. phoxinus* et *B. meridionalis*) habitent uniquement le versant cantabrique et le bassin de l'Ebre (bien que la dernière soit marginale dans le bassin du Tage y occupant une aire très petite située au NE) ;

3) deux espèces exclusivement ibériques (*B. microcephalus* et *Pseudophoxinus hispanicus*) n'habitent que le bassin du Guadiana ;

4) aucune espèce n'est exclusive des bassins du Tage et du Douro.

La comparaison de l'ensemble des espèces et sous-espèces nous montre que :

1) une forme seulement (*R. arcasi arcasi*) est commune aux trois secteurs ;

2) trois formes, dont deux centro-européennes (*Ph. phoxinus* et *B. meridionalis meridionalis*) et l'autre ibérique (*B. meridionalis graellsii*) sont exclusives du secteur « versant cantabrique-bassin de l'Ebre » (nous rappelons que la dernière est marginale dans le bassin du Tage) ;

3) trois formes ibériques (*B. barbuis bocagei*, *Ch. toxostoma arrigonis* et la forme *macrolepidotus* de *R. arcasi*) sont exclusives du secteur « bassins du Douro et du Tage » ;

4) quatre formes ibériques (*B. barbuis sclateri*, *B. microcephalus*, *Pseudophoxinus hispanicus* et *Ch. polylepis willkommi*) sont exclusives du secteur « bassins du Guadiana et du Guadalquivir ».

C'est-à-dire, dans la Péninsule Ibérique la diversification en taxa endémiques s'accroît de l'est vers l'ouest et du nord vers le sud. En ce qui concerne les genres communs à l'Ibérie et à l'Afrique NO, on constate aussi une plus grande diversification du nord vers le sud : 1 espèce de *Pseudophoxinus* en Ibérie et 3 en Afrique NO, 5 espèces de *Barbus* en Ibérie et 7 ou 8 en Afrique NO. Chez les Cyprinidae comme chez les poïkilothermes en général, les conditions pour la spéciation deviennent plus favorables vers le sud (DARLINGTON, 1948 ; FISCHER, 1960).

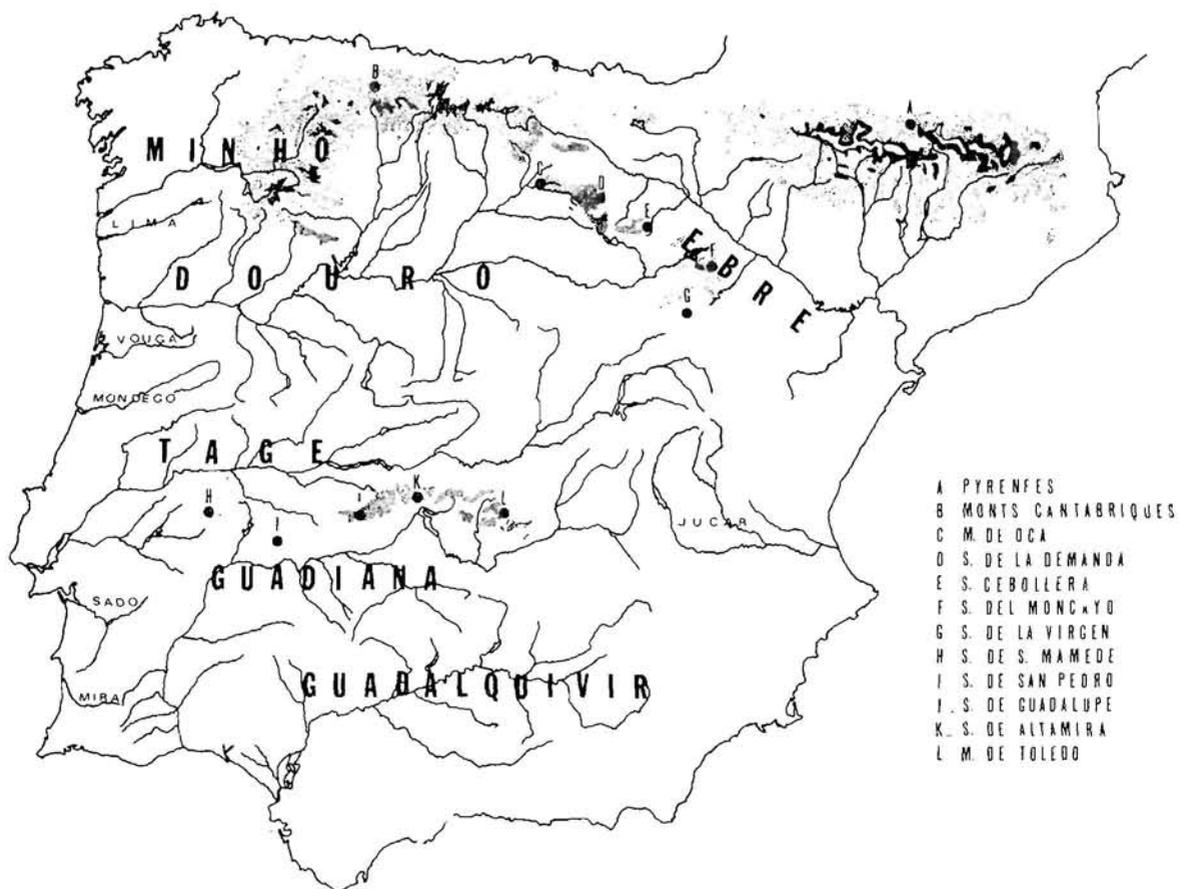


FIG. 1. — Principaux bassins hydrographiques de la Péninsule Ibérique. En pointillé : altitudes qui ont joué un rôle important dans l'isolement des poissons dulçaquicoles ibériques.

Influence des glaciations sur la spéciation et la répartition géographique des Cyprinidae ibériques.

Les glaciations pléistocènes ont affecté la région septentrionale de la Péninsule Ibérique, surtout la glaciation de Würm, dont les témoins sont, au Portugal, visibles dans la Serra da Estrela. Leur action s'est donc étendue jusqu'à la partie nord du bassin du Tage. Le principal centre de différenciation des formes ibériques, c'est-à-dire le bassin du Guadiana, a été soustrait à l'action des glaciations et un autre centre important (les bassins du Douro et du Tage) a été partiellement atteint.

Avant d'analyser l'éventuel rôle des glaciations sur la spéciation et la répartition des Cyprinidae ibériques, nous croyons important de discuter leurs possibles modes d'action sur les

poissons dulçaquicoles en général. Tout d'abord, il faut remarquer que les glaciations agissent surtout par élimination d'espèces ne supportant pas le refroidissement qui les accompagne. Constituant des barrières entre populations, les glaciations sont à l'origine de nombreux processus de spéciation allopatrique par subdivision. Il faut remarquer, cependant, que des barrières de ce type produiront, vraisemblablement, deux formes de spéciation qui, au point de vue génétique, sont assez différentes. D'une part, on a les espèces qui, repoussées par l'avance des glaciers, se trouveront subdivisées en des populations de dimension assez grande pour que l'évolution génétique subséquente soit caractéristique de la spéciation par subdivision. Dans la Péninsule Ibérique ce sera, probablement, le cas des espèces de Cyprinidae qui ont été séparées en populations occidentales et méridionales. Il est possible que la forme *macrolepidotus* de *R. arcasi*, dont l'aire de répartition géographique semble limitée à la région occidentale du Portugal comprise entre les bassins du Lima et du Tage (ALMAÇA, 1965), ait entamée sa spéciation par isolement dû aux glaciations des autres populations de *R. arcasi*. Si les populations intermédiaires entre *arcasi* et *macrolepidotus* (ALMAÇA, 1965 et données non publiées) signifient que le processus de spéciation est en voie de se compléter ou dénoncent, par contre, l'existence d'une zone d'intergradation secondaire, voilà un problème que seule l'étude détaillée de la systématique et de la spéciation des *Rutilus* ibériques pourra éclaircir.

L'autre forme de spéciation où les glaciations peuvent agir comme des barrières sera la fragmentation d'espèces moins vulnérables au refroidissement en de petites populations isolées qui, génétiquement, évolueront de la façon caractéristique de l'effet fondateur, bien que, dans ce cas, la migration de quelques individus des populations marginales ne se vérifie pas. Les petites populations isolées, où l'endogamie et l'homosélection sont élevées et la fixation et l'élimination de gènes au hasard est très importante (ALMAÇA, 1973, 1976), pourront acquérir, rapidement, des mécanismes isolateurs. Nous ne croyons pas, pourtant, que chez les Cyprinidae ibériques ce type de spéciation se soit vérifié, bien que, dans la spéciation d'autres groupes (par exemple, chez les Rongeurs du genre *Pitymys*) il ait probablement joué un rôle très important.

Outre la différenciation de la forme *macrolepidotus* de *R. arcasi*, plusieurs Cyprinidae ibériques suggèrent, par leur répartition géographique actuelle, une différenciation où les glaciations ont joué un rôle important dans l'isolement. En effet, un certain nombre de formes trouvent leur frontière au bassin du Tage, ce qui suggère qu'une barrière géographique importante a isolé ce bassin des autres, isolement qui, postérieurement, a été compensé ou non par la dispersion. Entre le bassin du Tage et les bassins septentrionaux, cette barrière a été constituée par les glaciations pléistocènes qui ont atteint la partie nord du premier. Ainsi, *L. cephalus pyrenaicus* est une forme méridionale qui atteint, au nord, le bassin du Tage, tandis que *L. cephalus cabeda*, forme septentrionale, atteint vers le sud le bassin du Mondego. *B. barbatus bocagei* et *Ch. polylepis polylepis* ont leur frontière méridionale aux bassins du Tage et du Sado ; *B. barbatus sclateri* s'étend, vers le nord, jusqu'aux bassins du Guadiana et du Mira et *Ch. polylepis willkommii* jusqu'au Guadiana. *B. steindachneri*, *B. comiza* et *R. lemmingi* ont leur frontière septentrionale dans le bassin du Tage. Nous croyons donc probable que les glaciations ont joué un rôle important, tout au moins dans la formation des sous-espèces de Cyprinidae ibériques.

Conclusions.

BUSH (1975) a écrit que l'étude de la spéciation est une science *ad hoc*. Nous dirons que cette étude est, en outre, une science du vraisemblable. C'est sous cette optique qu'il faudra envisager le présent travail, d'autant plus que des éléments précis sur ce sujet ne sont pas fréquents.

Venant de l'Asie orientale et de la Sibérie, les genres de Cyprinidae qui peuplent la Péninsule Ibérique l'ont atteinte vraisemblablement vers la fin de l'Oligocène. Les populations appartenant à ces genres y ont subi des processus de spéciation qui menèrent à la formation d'une faune riche en espèces et sous-espèces endémiques. Entre-temps, vers le Pontien, des populations de deux de ces genres (*Barbus* et *Pseudophoxinus*) sont passées en Afrique NO, y formant à leur tour plusieurs espèces endémiques.

En ce qui concerne les formes de spéciation, il est probable que la forme allopatrique, soit par effet fondateur (colonisation de l'Ibérie à partir de la province centro-européenne et de l'Afrique NO à partir de l'Ibérie), soit par subdivision (formation des endémismes ibériques et NO-africains), a joué un rôle important. Les Pyrénées et la Méditerranée ont très probablement constitué des barrières efficaces pour l'isolement des Cyprinidae ibériques. La répartition géographique actuelle des Cyprinidae de la Péninsule Ibérique suggère, en outre, que des lignes d'altitude séparant les bassins du Douro et du Tage, d'une part, du versant cantabrique et du bassin de l'Èbre de l'autre, et les bassins du Tage et du Guadiana, ainsi que les glaciations qui ont atteint la partie nord de l'Ibérie jusqu'au bassin du Tage, ont vraisemblablement agi comme des barrières géographiques de quelque importance dans la formation des espèces et des sous-espèces ibériques de Cyprinidae.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALMAÇA (C.), 1965. — Contribution à la connaissance des poissons des eaux intérieures du Portugal. — *Rev. Fac. Ciên. Lisboa*, **13** (2) : 225-262.
- 1967. — Estudo das populações portuguesas do Gén. *Barbus* CUVIER, 1817 (*Pisces, Cyprinidae*). — *Ibid.*, **14** (2) : 151-400.
- 1968. — Os peixes de água doce e a Zoogeografia da Península Ibérica. — *Actual. Biol., Lisbonne*, **40** : 125-148.
- 1970 a. — Sur les Barbeaux (genre et sous-genre *Barbus*) de l'Afrique du Nord. — *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 2^e sér., **42** (1) : 141-158.
- 1970 b. — Sur un Cyprinidé nord-africain : *Barbus issenensis* ou *Varicorhinus issenensis*?. — *Ibid.*, **42** (1) : 159-160.
- 1971 a. — Sur la spéciation des Barbeaux nord-africains. *Ibid.*, **42** (5) : 853-856.
- 1971 b. — Sur la collection de Barbeaux (genre et sous-genre *Barbus*) ibériques et nord-africains du Forschungsinstitut Senckenberg (Frankfurt a.M.). — *Arq. Mus. Boc., Not. Supl.*, **3**, n° 21 : I-V.
- 1971 c. — Le caractère particulier de la faune ibérique (Vertébrés terrestres). — *Bonn. zool. Beitr.*, **22** : 90-100.
- 1972. — Sur la systématique des Barbeaux (genre et sous-genre *Barbus*) de la Péninsule Ibérique et de l'Afrique du nord. — *Arq. Mus. Boc.*, **3**, n° 10 : 319-346.
- 1973. — Variabilidade genética e conservação das populações animais. — *Prof. Nat.*, n° 14 : 19-23.
- 1976. — Les zoos et la conservation de populations d'espèces menacées : quelques aspects génético-évolutifs et écologiques. — *Bolm Soc. por. Ciên. nat.*, **16** : 65-70.
- BANARESCU (P.), 1964. — Fauna Republicii Populare Romine. — *Pisces Osteichthyes*, **13** Acad. Republ. Pop. Romine. Bucuresti.
- 1966. — Die Zonale Verbreitung der Fische in Rumanien. — *Soc. Internat. Limnol., Colloq. decen. Danubiorum*, Bulgarie X, 1966, 7 p.
- 1972. — The zoogeographical position of the East Asian fresh-water fish fauna. — *Rev. Roum. Biol., Zool.*, **17** (5) : 315-323.
- 1973 a. — Origin and affinities of the fresh-water fish fauna of Europe. — *Ichthyologia*, **5** (1) : 1-8.
- 1973 b. — Some reconsiderations on the zoogeography of the euro-mediterranean fresh-water fish fauna. — *Rev. Roum. Biol., Zool.*, **18** (4) : 257-264.
- BERG (L.S.), 1932. — Übersicht der Verbreitung der Süßwasserfische Europas. — *Zoogeographica*, **1** (2) : 107-208.
- BERTIN (L.), 1951. — Ichthyogéographie de l'Afrique du nord. — *C.R. Som. Séances Soc. Biogéog.*, n° 242 : 79-82.
- BERTIN (L.) et ARAMBOURG (C.), 1958. — Ichthyogéographie. — *In* : *Traité de Zoologie*, P.P. GRASSÉ éd., **13**.
- BUSH (G.L.), 1975. — Modes of Animal Speciation. — *In* : *Annual Review of Ecology and Systematics*, **6** : 93-118.

- DARLINGTON (P.J.), 1948. — The geographical distribution of cold-blooded vertebrates. — *Quart. Rev. Biol.*, **23**: 105-123.
— 1957. — Zoogeography: the geographical distribution of animals. Wiley, London.
- FISCHER (A.G.), 1960. — Latitudinal variations in organic diversity. — *Evolution*, **14**: 64-81.
- GÉRY (J.), 1969. — The fresh-water fishes of South America. — *In*: Biogeography and ecology in South America, ed. E.J. FITTKAU et coll., p. 828-848. W. Junk, The Hague.
- GIGNOUX (M.), 1960. — Géologie Statigraphique. — 5^e ed., MASSON, Paris.
- GREENWOOD (P.H.), 1972. — Fish fossils from the late Miocene of Tunisia. — *Notes Serv. Geol.*, n° 37: 41-72.
— 1973. — Morphology, endemism and speciation in African cichlid fishes. — *Verhandl. Deutschen Zool. Gesellsch.*, **66**: 115-124.
— 1974. — Review of Cenozoic Fresh-water fish fauna in Africa. — *Ann. Geol. Surv. Egypt*, **4**: 211-232.
- HENSEL (K.), 1970. — Review of the classification and of the opinions on the evolution of Cyprinoidei (Eventognathi) with an annotated list of genera and subgenera described since 1921. — *Annot. Zool. Bot. Bratislava*, n° 57, 45 p.
- Inst. For. Inv. Exp. Madrid, 1952. — Las colecciones de Peces de la Seccion de Biologia de las aguas continentales. IX. Año XXIII, n° 63.
- KARAMAN (M.S.), 1971. — Susswasserfische der Turkei. 8. Teil. Revision der Barben Europas, Vorderasien und Nordafrikas. — *Mitt. Hambourg Zool. Mus. Inst.*, **67**: 175-254.
- MAYR (E.), 1963. — Animal species and evolution. — Belknap, Cambridge, U.S.A.
— 1970. — Populations, species, and evolution. — Belknap, Cambridge, U.S.A.
- MILLER (R.R.), 1961. — Speciation rates in some fresh-water fishes of Western North America. — *In*: Vertebrate Speciation, ed. W.F. BLAIR, Univ. of Texas Press, Austin, p. 537-560.
- MYERS (G.S.), 1960. — The endemic fish fauna of Lake Lanao, and the evolution of higher taxonomic categories. — *Evolution*, **14** (3): 323-333.
- PELLEGRIN (J.), 1930 a. — La faune ichthyologique dulçaquicole de la Péninsule Ibérique. — *C.R. Som. Séances Soc. Biogéog.*, n° 56: 53-55.
— 1930 b. — Les barbeaux d'Espagne. — *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, **2** (5): 510-515.
- REY (L.L.), 1935. — Los peces fluviales de España. — *Mem. Acad. Cien. Ex. Fis. Nat. Madrid*, **5**.
— 1947. — Peces Ganoideos y Fisóstomos. — *Ibid.*, **11**.
- SPILLMANN (C.J.), 1961. — Poissons d'eau douce. — Faune de France n° 65, P. LECHEVALIER, Paris, p. 80-169.
- STEPHANIDIS (A.), 1974. — On some fish of the Ionokorintian region (W. Greece Ect.) — A new genus of Cyprinidae: *Tropidophoxinellus* N. Gen. — *Biol. Gallo-Hellen.*, **5** (2): 235-257.
- SWARDSON (G.), 1961. — Young sibling fish species in Northwestern Europe. — *In*: Vertebrate Speciation, ed. W.F. BLAIR, Univ. Texas Press, Austin, p. 498-508.
- TERMIER (H. et G.), 1960. — Atlas de Paléogéographie. — MASSON, Paris.
- TREWAVAS (E.), 1972. — The type-species of the genera *Phoxinellus*, *Pseudophoxinus* and *Paraphoxinus* (Pisces, Cyprinidae). — *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, **21** (8): 359-361.